



А. Нумеров

МЕЖВИДОВОЙ
И ВНУТРИВИДОВОЙ
ГНЕЗДОВОЙ
ПАРАЗИТИЗМ
У ПТИЦ

Министерство образования РФ
Воронежский государственный университет

А. Д. Нумеров

МЕЖВИДОВОЙ
И ВНУТРИВИДОВОЙ
ГНЕЗДОВОЙ ПАРАЗИТИЗМ
У ПТИЦ

Воронеж
2003

ББК 28.6
Н 89
УДК 598.2: 591.557

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

В монографии приводятся современные сведения о распространении, видах-воспитателях и особенностях биологии всех видов птиц облигатных гнездовых паразитов. Рассмотрены факультативные формы гнездового паразитизма и взаимосвязанные с ними явления. Анализируются биологические основы и особенности взаимосвязей облигатных гнездовых паразитов с видами-воспитателями, а также общие вопросы эволюции гнездового паразитизма у птиц. Библиогр. 1398 назв. Табл. 31. Ил. 68.

Numerov A.D. Interspecific and intraspecific brood parasitism in birds.

In this book, update information of all bird species obligate brood parasites is discussed (distribution, host-species and biology specifics). Optional strategy of the brood parasitism and its phenomena are reviewed. Biological principals and specifics of the interrelation of obligate brood parasites with host-species and the evolution of brood parasitism in birds are examined.

Рецензенты:

зав. лабораторией Палеонтологического института РАН,
д.б.н. *Е. Н. Курочкин*,
профессор кафедры Московского педагогического
государственного университета,
академик РАН *В. М. Галушин*

Рекомендовано к печати

Научно-методическим Советом биолого-почвенного факультета
Воронежского государственного университета

ISBN 5-89981-303-03

© А.Д. Нумеров, 2003

© Оформление — А.Д. Нумеров, 2003

Моим близким,
чья помощь, забота и внимание
поддерживали меня все эти годы.

Предисловие

Облигатный гнездовой паразитизм зарегистрирован у 84-х видов птиц, относящихся к пяти семействам, четырех отрядов, что составляет менее 1 % от мировой фауны птиц. Столь небольшое число видов, для которых характерен этот специфический способ размножения, возможно, и определило недостаточное внимание к явлению со стороны исследователей.

Гнездовой паразитизм как способ размножения обыкновенной кукушки известен давно и описан еще Аристотелем около 2300 лет назад в известном трактате «Historia Animalium» (D'Arcy Thompson, 1895; цит. по М. Brooke, N. Davis, 1987). Однако в силу различных причин специальные публикации (возможно, и само интенсивное изучение вида) известны с конца XIX века, а наиболее крупные обобщающие исследования гнездового паразитизма обыкновенной и других видов кукушек выполнены в начале-середине XX-го века (Rey, 1892; Baker, 1913, 1923, 1942; цит. по N. V. Davies (2001); Chance (1922, 1940); Промптов (1941); Makatsch (1955, 1971); Payne (1977) и другие). Начало изучения других видов облигатных гнездовых паразитов датируется концом XIX — началом XX веков. Интенсивные исследования гнездового паразитизма трупиялов (*Molothrus*) проводятся в Америке с середины XIX века (Friedmann, 1963, 1966). Первые описания гнездового паразитизма у вдовушек (*Vidua*) относятся к 1907 году (Roberts, 1917; van Someren, 1918; цит. по Н. Friedmann, 1960). А сведения о биологии черноголовой древесной утки (*Heteronetta atricapilla*) получены только к середине XX века (Weller, 1968).

Не менее интересны и своеобразны различные факультативные формы проявления гнездового паразитизма птиц. Факты внутривидовых подкладок яиц также известны очень давно. В подтверждение этого в предисловии к первому обзору случаев внутривидового гнездового паразитизма Й. Йом-Тов (Y. Yom-Tov, 1980) приводит строки из Библии:

Like a partridge which incubates in its nest, Eggs which it has not laid, So is the man who amasses wealth unjustly,	Куропатка садится на яйца, которых не несла; таков приобретающий богатство неправдою:
Before his days are half done he must leave it, And prove but a fool at last. Jeremiah, 17, 11	он ставит его на половине дней своих и глупцом останется при конце своем. Библия: Ветхий Завет, Иеремия 17:11

Однако, несмотря на длительную историю изучения гнездового паразитизма, многие вопросы до сих пор остаются открытыми. Недостаточно ясны пути становления и эволюции такой своеобразной формы репродук-

тивного поведения в классе птиц, недостаточно оценено общебиологическое и общеэволюционное значение явления. В то же время сходное репродуктивное поведение отмечено и в других классах животных и может обсуждаться с использованием более богатого биологического материала.

В настоящее время в России и ближнем зарубежье чрезвычайно мало целенаправленных исследований 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). Даже сам термин «гнездовой паразитизм» в специальной литературе не имеет четкого определения. А ведь по мнению одного из классиков российской орнитологии А. Н. Промптова, «гнездовой паразитизм — одно из самых интересных явлений в биологии птиц» (Промптов, 1941, стр. 30). Кроме того, в большинстве учебников и учебных пособий до сих пор приводятся сведения, почерпнутые авторами из старых изданий, не включавших новые данные о биологии облигатных гнездовых паразитов.

Все это побудило нас к рассмотрению и анализу общих вопросов распространения и эволюции облигатного и факультативного гнездового паразитизма птиц. Целью настоящей работы было выявление общих и специфических черт экологических и морфологических адаптаций облигатных гнездовых паразитов и их эволюции. В задачи исследования также входили: обобщение и анализ разрозненных фактических данных по межвидовым, внутривидовым подкладкам яиц, определение общих и специфических черт экологических и морфологических адаптаций облигатных и факультативных гнездовых паразитов, выяснение биологических основ и особенностей взаимосвязей облигатных гнездовых паразитов с различными категориями видов-воспитателей, оценка адаптивных свойств и путей эволюции яиц облигатных гнездовых паразитов, определение общих черт дискриминационного поведения хозяев и факторов, обуславливающих прием или выбраковку яиц гнездовых паразитов видами-воспитателями и ряд других вопросов.

Хочется надеяться, что сведения, изложенные в работе, смогут послужить основой при разработке новых учебников, методических пособий и лекционных курсов для школьников и студентов, а оставшиеся «открытые» вопросы стимулируют дальнейшие исследования явления гнездового паразитизма у птиц.

Глава 1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

1.1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА.

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—1983 и 1987—1988 гг. в Окском биосферном заповеднике (ю.-в. часть Мещерской низменности, 54° 45' с.ш., 40° 38' в.д.) и других участках Рязанской области. В 1977, 1989—2001 гг. на территории Воронежской (в основном), а также Липецкой и Тамбовской областей. На территории Окского заповедника, его окрестностей и Рязанской области за период работы обследовано более 1000 гнезд с кладками 36-ти потенциальных видов-воспитателей кукушки. Случаи паразитизма выявлены у пяти видов воробьинообразных. Подавляющее количество находок яиц и птенцов кукушки (92 %) и большая часть наблюдений за ними проведена в гнездах белой трясогузки (*Motacilla alba*). В Воронежской, Липецкой и Тамбовской областях обследовано около 600 гнезд 28-ми видов — потенциальных хозяев кукушки. Яйца или птенцы обнаружены у белой трясогузки, горихвостки (*Phoenicurus phoenicurus*), дроздовидной камышевки (*Acrocephalus arundinaceus*) и лесного конька (*Anthus trivialis*). На долю первых двух видов приходится более 60 % всех находок.

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, развивающихся 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-ми видов и 88-ми случаев паразитизма глухой кукушки (*Cuculus saturatus*) в гнездах 21 вида воробьинообразных.

* В определенной степени характер распределения случаев паразитизма кукушки у отдельных видов может иметь некоторую объективную погрешность. Не все участки ареала видов гнездовых паразитов изучены одинаково полно, что связано с «территориальными» особенностями (местом жительства) исследователей, традициями орнитологических интересов и другими факторами. Специальные наблюдения по отдельным видам-воспитателям естественно увеличивали и количество случаев регистрации у них паразитизма. Сведения же по другим видам собраны попутно или случайно. Все это накладывало определенный отпечаток на соотношение находок яиц и птенцов обыкновенной кукушки у различ-

Для уточнения распространения обыкновенной кукушки на севере России был также проведен в 1977—1978 гг. специальный анкетный опрос, который позволил в значительной мере детализировать северную границу ареала вида (дополнительно 42 точки к имеющимся в литературе).

С апреля 1984 по сентябрь 1986 гг. наблюдения проводились на территории Гвинейской республики (Зап. Африка) — стационарно в округе Киндия (ю-з. часть страны) и во время 30-ти 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. Кроме того, анализ 130-ти кладок и 76-ти гнезд ткача (*Ploceus cucullatus*) с 1-2-дневными птенцами позволил выявить случаи внутривидового паразитизма. Наблюдениями выявлен случай внепарной копуляции у серой пустельги (*Falco ardosiaceus*).

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.-з. Воронежской области, 51° 47' с.ш., 39° 20' в.д.) 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. (n = 293). Яйца метили простым мягким карандашом, нанося порядковый номер яйца (размер цифры не более 1 мм), а затем фиксировали метку бесцветным лаком. Площадь метки составляла не более 1—2 мм². Сохранность меток в течение всего периода откладки яиц и насиживания была близка к 100 %. Птенцов метили цветными шерстяными нитками, прикрепляя их на цевке. Случаи внутривидового гнездового паразитизма регистрировали, используя метод наблюдений за процессом откладки яиц, учитывая очередность их снесения. К внутривидовому паразитизму отнесены все случаи, когда: 1) в гнезде за одни сутки появлялось более одного яйца, а в предшествующий день яйцо было отложено; 2) яйцо появлялось после завершения кладки и 2-3-дневного насиживания; 3) число овулировавших (лопнувших) фолликулов у самки — хозяйки гнезда было меньше, чем яиц в кладке. Последний способ использован ограниченно и только в 1976 году в соответствии с методикой М. М. Слепцова (1948).

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.

ных видов. В то же время только такие реально зарегистрированные случаи и возможно анализировать. Образно говоря, «мы знаем и анализируем то, что знаем (имеем)». Данная ситуация не уникальна для кукушки, она проявляется при обобщениях по любым видам, имеющим обширные ареалы.

Для выявления случаев внутривидовых подкладок яиц у других видов проанализированы размеры >1700 яиц (223 кладки) чомги, лысухи, камышницы, красноголового нырка, озерной чайки и обыкновенной сойки, полученные автором на юго-востоке Мещерской низменности и Воронежской области.

Индексы формы яиц вычисляли по формулам: $V_1 = D/L \cdot 100$; $V_2 = 100 \cdot (L-D)/D$ (индекс удлинённости), где L — длина яйца, D — диаметр (Костин, 1977).

Анализ внутривидового паразитизма проведен с использованием фактов регистрации внутривидовых подкладок яиц у 302-х видов, относящихся к 61-му семейству, 17-ти отрядам и фактов внепарных (экстрапарных) копуляций, отмеченных у 118-ти видов, 39-ти семейств, 13-ти отрядов (по материалам статей и неопубликованным наблюдениям орнитологов). Описания факультативного межвидового паразитизма проведены по фактам регистраций межвидовых подкладок яиц, обнаруженных в гнездах 268-ми видов, 31 семейства, 10-ти отрядов. Все эти материалы изложены в виде специальных аннотированных списков (Приложения 1—3).

Систематический порядок отрядов, семейств, родов, видов и их объем приведен по списку Р. Говарда и А. Мура (Howard, Moore, 1984), все русские названия — по словарю Р. Л. Бёме, В. Е. Флинта (1994).

Большинство фотографий выполнены автором фотоаппаратом «Зенит» со стандартным объективом «Гелиос-44» или телеобъективом «Fernobjektiv, C. Zeiss» 1:8, $F = 500$ мм. Во всех других случаях авторы фотографий указаны.

Статистическая обработка материала проведена с использованием общепринятых статистических 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.

1.2. 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 первую очередь, с беспозвоночными и растениями и определяются соответствующим образом. В биологическом словаре Н. Ф. Реймерса (1991) дано следующее определение: «Паразит — организм, живущий непосредственно за счет особей другого вида и тесно связанный с ним в своем жизненном цикле. Паразиты питаются соками тела,

тканями или переваренной пищей своих хозяев...». Сходное определение мы находим и в других словарях и энциклопедиях. В то же время ни в одном из просмотренных нами учебников и словарей нет четкого определения термина «гнездовой паразитизм». Это понятие либо совсем отсутствует, либо упоминается при описании кукушек как способ их размножения.

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 — сходны и переводятся как «выводок» или «насиживание яиц». Кроме «brutparasitismus», немецкие авторы употребляют и другой термин — «nestparasitismus» — для обозначения явления использования (захвата) чужих гнезд, но в последующем — самостоятельного размножения (Makatsch, 1955).

Таким образом, 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 другие), хищных птиц (Акбаев, Ткаченко, 2001), чаек (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 репродуктивных 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 (гнездообразование, насиживание яиц и выкармливание птенцов). Для этого всегда используются репродуктивные усилия одного или нескольких других видов. То есть облигатный гнездовой паразитизм может быть только межвидовым.

Кроме облигатного, существует также факультативный гнездовой паразитизм. Он 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 и, как следствия, — оплодотворение яиц чужих самок. В этологической литературе такие копуляции часто называют еще и внебрачными. Нам кажется, что термин «внепарные» более удачен и точен, так как у птиц действительно

существуют «пары», а «брак» — форма супружеских взаимоотношений только у человека.

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.

Во многих публикациях при описаниях биологии того или иного вида гнездового паразита такие термины, как интенсивность, частота и степень паразитирования гнезд хозяев, используются как синонимы. Нам представляется целесообразным их разделить, так как здесь смешиваются два показателя: процент гнезд хозяина с яйцами или птенцами вида-паразита и количество яиц (птенцов) вида-паразита в одном гнезде хозяина. В настоящей работе мы использовали термин «интенсивность паразитизма», характеризуя количество яиц или птенцов вида — гнездового паразита в одном гнезде хозяина. Понятия «частота» или «степень паразитирования» употреблялись нами как характеристики доли гнезд хозяина с яйцами (птенцами) вида-паразита, выраженной в процентах от общего числа осмотренных жилых гнезд этого вида.

При характеристике различных категорий хозяев в понятие «основной вид-воспитатель» мы внесли некоторые уточнения. При рассмотрении значения отдельных видов как хозяев гнездовых паразитов на всем пространстве ареала или небольших (локальных) участках одни и те же виды могут быть отнесены (по числу находок) к разным категориям. Мы считаем целесообразным выделение среди основных видов-воспитателей двух категорий: локальных и глобальных основных. В таком случае удастся сохранить смысл понятия «основной вид-воспитатель» (вид, успешно воспитывающий птенцов нескольких поколений гнездового паразита на определенной территории). Термин «глобальный» или «локальный» не меняет смысл понятия, а только уточняет размер территории, на которой наблюдается паразитизм, в сравнении с ареалом вида — гнездового паразита. Употреблявшиеся ранее нами и другими исследователями понятия «основные» и «второстепенные» воспитатели представляются не очень удачными, так как, по сути, и те и другие группы видов — основные воспитатели.

Кроме основных, в каждом конкретном месте для многих видов — гнездовых паразитов зарегистрировано несколько случайных хозяев. Это виды, в кладки которых гнездовые паразиты подкладывают яйца, когда ощущается недостаток гнезд с яйцами основного воспитателя (иногда и по другим причинам). В процентном отношении на долю таких видов приходится, как правило, не более 1—3 % общего числа случаев паразитизма.

Другие термины (понятия), употребляемые (используемые) нами в работе, не отличаются от общепринятых и в специальных комментариях не нуждаются.

1.3. 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 при проведении полевых исследований, анализе материала, подготовке публикаций.

Факты регистрации гнездового паразитизма при отсутствии специальных исследований достаточно редки. Отдельные (единичные) наблюдения, находящиеся в распоряжении орнитологов, часто оказываются не опубликованными. В то же время для обобщающих анализов они чрезвычайно важны, так как, накапливаясь, в сумме могут составить значительное количество. Наш анализ был бы в значительной степени обеднен, если бы не помощь коллег-орнитологов, приславших свои неопубликованные наблюдения. Сведения о находках яиц и птенцов обыкновенной и глухой кукушек на территории бывшего СССР автору любезно сообщили: Аверина И. А., Алекнонис А., Ардамацкая Т. Б., Барышников Н., Бачурин Г. Н., Белоусов Е. М., Беянина И. С., Бианки В. В., Болотников А. М., Бузун В. А., Булахов В. Л., Венгеров П. Д., Вероман Х. Г., Вилкс К. А., Вильбасте Х. Г., Виноградов В. Г., Винокуров А. А., Воронин А. А., Вронский Н. В., Гоббе Л. А., Голов Б. А., Головань В., Головушкин М. И., Губель В. М., Гусев А., Дацкевич В. А., Дерим-Оглу Е. Н., Душин А. И., Дьяков Ю. В., Елисеева В. И., Елсуков С. В., Емтыль М. Х., Ерашов М. А., Заболотный Н. Л., Захарова Л. С., Зимин В. Б., Зиновьев В. И., Иванов Ф. И., Иванчев В. П., Ивлев В. Г., Киселев Ю. Н., Книстаутас А., Ковшарь А. Ф., Контаева Л. Н., Коршунов Е. Н., Костин Ю. В., Котюков Ю. В., Коханов В. Д., Кривонос Г. А., Куликов Н., Лапшин Н. В., Левин А. С., Лёвкин В., Лобановский М. И., Лобков Е. Г., Лысенко В. И., Мальчевский А. С., Марисова И. В., Маркин Ю. М., Матюхин А. В., Мельникова М., Морозкин А. И., Москвитин С. С., Мясоедова О. М., Никкульшин Н., Носков Г. А., Паевский В. А., Палтанавичюс С., Панченко В. Г., Панченко С. Г., Пархоменко С. И., Полякова А. Д., Приклонский С. Г., Пукинский Ю. Б., Пфедфер Р. Г., Равкин Ю. С., Резвый С. П., Ренно О. Я., Руте Ю., Сакалаускас Г., Сапетин Я. В., Сапетина И. М., Семаго Л. Л., Семенов Н. Н., Семенов-Тянь-Шанский О. И., Сиренко В. А., Сметана Н. М., Смиренский С. М., Соколов А., Соколова И., Строков В. В., Теплова Е. Н., Уварова Т. Б., Умрихина Г. С., Фетисов С. А., Ходков Г., Хохлова Т. Ю., Чернявская Е. В., Шапошников Л. В., Ширяев К. И., Штейнбах М., Шураков А. И., Щеголев В. И., Яценко Н.

Оригинальные материалы наблюдений внутривидовых подкладок яиц, внепарных копуляций, сверхкрупных размеров кладок у птиц автору сообщили Н. В. Лебедева, М. Марковец, В. Морозов, П. Д. Венгеров, С. Смирнов.

При содействии администраций музеев и лично В. Е. Флинта, П. С. Томковича, М. В. Калякина, М. И. Головушкина, Ю. Руте, А. С. Мальчевского и Й. Крена автору удалось ознакомиться с оологическими коллекциями Зоомузея МГУ (Москва), института зоологии АН Украины (Киев), Лат-

вийского университета (Рига) и частично — ЗИН РАН (СПб) и Брненского университета (Чехословакия).

Во время проведения полевых исследований автору постоянно помогали коллеги и друзья, среди которых участие С. Г. Приклонского, 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, А. Инапоги и С. Бальде было наиболее существенным.

Значительную часть зарубежной литературы по гнездовому паразитизму птиц автор смог получить благодаря помощи коллег. Свои публикации и работы других авторов прислали (Dr., Prof.): Andersson M., Beauchamp G., Cherry M. I., Christians J. K., Davies N. B., Gonzalez-Martin M., Hauber M. E., Lyon B. E., Martín-Vivaldi M., Moksnes A., Peris S. J., Pöysä H., Semel B., Sherman P., Slagsvold T., Sørensen M. D., Strausberger B. M., Taborsky B., Takasu F., Winfree R., Yamauchi A., Yom-Tov Y., Е. Шергалин.

Неоценимую консультативную и практическую помощь, а также целый ряд полезных замечаний в процессе подготовки работы автор, получил от В. А. Зубакина, П. С. Томковича, Е. Н. Курочкина, С. П. Гапонова, П. Д. Венгерова, В. М. Галушина, В. Т. Бутьева, В. М. Константинова, В. А. Паевского, О. М. Бутенко, В. В. Лавровского, Дж. Тёрнера.

Всем упомянутым лицам автор выражает глубокую признательность. Без их помощи и поддержки выполнение и написание данной работы было бы невозможно.

Глава 2. ГНЕЗДОВОЙ ПАРАЗИТИЗМ КАК ОСОБЫЙ СПОСОБ РАЗМНОЖЕНИЯ ПТИЦ И БИОЛОГИЧЕСКОЕ ЯВЛЕНИЕ (ЭКОЛОГО-СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВИДОВ ПТИЦ – ОБЛИГАТНЫХ ГНЕЗДОВЫХ ПАРАЗИТОВ. РАСПРОСТРАНЕНИЕ, ВИДЫ-ВОСПИТАТЕЛИ, ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ)

Систематика некоторых групп недостаточно ясна, в связи с чем в отдельных списках количество видов родов *Cacomantis*, *Chrysococcyx*, *Eudynamis*, *Indicator* и *Vidua* различно. Мы, в основном, придерживались порядка и объема видов, предложенного в списке Р. Говарда и А. Мура (Howard, Moore, 1984). В некоторых сложных случаях учтены новые сведения, изложенные в сводках: The Birds of Africa. Edited by C. H. Fry, S. Keith, E.K. Urban (Irwin, 1988), Handbook of the Bird of the World. Edited by J. Hooy, A. Elliot, J. Sargatal (Payne, 1997), Handbook of Australian, New Zealand and Antarctic Birds (Higgins P. J. (Ed.), 1999). Русские названия видов птиц приводятся по словарю Р. Л. Бёме, В. Е. Флинта (1994).

2.1. ОТРЯД *ANSERIFORMES* — ГУСЕОБРАЗНЫЕ.

Подотряд Anseres — гусиные, или пластинчатоклювые.

2.1.1. Сем. Anatidae – пластинчатоклювые.

2.1.1.1. Род Heteronetta Salvadori — Черноголовая древесная утка.

Heteronetta atricapilla (Merrem, 1841) — Черноголовая древесная утка.

Краткое описание. По размеру — некрупная утка (35—40 см), сходная с чирком (*Anas spp.*). Масса тела — 513—565 г. Имеет очень хорошо развитую копчиковую железу. Самка несколько крупнее самца, что не характерно для уток (Weller, 1967).

Распространение. Область распространения охватывает территорию Южной Америки между 18° и 42° юж. широты. Включает южную часть Боливии и Бразилии, Парагвай, Уругвай, Северную и Центральную Аргентину и Чили.

Виды-воспитатели. Список видов, в гнездах которых находили яйца черноголовой древесной утки, содержит 14 видов, относящихся к 10-ти семействам из шести отрядов (табл. 1). Наиболее типичными видами-хозяевами являются пампасский нырок (*Netta peposaca*), краснолобая (*Fulica rufifrons*) и желтоклювая (*Fulica armillata*) лысухи.

Особенности биологии. По наблюдениям М. Веллера, в восточной части провинции Буэнос-Айрес (Аргентина) среди 548 взрослых черного-

ловых уток, пол которых удалось определить, — 58 % оказались самцами (Weller, 1967), то есть соотношение самцов и самок у этого вида 1:1,38. Сроки размножения четко совпадают с таковыми других видов водоплавающих птиц и приходятся на сентябрь-декабрь, первые брачные ухаживания наблюдали в начале сентября.

Начало откладки яиц черноголовой древесной уткой хорошо синхронизировано с периодом размножения основных видов-хозяев, в частности, краснолобой и желтоклювой лысух. Наиболее интенсивная откладка яиц черноголовой древесной уткой происходила в течение двух месяцев (с 15 сентября по 13 ноября). Общий период откладки яиц сильно растянут: некоторые самки откладывают яйца и в начале декабря (3 свежих яйца были найдены М. Веллером в гнезде патагонской чайки 12 декабря), а встречи маленьких пуховичков в конце февраля свидетельствуют об откладке яиц отдельными самками в конце декабря или начале января.

Откладка яиц происходит непосредственно в гнездо, когда хозяин отсутствует, вероятно, ранним утром. Яйца черноголовой древесной утки сходны по размерам с яйцами пампасского нырка. Однако они всегда отличаются более выраженной структурностью (зернистостью) поверхности скорлупы. Кроме того, по окраске яйца черноголовой древесной утки всегда более белые, чем у нырка. Отличия формы были наиболее зрительно выраженными. Яйца черноголовых древесных уток укороченно-эллиптические в отличие от всегда вытянуто-эллиптических яиц пампасского нырка.

В гнездах других видов яйца черноголовых древесных уток выделяются еще сильнее, так как яйца этих видов-хозяев имеют окраску и рисунок. Тем не менее, повышения уровня гибели гнезд видов-хозяев с яйцами черноголовой древесной утки от хищников не наблюдается.

Ни в одном случае не наблюдали фактов выбрасывания подложенных яиц хозяевами гнезд или оставления кладок по причине подкладки яиц. Случаи обнаружения яиц черноголовой древесной утки, замурованных в подстилку гнезда, по мнению М. Веллера, не являются фактами антипаразитического поведения. Эти случаи, как показали наблюдения, объясняются колебаниями уровня воды, иногда подтапливающей гнездо. Так, на открытых болотах в местечке Эль-Палекуе (Аргентина) среди 62 гнезд краснолобой лысухи 37,1 % были замурованы в дно, а на болотах с более стабильным уровнем воды (Ванини, Аргентина) — только 9,1 %.

В гнездах хозяев обнаруживали, в основном, одно (73,2%) или два (20,7 %) яйца черноголовой древесной утки. Кладки, содержащие большее число подложенных яиц, встречаются значительно реже — 3 (3,7 %), 5 (1,2 %) и 8 (1,2 %).

Самки черноголовой древесной утки имеют особые формы поведения, связанные с поиском жилых гнезд потенциальных видов-хозяев. При содержании в неволе наблюдали, как вечером пары уток патрулировали территорию пруда в поисках подходящего хозяина для паразитирования. Черноголовые утки не проявляли какой-либо агрессии по отношению к хозяевам гнезд, а следили за ними, дожидаясь их отсутствия у гнезда. Наблюдениями доказано существование пары у черноголовой древесной утки в течение гнездового периода (Rees, Hillgarth, 1984). В другом экс-

Таблица 1

Список видов, в гнездах которых зарегистрированы яйца черноголовой древесной утки (по М. Weller, 1968, с дополнениями).
Check-list of species, in whose nests eggs of the Black headed duck were noted (M. Weller, 1968, with additions).

Вид хозяина Host-species	Место наблюдений The study area	Источник сведений Reference
<i>Plegadis falcinellus</i> (L.) – Каравайка	Аргентина	Daguerre, 1920
<i>Nycticorax nycticorax</i> (L.) – Ночная цапля	Аргентина, Чили	Daguerre, 1934; Goodall, Johnson и Philippi, 1951.
<i>Platalea ajaja</i> (L.) – Розовая колпица	Аргентина	Pereyra, 1937
<i>Chauna torquata</i> (Oken) – Хохлатая паламедея	Аргентина	Daguerre, 1920
<i>Coscoroba coscoroba</i> (Molina) – Коскороба	Аргентина	Daguerre, 1920; Gibson, 1920
<i>Netta peposaca</i> (Vieillot) – Пампасский нырок	Аргентина	Daguerre, 1923
<i>Dendrocygna bicolor</i> (Vieillot) – Рыжая свистящая утка	Аргентина	Weller, 1968.
<i>Aratus guarauna</i> (L.) – Пастушковый журавль	Аргентина	Dabbene, 1921
<i>Pardirallus maculatus</i> – Пятнистый пастушок	Аргентина	Daguerre, 1920
<i>Euxenura maguari</i> (Gm.) – Американский аист	Аргентина	Gibson, 1920
<i>Fulica armillata</i> (Vieillot) – Желтоклювая лысуха	Аргентина, Чили	Wilson, 1924; Goodall, Johnson and Philippi, 1951.
<i>Fulica rufifrons</i> – Краснолобая лысуха	Аргентина	Daguerre, 1920
<i>Milvago chimango</i> (Vieillot) – Химанго	Аргентина	Wilson, 1923b
<i>Larus maculipennis</i> Licht. – Патагонская чайка	Аргентина	Daguerre, 1920; Wilson, 1923a

перименте (с искусственными гнездами, содержащими куриные яйца) самки черноголовой древесной утки не отложили яйца ни в одном случае. То есть утки ориентировались на поведение потенциальных видов-хозяев и содержимое их гнезд.

Инкубационный период яиц черноголовой древесной утки короче, чем у потенциальных видов-хозяев, и составляет 24–25 дней (Weller, 1968). По другим данным, даже 21 день (Ногоу et. al., 1997). Это обеспечивает нормальное развитие эмбриона и вылупление птенцов черноголовой древесной утки в гнездах, где яйцо было отложено после завершения кладки хозяином. Для выводковых птиц синхронизация откладки яиц паразитом и хозяином и укороченный период инкубации имеют решающее значение, так как после вылупления птенцов самки прекращают насиживание и выводок покидает гнездо.

Некоторые наблюдения, вероятно, могут свидетельствовать о повышенной жизнеспособности эмбрионов черноголовой древесной утки, так

Таблица 2

Размеры яиц черноголовой древесной утки (по M. Weller, 1968).
The morphological characteristics of egg of Black headed duck
(from M. Weller, 1968).

Параметр	N	Lim	M±m	SD	CV%
Длина Length (mm)	23	55,1-62,6	58,05±0,39	1,85	3,19
Диаметр Diameter (mm)	23	39,5-45,9	43,23±0,35	1,66	3,84

как вылупление птенцов происходило даже на 4-й день после вылупления птенцов хозяина и прекращения насиживания самкой-хозяйкой (Weller, 1967). Возможно, это объясняется и бóльшим объемом яйца (по сравнению с яйцами хозяина), что обеспечивает сохранение тепла при длительном охлаждении кладки по различным причинам (Friedmann, 1932; цит. по W. Makatsch, 1955).

Отличительной особенностью птенцов черноголовой древесной утки является и то, что спустя 24—36 часа после вылупления они начинают вести самостоятельный образ жизни. Птенцы не имеют врожденного инстинкта следования за самкой и способны добывать корм для себя (независимо от выводка хозяина). Это свойство, видимо, в значительной степени решает проблему «неверного» импринтинга, характерного для факультативного межвидового паразитизма уток.

Доля гнезд с подложенными яйцами черноголовой древесной утки на различных участках и видов не одинакова и составляет у лысух от 15,7 % у желтоклювой до 54,4—57,9 % у краснолобой, в среднем — 44,0 %; у пампасского нырка — 83,3 %; у патагонской чайки — 14,3 %; у каравайки — 1,5 %. Успешность вылупления птенцов в гнездах краснолобой лысухи с яйцами черноголовой древесной утки и без них различается незначительно (80,6 и 86,6 %, соответственно). То есть, гнездовой паразитизм черноголовой древесной утки не снижает общий гнездовой успех видов-хозяев.

Таким образом, основными биологическими особенностями черноголовой древесной утки и ее видов-хозяев, способствующими успешному облигатному гнездовому паразитизму, являются:

- совпадение требований к типичным местообитаниям у вида-паразита и потенциальных видов-хозяев;
- достаточно высокая концентрация гнезд основных видов-хозяев для подкладки значительного количества яиц, даже по одному в гнездо;
- отсутствие выраженной в какой-либо форме дискриминации яиц черноголовой утки видами-хозяевами, несмотря на немимикрирующую окраску;
 - короткий период развития эмбриона и его высокая жизнеспособность;
 - высокий успех высиживания яиц видами-хозяевами;
 - гарантированная забота о птенце в первые часы после вылупления;
 - способность птенцов черноголовой древесной утки вести самостоятельный образ жизни спустя 24—36 часа после вылупления;
 - отсутствие ощутимого негативного воздействия на успех размножения видов-хозяев.

В данном случае гнездовой паразитизм черноголовой древесной утки является наиболее «падающим» и близок к комменсализму.

Специальное исследование Е. Хёна и МакКеуна (Höhn, McKeown, 1976) показало, что уровень содержания гипофизарного пролактина у самок черноголовой древесной утки такой же как, и у самогнездящихся видов уток (сравнение с 6-ю видами). То есть высказанные ранее предположения о происхождении гнездового паразитизма у птиц из-за мутаций блокирующих производство пролактина, и, как следствие, выпадение инстинкта насиживания, вероятно, несостоятельны.

2.2. ОТРЯД *CUCULIFORMES* — КУКУШКООБРАЗНЫЕ.

2.2.1. Семейство *Cuculidae* — кукушковые.

2.2.1.1. Род *Clamator* Каур — Хохлатая кукушка.

Clamator glandarius (Linnaeus, 1758) — Хохлатая кукушка.

Распространение. Юг Западной Европы, Пиренейский полуостров (Испания, Португалия), Средиземноморское побережье Франции, где впервые гнездование установлено в 1885 г. С 1943 г. гнездится в деп. Эро, с 1945 г. — в деп. Тарн, с 1947 г. — в Од, с 1952 — в Буш-дю-Рон, с 1964 г. — в Гар и с 1970 г. — в деп. Верхние Альпы (Mayaud, 1936; Hue, 1945, 1947, 1952; Lévêque, 1968; Crosq, 1975, цит. по S. Cramp, 1985; Voet, 1996). Средиземноморское побережье Италии (Тоскана) (Moltoni, 1965; Rome, Tomei, 1977). В Югославии предположительно гнездилась в течение 8 лет в период с 1889 по 1974 гг. (Matvejev, Vasic, 1973, цит. по S. Cramp, 1985). Летом 1974 г. пойманы две особи с развитыми половыми железами в районе Скандарского озера (юго-запад Югославии), предположительно гнездится там (Vizi, 1975). В Греции в 1978 г. зарегистрировано гнездование двух пар. Возможно, гнездится на северо-западе Сирии и севере Иордании. В Ливане гнездилась в 1954 г., современных данных нет (Cramp, 1985). Размножается на северо-западе Ирака (Pitman, 1963). На севере Африки гнездилась в Тунисе, Алжире и Марокко, но современных сведений нет (Heim de Balsac, Mayaud, 1962; цит. по S. Cramp, 1985). Гнездится в западной, восточной и центральной Африке, где живет оседло (Colebrook-Robjent, Greenberg, 1976; Serle, 1977; Varty, 1979), и южной (в сезон размножения: сентябрь-март) (Irwin, 1988).

Наблюдается определенная тенденция к расширению ареала. Встречи молодых птиц в конце лета — начале осени отмечены в ФРГ (Steinbacher, 1972), Швеции (Jacobsson, 1969), Норвегии (Suul, 1976), Голландии, Бельгии, Дании, Финляндии и на западном побережье Англии (Lévêque, 1968), Австрии, Швейцарии, Албании, Кувейте (Cramp, 1985), Болгарии (Нанкинов, 1982; Янков, 1991; Miltshew, 1992). В пределах СНГ залеты отмечены А.Д. Нордманном в 1840 г. на территорию Бессарабии. С. Я. Парамоновым (1915) 27.06.1914 добыта самка на втором году жизни в лесу близ с. Чобруг (Молдавия). Птица встречена недалеко от большой колонии грачей и галок. 16.03.1954 г. залет самки зарегистрирован на территории Южной Туркмении (пос. Моргуновский близ Кушки). Фолликулы у нее были увеличены, наиболее крупный фолликул — 3×3 мм (Сухинин,

1975; экз. хранится в колл. Бадхызского заповедника). 10.06.1978 в окрестностях с. Мехмандар Масисского района Армении добыт самец (Адамян, 1978). 27.04.1984 на о. Змеином в Черном море А.И. Корзюковым (1985) добыт молодой самец.

Виды-воспитатели. Общий список зарегистрированных видов птиц, у которых находили яйца или птенцов хохлатой кукушки, содержит не менее 35-ти видов. Главным образом хохлатая кукушка подкладывает яйца в гнезда врановых (*Corvidae*). В Западной Европе основными видами-воспитателями являются: сорока, ворона, ворон, голубая сорока, сойка, клушица (Lévéque, 1968; Gramet, 1970; Arias-de-Reyna, 1982, 1987; Soler, 1990). Один случай отмечен у галки (*Corvus monedula*) (Glutz von Blotzheim, Bauer, 1980). Позднее М. Солером показано, что у галки яйца кукушки встречаются в 2,1% гнезд (Soler, 1990). В. Макач (со ссылкой на Ховеля) приводит находку двух яиц хохлатой кукушки в Хайфе (Израиль) в гнездах черного дрозда (*Turdus merula*) (Makatsch, 1971). В одном случае хохлатая кукушка подложила яйцо в гнездо пустельги, которая заняла старое гнездо сороки (Heim de Balsa, Mayaud, 1962, цит. по S. Cramp, 1985). В Иране основной вид-воспитатель птенцов хохлатой кукушки — западноазиатская сорока (*Pica pica bactriana*) (Pitman, 1963). В Израиле отмечен случай паразитизма в гнезде удода (*Upupa epops*) (Mendelssohn, Golani, 1986; цит. по M.P.S. Irwin, 1988).

По данным Г. Фридманна, доказанными хозяевами хохлатой кукушки являются: *Corvus corax hispanus*, *Corvus cornix sardonius*, *Corvus albus*, *Corvus c. capensis*, *Corvus rhipidurus*, *Pica p. pica*, *Pica p. galliae*, *Pica p. melanotus*, *Pica p. mauritanica*, *Cyanopica cyanus*, *Lamprocolius nitens bispecularis*, *Amydrus morio*, *Spreo bicolor*; вероятным хозяином является также *Garrulus glandarius* (Friedmann, 1948; цит. по W. Makatsch, 1955).

В сев. Африке основным видом-воспитателем является ворона (*Corvus corone*), а на с.-в. континента — сорока (*Pica pica*) (Irwin, 1988). По другим данным, наиболее обычный хозяин здесь пегий ворон (*Corvus albus*) (Mundy, 1973).

В Зап. Африке воспитателем птенцов хохлатой кукушки является черная сорока (*Ptilostomus afer*) (Mackworth-Praed, Grand, 1983), в Юго-Западной Африке — скворец (*Onychognathus nabourop*) (Mundy, 1973).

В Вост. Африке 6 находок отмечено у пегого ворона (*Corvus albus*) и одна у грача (*C. capensis*), но главными воспитателями, видимо, являются скворцы — *L. purpuropterus* (2), *S. hildebrandti* (1) и *Onychognathus morio* (1). В Сомали — скворец *S. albicapillus*, врановые: *Corvus corax*, *C. rhipidurus* *C. ruficollis*, а также *Lamprotornis chalybaeus* и *L. caudatus* (Glutz von Blotzheim, Bauer, 1980). На сев. Нигерии в качестве хозяина кукушка может использовать скворца *L. splendidus*, но основным видом является пегий ворон. Из 23-х осмотренных в 1971 году гнезд ворона 5 (21,7 %) содержали 9 яиц хохлатой кукушки (Mundy, Cook, 1977). Последний вид, вероятно, — самый обыкновенный хозяин повсюду в Западной Африке (Irwin, 1988).

На юге Африки и Зимбабве зарегистрировано 36 находок яиц и птенцов кукушки в гнездах пегого ворона (*Corvus albus*), грача (*C. capensis*) (18 находок), скворцов: *Spreo bicolor* (20), *Onychognathus morio* (10),

O. nabouroup (6), *Acridotheres tristis* (2) и *Lamprotornis nitens* (12 находок) (Irwin, 1988).

В лесной саванне ЮАР (Трансвааль) основной хозяин хохлатой кукушки скворец *L. australis* (5 находок). На сев. Ботсваны, Зимбабве и Замбии видами-воспитателями являются другие виды скворцов: *Lamprotornis mevesii* (6 случаев) и *L. chalybaeus* (1) (Colebrook-Robjent, Greenberg, 1976; Irwin, 1988) и *Lamprachalybaeus sicobius* (Varty, 1979). В Замбии также суданская дроздовая тимелия (*Turdoides plebejus*) (Serle, 1977). В других районах южной Африки 13 % находок яиц и птенцов хохлатой кукушки отмечено у пегого ворона, 10 % — у грача *C. capensis* и 5 % — у пегого скворца (*Sturnus contra*) (Irwin, 1988).

Список видов, в гнездах которых обнаруживали яйца или птенцов хохлатой кукушки:

<i>Acridotheres tristis</i>	<i>Corvus albus</i>	<i>Corvus capensis</i>
<i>Corvus corax</i>	<i>Corvus cornix</i>	<i>Corvus corone</i>
<i>Corvus monedula</i>	<i>Corvus rhipidurus</i>	<i>Corvus ruficollis</i>
<i>Cyanopica cyanus</i>	<i>Falco tinnunculus</i>	<i>Garrulus glandarius</i>
<i>Geocolaptes olivaceus</i>	<i>Lamprachalybaeus sicobius</i>	<i>Lamprotornis australis</i>
<i>Lamprotornis caudatus</i>	<i>Lamprotornis chalybaeus</i>	<i>Lamprotornis mevesii</i>
<i>Lamprotornis nitens</i>	<i>Lamprotornis purpuropterus</i>	<i>Lamprotornis splendidu</i>
<i>Onychognathus (Amydrus) morio</i>	<i>Onychognathus nabouroup</i>	<i>Pica melanotus</i>
<i>Pica pica</i>	<i>Ptilostomus afer</i>	<i>Pyrrhocorax pyrrhocorax</i>
<i>Spreo albicapillus</i>	<i>Spreo bicolor</i>	<i>Spreo hildebrandti</i>
<i>Sturnus contra</i>	<i>Turdoides plebejus</i>	<i>Turdus merula</i>
<i>Upupa epops</i>		

Особенности биологии. В районах Средиземноморья держится в основном в полусухих субтропических и тропических зонах. Предпочитает пойменные кустарниковые заросли по берегам рек, в лесопосадках - опушки. В Африке часто встречается вблизи сельских населенных пунктов. Избегает сплошных лесных массивов и горных районов высотой более 500 м н.у. моря. В целом распределение хохлатой кукушки связано с местами гнездования врановых — основных воспитателей птенцов этого вида. К размножению приступает, вероятно, в возрасте одного года. Повидимому, моногамный, территориальный вид. В Европе и Северной Африке сезон размножения — с апреля по июнь, в Южной Африке — с сентября по март. Размеры гнездовой территории различные авторы определяют от 0,4 км², 1 км², 2,5 км² (Pettet, 1975; Valverde, 1971; цит. по S. Cramp, 1985; Mundy, Cook, 1977) до 8-9 км² (Mountfort, Ferguson-Lees, 1961, цит. по Arias de Reyna et al., 1987). По исследованиям в Сьерра-Морене (Испания), размер территории пары хохлатых кукушек определен в 3,7 км² (Arias de Reyna et al., 1987).

В Испании в сосновом лесу 52,2 % из 44-х гнезд сороки содержали яйца или птенцов хохлатой кукушки (Valverde, 1971; цит. по S. Cramp, 1985). В горах Сьерра-Морена (Испания) на участке в 2,5 км² — 19 % гнезд обыкновенной сороки содержали яйца хохлатых кукушек (Arias de Reyna, 1985). По наблюдениям 1982—1983, 1986—1988 гг. в Юж. Испании, доля паразитированных гнезд сороки составляла 43,5 % (n=60),

черной вороны — 8,5 % (n=47), галки — 2,1 % (n=290) и 4,9 % гнезд клушицы (n=162) (Soler, 1990). В 1990—1994 гг. здесь же среди 675 гнезд сороки яйца кукушки были обнаружены в 396 (58,7 %) (Soler, Martínez, Soler, 1996). Последующие наблюдения подтвердили высокий уровень паразитизма гнезд сороки хохлатой кукушкой (54,8 %, n=766) (Soler, Soler, 1999). Обычно хозяевами кукушки являются сразу несколько видов врановых, но на территориях с давней симпатрией, как правило, только один вид — сорока (Soler, Møller, 1999).

Методом ДНК-дактилоскопии было доказано, что одна самка хохлатой кукушки может подкладывать яйца в гнезда двух различных видов-воспитателей в течение одного сезона размножения (Martínez et al., 1998).

За сезон одна самка может откладывать до 24 яиц (доказано гистологическим обследованием) (Cramp, 1985), но, как правило, 4—8 иногда — до 18-ти яиц (Frisch, 1969; Payne, 1973, цит. по Arias-de-Reyna et al., 1987). В условиях неволи со 2 мая по 12 июня две самки хохлатой кукушки отложили 15 и 16 яиц (Frisch, 1969). Яйца откладывают через день, тремя приблизительно равными сериями, промежутки между сериями — 5-8 дней.

Самка откладывает яйцо в гнездо вида-воспитателя очень быстро. По наблюдениям в неволе, в гнездо сизоворонки (в дупле) самка хохлатой кукушки откладывала яйцо за 2,5—3 секунды (Frisch, 1973). В одно гнездо вида-воспитателя самка хохлатой кукушки откладывает обычно 1—2, иногда 3 яйца. В то же время находили гнезда с 8, 10 и даже 13 яйцами (4-х самок) хохлатой кукушки (Lévêque, 1968; Varty, 1979). Эти случаи относят к совместным кладкам нескольких самок. Так, в Родезии в 1975 году в гнезде вороны с 3-мя яйцами обнаружены 3 яйца кукушки, которые резко различались по окраске и характеру рисунка (Varty, 1979). Из 43 гнезд с кладками врановых по одному яйцу хохлатой кукушки встречено в 33 гнездах, по два — в 9-ти, по три — в одном гнезде (Friedmann, 1964, цит. по S. Cramp, 1985). Во Франции из 41 гнезда врановых с птенцами хохлатой кукушки в 23 содержалось по одному кукушонку, в 15 — по два и в трех гнездах — по три (Lévêque, 1968, цит. по S. Cramp, 1985). На с.-з. Нигерии в гнездах основного воспитателя — *Corvus albus* — находили до 10-ти яиц хохлатой кукушки (Bannerman, 1953; цит. по W. Makatsch, 1955). По другим данным, здесь же в 1971 году одна самка кукушки отложила 9 яиц в 5 гнезд ворона (1,8 яиц на гнездо) (Mundy, Cook, 1977). По наблюдениям 1982—1983, 1986—1988 гг. в Юж. Испании, кукушки откладывали 1—5 (в среднем — 1,9) яиц в гнездо хозяина (участвуют 1—3 самки). У вороны и галки зарегистрировано в среднем 1,2 яйца кукушки, в кладках сороки и клушицы — 2,1 и 2,2 яйца, соответственно (Soler, 1990).

При подкладке каждого своего яйца самка хохлатой кукушки выбрасывает 1—2 яйца хозяина (Lévêque, 1968; Soler, Soler, Martínez, 1992). По другим наблюдениям, количество выброшенных или поврежденных яиц может достигать восьми. Из 360 паразитированных гнезд сороки поврежденные или выброшенные яйца обнаружены в 62,2 % кладок (Soler, Soler, Martínez, 1997). Иногда яйца подкладываются без изъятия (Perrin de Brichambaut, 1973; Mundy, Cook, 1977), но доля поврежденных яиц хо-

заяв может достигать 81 % от всех яиц в паразитированных гнездах (Soler, 1990). Кукушки чаще разоряли гнезда сорок, из которых хозяева выбросили яйца кукушки, по сравнению с теми, в которых они остались (Gadagkar, Kolatkar, 1996).

Яйца хохлатой кукушки, которые она подкладывает в гнезда врановых, в общем сходны по окраске с яйцами хозяев. Наибольшее сходство по окраске отмечено для яиц хохлатой кукушки из гнезд сороки, хотя по форме они несколько более укороченные. Средний индекс формы 20 яиц кукушки составил $1,28 \pm 0,07$, а сороки ($n=199$) — $1,42 \pm 0,06$ (Alvarez, Arias de Reyna, 1974; цит. по Glutz von Blotzheim, Bauer, 1980). В Испании яйца хохлатой кукушки в большинстве случаев не обладали мимикрирующими свойствами (Soler, 1990). На юге Африки, где птенцов кукушки воспитывает ряд видов скворцовых, чисто-голубые яйца которых резко отличаются от пятнистых «сорочьих» яиц кукушки (Harrison, 1971; Colebrook-Robjent, Greenberg, 1976). Несмотря на отсутствие мимикрии, яйца кукушки, как правило, не отвергаются хозяевами.

Размеры — $28,4—35,4 \times 21,5—27,1$ мм ($28,4 \times 22,0$; $35,4 \times 25,1$; $31,0 \times 21,5$; $34,3 \times 27,1$) (Jourdain, цит. по W. Makatsch, 1976; Colebrook-Robjent, Greenberg, 1976). Средние — $32,20 \times 23,50$ мм ($n=34$) (Baker, 1922—1930), $32,15 \times 24,00$ ($n=78$) (Jourdain), $31,72 \times 23,97$ ($n=10$) (Makatsch, 1976), 32×24 (Schonwetter, 1967; цит. по S. Cramp, 1985). Масса яйца — 9,5 г, скорлупы — 0,58—1,02 (Makatsch, 1976). Средние размеры яиц из Нигерии несколько меньше — $30,0 \times 24,0$ мм, пределы — $27,0—32,0 \times 23,5—24,5$ мм, $n=7$ (Mundy, Cook, 1977), 41 яйца хохлатой кукушки с юга Африки — $30,7 \times 21,6$ ($29,0—35,2 \times 22,6—28,0$) (Roberts, цит. по W. Makatsch, 1976). В Ираке средние размеры 22-х яиц составили $33,0 \times 22,9$ мм (Pitman, 1963). По форме яйца хохлатой кукушки почти всегда отличаются от яиц вида-воспитателя. Они более округлые (или сплюснутые по краям), чем яйца врановых.

Инкубация яиц кукушки продолжается 12—14 дней (11—15), в среднем 12,8 дней, что заметно короче, чем у основных видов-воспитателей (Lévêque, 1968; Frisch, 1969). Данные Ж. Вайара (Vielliard, 1973) показывают, что уровень развития эмбриона в только что отложенном яйце кукушки соответствует 17—20 часам насиживания. При подкладке яйца хохлатой кукушкой отмечено согласованное поведение самца и самки (Frisch, 1973).

Птенцы хохлатой кукушки не выбрасывают птенцов вида-воспитателя, а растут вместе с ними в гнезде. Однако высокая активность кукушат позволяет им перехватывать корм у птенцов хозяев и развиваться быстрее. Сигналы выпрашивания пищи птенцов хохлатой кукушки имеют большую длительность (до 20 секунд), чем аналогичные сигналы их хозяев (1—3 с.) (Redondo, Arias de Reyna, 1988). Птенец кукушки вылупляется голым. С пятого дня появляются пеньки маховых, трубочки на голове, спине и на боках тела, кисточки — с 12—13-го дня. К 19—22-му дню птенец выглядит полностью оперенным. Маховые перья полностью отрастают к 24-му дню, рулевые — к 46-му. Слетки хохлатой кукушки покидают гнездо в возрасте 19—21 дня ($n=5$), летными становятся в возрасте 24—26 дней (Valverde, 1971, цит. по S. Cramp, 1985). По другим данным, они вылетают из гнезда в возрасте 20—26 дней (Mundy, Cook, 1977), 17—27, в среднем — 20,3 дня (Soler, Soler, 1991).

По наблюдениям в Сьерра-Морене (Испания), из 56 яиц (за два сезона) хохлатой кукушки в гнездах сороки успешно вылупилось 54,5—93,3 % и вылетело 42,1—56,0 % птенцов от числа отложенных яиц (Arias-de-Reyna et al., 1982). По другим данным, успешность размножения кукушки в гнездах сороки и вороны составила 50,9 и 40 %, соответственно (Soler, 1990). Когда в гнезде несколько птенцов кукушки, обычно выживает лишь старший птенец. Вес птенцов-слетков сороки в непаразитированных гнездах составил в среднем 167 г, в гнездах с птенцом кукушки — 150 г. В паразитированных кукушкой гнездах сороки собственные птенцы вылетали лишь из 19,2 % гнезд (Soler, Soler, 1991), по другим данным — из 22,8 % гнезд (Soler, Martínez, Soler, 1996). По наблюдениям в Нигерии, успешность размножения пегого ворона составила 19 % птенцов-слетков от числа отложенных яиц, в гнездах с кукушкой — только 8 %. Успешность вылета птенцов хохлатой кукушки (от числа отложенных яиц) — 22,2 % (Mundy, Cook, 1977).

***Clamator coromandus* (L.) — Коромандельская хохлатая кукушка.**

Распространение. Юго-Восточная Азия от Гималаев до Шри-Ланки, Индии, Бирмы, Индокитая и Малукского полуострова. Встречается на Цейлоне, центральной части Филиппинских островах и Индонезии (острова Суматра, Ява, Борнео, Сулавеси).

Виды-воспитатели. Известно не менее 26-ти видов, у которых находили яйца или птенцов коромандельской хохлатой кукушки. Среди них кустарницы (*Garrulax*, 13 видов), тимелии — *Turdoides* (2 вида), дронго и других видов (Baker, 1942; цит. по W. Makatsch, 1955, 1971).

Список видов, в гнездах которых обнаруживали яйца или птенцов коромандельской хохлатой кукушки:

<i>Actinodura egertoni</i>	<i>Copsychus saularis</i>	<i>Dicrurus macrocercus</i>
<i>Enicurus schistaceus</i>	<i>Garrulax caerulatus</i>	<i>Garrulax cineraceus</i>
<i>Garrulax erythrocephalus</i>	<i>Garrulax gularis</i>	<i>Garrulax leucolophus</i>
<i>Garrulax merulinus</i>	<i>Garrulax moniliger</i>	<i>Garrulax pectoralis</i>
<i>Garrulax phoeniceus</i>	<i>Garrulax ruficollis</i>	<i>Garrulax rufogularis</i>
<i>Garrulax squamatus</i>	<i>Garrulax striatus</i>	<i>Geokichia citrina</i>
<i>Lanius nigriceps</i>	<i>Myiophoneus coeruleus</i>	<i>Pomatorhinus erythrogenys</i>
<i>Pomatorhinus maclellandi</i>	<i>Trochalopteryx squamatum</i>	<i>Turdoides gularis</i>
<i>Turdoides striatus</i>	<i>Turdus dissimilis</i>	

Особенности биологии. Окраска яиц хохлатой кукушки зелено-голубая (бирюзовая), сходная с окраской основных видов-воспитателей — кустарницы (*Garrulax*) и тимелии (*Turdoides*). Яйца кукушки немного крупнее (27,3×22,1 мм, масса — 5,35 г), чем яйца хозяев (тимелии — 24,8×18,95 мм). 263 яйца коромандельской хохлатой кукушки из коллекции Бекера имели средние размеры — 26,9×22,8 мм и массу 6,01 г (Baker, 1942; цит. по W. Makatsch, 1955, 1971).

***Clamator jacobinus* (Bodd.) — Сорочья хохлатая кукушка.**

Распространение. Гнездовой ареал включает Западную, Центральную, Восточную и Южную Африку, Ю.-В. Азию. В Африке распространена от Атлантического до Индийского океанов полосой по широте Сенегала, Гвинеи до Судана и Эфиопии. Оседла в Танзании и Кении. Кроме

того, гнездится в Намибии, Замбии, Ботсване, Мозамбике, ЮАР. В Азии гнездится на зап. Пакистана, ю.-в. Ирана, юге Индии, в Шри-Ланке, на Цейлоне, в Непале, Бирме.

Виды-воспитатели. Известно не менее 63-х видов, у которых находили яйца или птенцов сорочьей хохлатой кукушки (часть сведений требует дополнительных подтверждений).

В Индии зарегистрированы следующие виды, у которых в гнездах обнаружены яйца сорочьей хохлатой кукушки (по коллекции Е. Бекера, 167 яиц): *Actinodura egertoni*, *Aegithina tiphia*, *Alcippe nipalensis*, *Copsychus saularis*, *Enicurus maculatus*, *Garrulax moniliger*, *Geokichia citrina*, *Lanius nigriceps*, *Monticola erythrogastra*, *Myiomela leucura*, *Myiophoneus caeruleus*, *Pycnonotus cafer*, *Turdoides austeni*, *Turdoides caerulatus*, *Turdoides caudatus*, *Turdoides earlei*, *Turdoides erythrocephalus*, *Turdoides gularis*, *Turdoides lanceolatus*, *Turdoides leucolophus*, *Turdoides lineatus*, *Turdoides longirostris*, *Turdoides merulinus*, *Turdoides moniliger*, *Turdoides pectoralis*, *Turdoides phoeniceus*, *Turdoides ruficollis*, *Turdoides somervillei*, *Turdoides squamatus*, *Turdoides striatus*, *Turdoides terricolor* (Baker, 1942; цит. по W. Makatsch, 1955).

На юге Индии, в Бирме, на Цейлоне видами-воспитателями птенцов кукушки являются: *Garrulax cacchinans*, *Garrulax moniliger*, *Garrulax pectoralis*, *Alcippe nipalensis*, *Turdoides terricolor*, некоторые *Lanius*, *Enicurus*, *Geokichia citrina*, в Бирме — *Garrulax moniliger* и *Turdoides gularis* (Groebbels; цит. по W. Makatsch, 1955). Б. Смити указывает для Бирмы виды *Garrulax*, *Timalien* и как основного хозяина — *Turdoides gularis* и *T. earlei* (Smythies; цит. по W. Makatsch, 1955). Другими воспитателями являются *Pycnonotus tricolor* и *Campephaga hartlaubi*, а также *Crateropus striatus*, *Turdoides striatus*, *Turdoides somervillei*. Е. Бекер указывает еще *Turdoides subrufus* как хозяина (Baker; цит. по W. Makatsch, 1955). В провинции Кашмир яйца сорочьей хохлатой кукушки обнаружены в гнездах *Argya* и *Turdoides*, в восточных Гималаях — у *Garrulax monileger* и *G. pectoralis*, в западных Гималаях — у *Garrulax striatus* (Bates, Lowther, 1952; цит. по W. Makatsch, 1971). В Индии также отмечено воспитание птенца кукушки кустарницами *Turdoides affinis* (Johnsingh, 1982).

По сведениям Г. Фридманна, доказанными хозяевами сорочьей хохлатой кукушки в Африке являются: *Colius striatus*, *Colius indicus*, *Motacilla capensis*, *Turdoides leucopygius*, *Argya fulva*, *Argya rubiginosa*, *Pycnonotus nigricans*, *Pycnonotus tricolor*, *Phyllastrephus terrestris*, *Andropadus importunus*, *Parisoma subcaeruleum*, *Sigelus silens*, *Campephaga hartlaubii*, *Dicrurus adsimilis*, *Lanius collaris*, *Laniarius ferrugineus*, *Telophorus zeylonus*, *Telophorus phanus*, *Petronia superciliaris*, *Pycnonotus capensis*; *Andropadus importunus*, *Sigelus silens*, *Colius erythromelon* (Friedmann, 1948; цит. по W. Makatsch, 1955), а также *Telophorus zeylonus* (Roberts; цит. по W. Makatsch, 1955). Шонветтером обнаружено яйцо кукушки в кладке зимородка *Halcyon albiventris* (Schonwetter; цит. по W. Makatsch, 1955). В последующие годы в Африке находки яиц и птенцов кукушки отмечены у *Colius striatus*, *C. indicus*, *Motacilla capensis*, *Turdoides leucopygius*, *Argyo fulva*, *A. rubiginosa*, *Pycnonotus nigricans*, *P. tricolor*, *Phyllastrephus terrestris*, *Parisoma subcaeruleum*, *Campephaga hartlaubii*, *Dicrurus adsimilis*, *Lanius collaris*, *Laniarius ferrugineus*, *Telophorus zeylonus*, *Petronia superciliaris* (Makatsch, 1971).

К югу от Замбии основными видами-воспитателями являются *Pycnonotus barbatus* (135 находок), *P. capensis* (60), *P. nigricans* (12), *Andropadus imponunus* (21), *Lanius collaris* (30). В Южной Африке яйцо кукушки обнаружено в гнезде *Zosterops pallidus*, хотя, возможно, это была случайная подкладка. К вероятным хозяевам сорочьей хохлатой кукушки в Африке можно отнести также *Turdoides jardineii* в Замбии, *T. plebejus* — в Восточной и Западной Африке, *T. hindei* — в Кении (Plumb, 1979; цит. по М. Р. S. Irwin, 1988), *T. leucopygius* — в Эфиопии, *Argya rubiginosa* — в Мали, Кении и Сомали. Однако требуются дополнительные исследования и доказательства (J. F. R. Colebrook, цит. по М.Р.С. Irwin, 1988).

В Западной и Восточной Африке воспитателем птенцов кукушки является бородатый настоящий бюльбюль (*Pycnonotus barbatus*) (2 и 8 находок, соответственно). В Кении обнаружено одно гнездо золотого конька (*Tmetothylacus tenellus*) с птенцом сорочьей хохлатой кукушки.

Уровни паразитизма часто высоки, что обусловлено значительным количеством доступных гнезд потенциальных хозяев. Так, в Порт Элизабет доля паразитированных гнезд *Pycnonotus capensis* составляла 16 %, *Pycnonotus barbatus* — 12 %, *Andropadus imponunus* — 13 %. Через четыре года от 12 до 72 % (в среднем — 36 %) гнезд *Pycnonotus capensis* были с яйцами или птенцами кукушки (Liversidge 1969; цит. по М. Р. S. Irwin, 1988).

Список видов, в гнездах которых обнаруживали яйца или птенцов сорочьей хохлатой кукушки:

<i>Actinodura egertoni</i>	<i>Aegithina tiphia</i>	<i>Alcippe nipalensis</i>
<i>Andropadus imponunus</i>	<i>Argya fulva</i>	<i>Argya rubiginosa</i>
<i>Campephaga hartlaubii</i>	<i>Colius erythromelon</i>	<i>Colius indicus</i>
<i>Colius striatus</i>	<i>Copsychus saularis</i>	<i>Crateropus striatus</i>
<i>Dicrurus adsimilis</i>	<i>Enicurus maculatus</i>	<i>Garrulax cacchinans</i>
<i>Garrulax moniliger</i>	<i>Garrulax pectoralis</i>	<i>Garrulax striatus</i>
<i>Geokichia citrina</i>	<i>Halcyon albiventris</i>	<i>Laniarius ferrugineus</i>
<i>Lanius collaris</i>	<i>Lanius nigriceps</i>	<i>Monticola erythrogastra</i>
<i>Motacilla capensis</i>	<i>Myiomela leucura</i>	<i>Myiophoneus coeruleus</i>
<i>Parisoma subcaeruleum</i>	<i>Petronia superciliaris</i>	<i>Phyllastrephus terrestris</i>
<i>Pycnonotus barbatus</i>	<i>Pycnonotus cafer</i>	<i>Pycnonotus capensis</i>
<i>Pycnonotus nigricans</i>	<i>Pycnonotus tricolor</i>	<i>Sigelus silens</i>
<i>Telophorus zeylonus</i>	<i>Tmetothylacus tenellus</i>	<i>Turdoides affinis</i>
<i>Turdoides austeni</i>	<i>Turdoides caerulatus</i>	<i>Turdoides caudatus</i>
<i>Turdoides earlei</i>	<i>Turdoides erythrocephalus</i>	<i>Turdoides gularis</i>
<i>Turdoides hindei</i>	<i>Turdoides jardineii</i>	<i>Turdoides lanceolatus</i>
<i>Turdoides leucolophus</i>	<i>Turdoides leucopygia</i>	<i>Turdoides lineatus</i>
<i>Turdoides longirostris</i>	<i>Turdoides merulinus</i>	<i>Turdoides moniliger</i>
<i>Turdoides pectoralis</i>	<i>Turdoides phoeniceus</i>	<i>Turdoides plebejus</i>
<i>Turdoides ruficollis</i>	<i>Turdoides somervillei</i>	<i>Turdoides squamatus</i>
<i>Turdoides striatus</i>	<i>Turdoides subrufus</i>	<i>Turdoides terricolor</i>
<i>Zosterops pallidus</i>		

Особенности биологии. В период размножения — типично территориальный вид. Откладывает 2—4 яйца, в среднем — 3,5 (n=28, Юж. Африка), иногда за сезон возможна откладка до 25 яиц (Irwin, 1988). Яйца глянцевые, округленные, от чисто-белой до голубой или зелено-

голубой окраски. Такие яйца резко отличны от яиц бюльбюлей, хотя в гнездах кустарниц голубые яйца отличались только формой и размером. На юге Африки птенцов кукушки воспитывает ряд видов скворцовых, чисто-голубые яйца которых резко отличаются от пятнистых «сорочьих» яиц кукушки (Jensen, Jensen, 1969; Harrison, 1971). Несмотря на отсутствие мимикрии, яйца кукушки, как правило, не отвергаются хозяевами.

Размеры яиц для подвида *C. j. serratus* (n=78) — 23,0—28,5×19,0—24,0 мм (средние — 26,0×21,6), масса 5,7—7,9 г, для подвида *C. j. pica* (n=125) — 22,1—26,0×18,1—22,0 мм (средние — 24,1×19,8) (Irwin, 1988). Средние размеры 167 яиц *Clamator jacobinus pica* из коллекции Е. Бекера составили 24,3×19,4 мм, средняя масса скорлупы — 0,46 г, для подвида *C. j. jacobinus* (n=8) — 24,5×19,3 мм, 0,48 г (Makatsch, 1955).

При подкладке яйца отмечено особое согласованное поведение самки с самцом. Одно яйцо откладывается за двое суток. Гистологическое исследование яичников самок кукушек в Африке, добытых в сезон размножения, показало, что в среднем самка откладывает 3,46 яйца (1—6 яиц, через 48 часов), затем следует более длительный перерыв и новая «кладка» (Raune, 1973). Продолжительность периода откладки яиц может составлять 10 недель. Сам процесс откладки яйца происходит очень быстро. Так, в гнездо тимелии (*Turdoides striatus*) в лесу возле Дели (Индия) самка кукушки отложила яйцо за 5 секунд, причем даже не садясь на гнездо (Gaston, 1976). Возможно, обнаружение поврежденных яиц хозяев гнезда, где присутствует яйцо кукушки, отчасти связано с подобным способом откладки. Как известно, яйца кукушки имеют более толстую скорлупу по сравнению со скорлупой яиц видов-воспитателей. В дальнейшем поврежденные яйца могут исчезать из гнезда, что связано не только с кукушкой, но и с поведением самих хозяев гнезда (Perrin de Brichambaut, 1973). В одном гнезде наблюдали до 4-х яиц кукушки, отложенных разными самками, хотя чаще всего бывает одно яйцо (Gaston, 1976). В 52,6 % случаев яйца кукушки появлялись в гнездах в период откладки яиц хозяином.

Инкубация яиц сорочьей хохлатой кукушки продолжается 11—12 дней, что на 2 дня короче, чем у основных видов-воспитателей (Irwin, 1988). Наблюдения К. Верно (Vernon, 1970) показывают, что самка кукушки способна задерживать готовое к откладке яйцо в яйцевоме. А поскольку развитие эмбриона продолжается, период эмбрионального развития отложенного в гнездо яйца сокращается. Эмбрион в свежееотложенном яйце соответствует по развитию 20-часовому насиживанию (Perrins, 1967).

Птенец вылупляется голым. Кожа оранжево-розовая, но через двое суток темнеет и становится фиолетово-коричневой. Зев алый, клювные валики желтые. Растет быстро, трубочки маховых перьев появляются на третьи сутки, глаза открываются на 6-е сутки, а кисточки маховых — на 9—12-е сутки. В возрасте 11 дней птенец самостоятельно передвигается по гнезду, а к 15-м суткам выглядит полностью оперенным и в 16-дневном возрасте может перелетать с ветки на ветку. Масса слетка составляет в среднем 56 г. Приемные родители продолжают подкармливать птенца еще на протяжении 15—25 дней (Irwin, 1988). В Юж. Индии наблюдали групповое (11 особей) выкармливание и уход кустарниц *Turdoides affinis*

за птенцом сорочьею хохлатой кукушки, который в возрасте 11-ти дней покинул гнездо и перешел к самостоятельной жизни через 23 дня (Johnsingh, 1982).

Успех размножения кукушек, по наблюдениям в Индии, составлял до 6 слетков на 1 пару (Gaston, 1976). Одной из причин гибели кукушат было их позднее вылупление, так как иногда самка откладывала яйцо в насиженную кладку тимелии. Если яйцо кукушки попадало в гнездо позже, чем через 8 дней после начала откладки яиц хозяином, кукушонок не доживал до вылета. Существенных различий в скорости роста птенцов тимелии с кукушонком и без него не наблюдали. В 4-х случаях хозяева успешно выкормили по 2 кукушонка (Gaston, 1976).

***Clamator levaillantii* (Swainson) — Африканская хохлатая кукушка.**

Распространение. Эндемик Африки, миграции в пределах континента. Населяет влажную лесистую саванну западной, центральной, частично восточной и южной частей континента.

Виды-воспитатели. Общий список известных видов-хозяев кукушки насчитывает не менее 13 видов. Основными воспитателями птенцов африканской хохлатой кукушки являются тимелии (*Turdoides*). Зарегистрировано не менее 8-ми видов тимелий, у которых находили яйца или птенцов кукушки (*Turdoides jardineii*, *T. gymnogenys*, *T. hartlaubii*, *T. bicolor*, *T. leucopygius*, *T. melanops*, *T. plebejus*, *T. reinwardtii*). В Зимбабве в среднем ежегодно 7,5 % гнезд *Turdoides jardineii* содержали яйца или птенцов африканской хохлатой кукушки. Одна из семейных групп тимелий за пять месяцев выкормила 4-х птенцов кукушки (Irwin, 1988). Тимелия *Turdoides jardineii* — основной вид-воспитатель птенцов кукушки и в Родезии (Steyn, 1973).

В Мали как вид-воспитатель отмечен скворец (*Spreo pulcher*) (Lamarche 1980; Gore 1981; цит. по М. Р. S. Irwin, 1988). Кроме перечисленных, по данным Г. Фридманна, хозяевами африканской хохлатой кукушки являются *Phoeniculus purpureus*, *Pycnonotus tricolor*, *Phyllanthus atripennis* и *Cossypha caffra* (Friedmann, 1948; цит. по W. Makatsch, 1955).

В Гвинейской республике 21.08.1985 г. нами добыта самка хохлатой кукушки с крупными фолликулами яичника. Судя по одному (лопнувшему), недавно отложила яйцо. Самка была добыта недалеко от гнезда тимелии (*Turdoides plebejus*), но яйца кукушки в нем не было.

Особенности биологии. Откладывает обычно до 4-х яиц, количество кладок за сезон размножения точно не известно (Irwin, 1988). Яйца укороченно-яйцевидные. Окраска варьирует от бледно-голубой до ярко-бирюзово-голубой или сиреневой. Сходство с окраской яиц тимелий хорошо выражено. Выделяется яйцо кукушки округлостью и глянцевой поверхностью скорлупы (яйца тимелий имеют гладкую матовую поверхность). В Нигерии отмечено высокое сходство яиц кукушки и тимелии *T. plebejus*, яйца которой отличались от других видов тимелий бледно-фиолетово-розовой окраской (Serle, 1977). В Южной Африке большинство обнаруженных яиц кукушки имели высокое сходство с яйцами хозяев (Jensen, Jensen, 1969).

В одном гнезде наблюдали до 2-х яиц кукушки, хотя чаще всего бывает одно яйцо (Jones, 1985; цит. по М.Р.С. Irwin, 1988).

Размеры яиц — (n=13) 23,8—27,6×19,6—22,1 мм, в среднем — 25,1×20,6 мм, масса скорлупы 0,45—0,56 г (Irwin, 1988). Инкубационный период яиц африканской хохлатой кукушки составляет 11—12 дней (Irwin, 1988). В национальном парке Уанки (Ю. Родезия), где кукушка паразитирует на *Turdoides jardineii* (Steyn, Howells, 1975).

Инкубация яиц африканской хохлатой кукушки продолжается около 11-ти дней. По вскрытию яиц установлено доинкубационное развитие зародыша (Steyn, Howells, 1975). Птенец вылупляется голым, массой 5—6 г. Кожа темно розовая, впоследствии темнеет. Зев оранжево-красный (более яркий, чем у птенцов тимелий), клювные валики желтые. Растет быстро, достигая массы 45—50 г через 6 дней. Выпрашивает корм заметно активнее, чем птенцы вида-хозяина, но звуки издает сходные. Приемные родители продолжают подкармливать птенца после вылета из гнезда еще на протяжении 3—5 недель (Irwin, 1988).

2.2.1.2. Род *Pachycoccyx* Cabanis — Толстоклювая кукушка.

Pachycoccyx audeberti (Schlegel) — Толстоклювая кукушка.

Распространение. Оседлый, эндемичный вид. Населяет влажную лесистую саванну юго-восточной части Африканского континента (Юж. Судан, Зап. Уганда, Вост. Заир и Кения, Сев. Анголы и Ботсваны, Зимбабве и ЮАР) и Мадагаскара. Кроме того, как редкий вид отмечен в некоторых местах Гвинеи, Либерии, Кот-д'Ивуар, Камеруна, Габона.

Виды-воспитатели. Список воспитателей включает 7 видов. Г. Фридманн приводит два вида-хозяина толстоклювой кукушки: *Sigmodus retzii*, *Cinnyricinclus leucogaster* (Friedmann, 1948; цит. по W. Makatsch, 1955). Краснолобый очковый сорокопут (*Prionops scopifrons*) — обычный воспитатель птенцов кукушки в вост. части Африки, рыжебрюхий очковый сорокопут (*Prionops caniceps*) в западной части континента (Irwin, 1988). Видами-воспитателями толстоклювой кукушки также являются трехцветный очковый сорокопут (*Prionops retzii*) и в Заире — длиннохохлый очковый сорокопут (*Prionops plumata*). Вероятным хозяином толстоклювой кукушки на Мадагаскаре является *Leptopterus chabert* (Payne, 1997).

Особенности биологии. В гнездо хозяина кукушка откладывает одно (88,9 % случаев) или два яйца (Irwin, 1988). Окраска яиц сложная, фон — бледно-зелено-голубой, рисунок — серые, коричневые или лиловые пятна. Размеры известных яиц — 25×18 мм (Makatsch, 1955), 23,8×17,2 мм (Irwin, 1988). Инкубационный период — 13 дней, яиц хозяев — 17 дней (Vernon, 1984; цит. по M. P. S. Irwin, 1988). Птенец вылупляется голым, кожа и зев оранжевые, клювные валики желтые. Кукушонок выбрасывает яйца и птенцов хозяина на 2—4-й день после вылупления. Трубочки маховых появляются на 4-й день, на 8-й день по всему телу, к этому же времени открываются глаза. На 12—14-й день появляются кисточки, сначала на маховых, а затем по всему телу. Птенец-слеток кукушки вылетает из гнезда в возрасте 28—30 дней (масса — 84—86 г) и на протяжении 50 дней приемные родители продолжают подкармливать его (Payne, 1997).

2.2.1.3. Род *Cuculus* L. — Кукушка.***Cuculus (Hierococcyx) crassirostris* Walden — Индонезийская ястребиная кукушка.**

Распространение. Населяет первичные горные леса до высот 500—1400 м центральной и северной территории острова Сулавеси.

Виды-воспитатели. Список видов-воспитателей не установлен. Возможным хозяином этой кукушки является дронго *Dicrurus leucops* (Stresemann; цит. по W. Makatsch, 1955).

Особенности биологии. Сведений нет.

***Cuculus (Hierococcyx) sparveroides* (Vigors) — Большая ястребиная кукушка.**

Распространение. Сев. Пакистана и Индии, Непал, Бангладеш, Бирма, Китай (кроме сев. районов), Таиланд, Лаос, Вьетнам, Кампучия, Филиппины, Малайзия, Индонезия (Суматра, Ява, Калимантан). Населяет горные вечнозеленые леса, особенно лиственные. В Индии встречается до высот 900—2700 м, в Непале — до 3000 м, на Суматре и Борнео — до 900—1600 м.

Виды-воспитатели. Е. Бекер указывает следующие 29 видов-хозяев большой ястребиной кукушки в азиатской части ареала: *Actinodura nipalensis*, *Alcippe nipalensis*, *Arachnothera magna*, *Arachnothera longirostris*, *Brachypteryx nipalensis*, *Cettia fortipes*, *Garrulax phoeniceus*, *Garrulax erythrocephalus*, *Garrulax pectoralis*, *Garrulax rufogularis*, *Garrulax moniliger*, *Garrulax cineraceus*, *Garrulax nigrimentum*, *Garrulax subcaerulatus*, *Geokichia citrina*, *Lanius nigriceps*, *Muscicapa rubeculoides*, *Muscicapa hodgsoni*, *Muscicapa macgregoriae*, *Myiophoneus caeruleus*, *Pellorneum ruficeps*, *Pellorneum ignotum*, *Pomatorhinus erythrogenys*, *Pycnonotus cafer*, *Stachyris nigriceps*, *Stachyris ruficeps*, *Turdus dauma*, *Yuhina occipitalis*, *Yuhina flavicollis* (Baker; цит. по W. Makatsch, 1955). Кроме того, яйца или птенцы большой ястребиной кукушки обнаружены в гнездах *Garrulax lineatus*, *Suya khasiana*, *Stachyris rufifrons*, *Brachypteryx leucophris*, *Muscicapa parva*, *Lanius cristatus*, *Leiothrix lutea*, *Turdoides* sp. (Groebbels; Smythies; цит. по W. Makatsch, 1955). На о-ве Суматра — у *Garrulax mitratus* (Payne, 1997). Общее количество видов птиц, в гнездах которых обнаруживали яйца или птенцов этой кукушки, составляет 38 видов.

Список видов, в гнездах которых обнаруживали яйца или птенцов большой ястребиной кукушки:

<i>Actinodura nipalensis</i>	<i>Alcippe nipalensis</i>	<i>Arachnothera magna</i>
<i>Arachnothera longirostris</i>	<i>Brachypteryx nipalensis</i>	<i>Brachypteryx leucophris</i>
<i>Cettia fortipes</i>	<i>Garrulax phoeniceus</i>	<i>Garrulax erythrocephalus</i>
<i>Garrulax pectoralis</i>	<i>Garrulax rufogularis</i>	<i>Garrulax moniliger</i>
<i>Garrulax cineraceus</i>	<i>Garrulax nigrimentum</i>	<i>Garrulax subcaerulatus</i>
<i>Garrulax lineatus</i>	<i>Garrulax mitratus</i>	<i>Geokichia citrina</i>
<i>Lanius nigriceps</i>	<i>Lanius cristatus</i>	<i>Leiothrix lutea</i>
<i>Muscicapa rubeculoides</i>	<i>Muscicapa hodgsoni</i>	<i>Muscicapa macgregoriae</i>
<i>Muscicapa parva</i>	<i>Myiophoneus caeruleus</i>	<i>Pellorneum ruficeps</i>
<i>Pellorneum ignotum</i>	<i>Pomatorhinus erythrogenys</i>	<i>Pycnonotus cafer</i>
<i>Stachyris nigriceps</i>	<i>Stachyris ruficeps</i>	<i>Stachyris rufifrons</i>
<i>Suya khasiana</i>	<i>Turdoides</i> sp.	<i>Turdus dauma</i>
<i>Yuhina occipitalis</i>	<i>Yuhina flavicollis</i>	

Особенности биологии. Зарегистрированная окраска яиц — в основном двух типов. Однотонно голубая, встречающаяся в гнездах *Garrulax*, *Myiophoneus*, *Turdus*, *Actinodura* и других. Средние размеры — 29,0×20,5 мм, масса — 3,26 г (n=33). Второй тип окраски яиц кукушки — зеленовато-коричневатый, редко — с темными крапинками. Чаще всего встречается в гнездах *Arachnothera magna*, а также *Stachyris*, *Lanius*, *Muscicapa*, *Cettia* и других. Яйца этого типа окраски мельче «голубой морфы», средние размеры — 26,3×18,5 мм, масса — 3,09 г (n=150 яиц) (Baker; цит. по W. Makatsch, 1955).

Cuculus (Hierococcus) varius (Vahl) — Индийская ястребиная кукушка.

Распространение. Индия (за исключением с.-з. части), Непал, Бутан, Бангладеш и Шри-Ланка.

Виды-воспитатели. Е. Бекер указывает следующие 17 видов-хозяев индийской ястребиной кукушки: *Actinodura egertoni*, *Garrulax caerulatus*, *Garrulax cineraceus*, *Garrulax erythrocephalus*, *Garrulax gularis*, *Garrulax moniliger*, *Garrulax phoeniceus*, *Garrulax ruficollis*, *Irena puella*, *Niltava sundara*, *Terpsiphone paradisi*, *Turdoides caudatus*, *Turdoides malcolmi*, *Turdoides rufescens*, *Turdoides somervillei*, *Turdoides striatus*, *Turdoides terricolor* (Baker; цит. по W. Makatsch, 1955). Кроме того, яйца или птенцы ястребиной кукушки обнаружены в гнездах *Pycnorhis sp.*, *Malacocercus terricolor* (Nehrkrön; цит. по W. Makatsch, 1955).

Особенности биологии. Яйца кукушки всегда одноцветно темно-зелено-голубые, сходные с таковыми основных видов-воспитателей (*Turdoides*, *Garrulax*). Средние размеры 66-ти яиц — 25,2×19,2 мм (Baker; цит. по W. Makatsch, 1955).

Кукушонок вылупляется, как правило, первым и выбрасывает яйца и птенцов хозяина.

Cuculus (Hierococcus) vagans (Müller) — Бородатая кукушка.

Распространение. Южный Таиланд, Малайзия, юг Лаоса, Индонезия (Суматра, Калимантан).

Виды-воспитатели. Список видов-воспитателей не установлен.

Особенности биологии. Сведений нет.

Cuculus (Hierococcus) fugax (Hoisfield) — Ширококрылая кукушка.

Распространение. Непал и вост. Индия, Таиланд, Малайзия, Индонезия (Суматра, Ява, Сулавеси и Борнео), в., ю.-в. и с.-в. Китай, Корея, юг Японии. В России распространена в бассейне среднего и нижнего Амура, на север до верховьев Зеи, в бассейне Селемджи до 53° с.ш., в Приморье к северу до 52° с.ш. (Степанян, 1990).

Придерживается лиственных и смешанных лесов горной и субальпийской зон, а в южных частях ареала — вечнозеленых первичных и вторичных лесов. В Приморье ширококрылая кукушка населяет преимущественно горные, темнохвойные, хвойно-широколиственные и ильмовые леса, избегает молодых насаждений и изреженных лесов (Назаренко; цит. по Ю. Н. Назарову, 1993). В горы поднимается в Приморье до высоты 800—900 м (Панов, 1973), в юж. Сихотэ-Алине — до высоты 1600 м

(Назаренко, 1971), в горных лесах Индии — 600—1800 м, в Японии — до 2300 м, в лесах о-ва Борнео до высоты 2800 м (Payne, 1997).

Виды-воспитатели. Список видов-воспитателей насчитывает более 40 видов. В Японии это *Luscinia cyane*, *Luscinia cyanurus*, *Luscinia akahige*, *Muscicapa (Cyanoptila) cyanomelana*, *Anthus hodgsoni*, *Zanthopygia narcissina*, *Saxicola torquata*, *Turdus chrysolaus*, *Turdus cardis* и *Alseonax latirostris* (Jahn; Kobayashi; цит. по W. Makatsch, 1955; Royama, 1963). Яйца или птенцы ширококрылой кукушки в Японии обнаружены также в гнездах *Alauda arvensis*, *Muscicapa latirostris*, *Muscicapa zanthopygia* (Austin, Kuroda, 1953; цит. по Ю.Н. Назарову, 1993). Для азиатской части ареала кукушки как хозяева также отмечены: *Heteroxenicus nepalensis*, *Stachyris rufifrons*, *Pellorneum sp.*, *Proparus nipalensis*, *Dromocataphus assamensis* (Судилловская, 1951) и еще *Terpsiphone atrocaudata* (Baker; цит. по W. Makatsch, 1955). Е. Бекер указывает следующие виды-хозяева ширококрылой кукушки в Непале, Вост. Индии и Китае: *Pellorneum tickelli*, *Turdinus roberti*, *Stachyris rufifrons*, *Paradoxornis gularis*, *Yuhina bakeri*, *Alcippe cinerea*, *Brachypteryx nipalensis*, *Rhyacornis fuliginosus*, *Enicurus maculatus*, *Muscicapa rubeculoides*, *Muscicapa hyperythra*, *Muscicapa thalassina*, *Niltava macgrigoriae*, *Niltava sundara*, *Culicicapa ceylonensis*, *Rhipidura aureola*, *Cettia fortipes*, *Tesia cyaniventer*, *Arachnothera longirostris*, *Arachnothera magna* (Baker; цит. по W. Makatsch, 1955). А также *Brachypteryx leucophrys* (Payne, 1997).

В южных частях ареала яйца или птенцов ширококрылой кукушки находили у *Stachyris rufifrons*, *Hodgsonius phaenicuroides*, *Alcippe nipalensis*, *Orthotomus coronatus* и *Turdinus exsul* (Бирма); *Culicicapa ceylonensis* и *Stachyris nigricollis* (о. Борнео) (Groebbels; Smythies; Whitehead; цит. по W. Makatsch, 1955; Payne, 1997).

В России (Приморье) кукушонок обнаружен В.И. Лабзюком в гнезде синей мухоловки (*Cyanoptila cyanomelana*) в пригороде города Владивостока на скальном выступе на высоте около 1,5 м (Назаров, 1993). В пойме р. Бикин (Уссурийский край) яйца кукушки найдены в гнездах синей мухоловки и синего соловья (Балацкий, Бачурин, 1999).

Список видов, в гнездах которых обнаруживали яйца или птенцов ширококрылой кукушки:

<i>Alauda arvensis</i>	<i>Alcippe cinerea</i>	<i>Alcippe nipalensis</i>
<i>Alseonax latirostris</i>	<i>Anthus hodgsoni</i>	<i>Arachnothera longirostris</i>
<i>Arachnothera magna</i>	<i>Brachypteryx nipalensis</i>	<i>Brachypteryx leucophrys</i>
<i>Cettia fortipes</i>	<i>Culicicapa ceylonensis</i>	<i>Cyanoptila cyanomelana</i>
<i>Dromocataphus assamensis</i>	<i>Enicurus maculatus</i>	<i>Heteroxenicus nepalensis</i>
<i>Hodgsonius phaenicuroides</i>	<i>Luscinia cyanurus</i>	<i>Luscinia akahige</i>
<i>Luscinia cyane</i>	<i>Muscicapa (Cyanoptila) cyanomelana</i>	<i>Muscicapa hyperythra</i>
<i>Muscicapa latirostris</i>	<i>Muscicapa rubeculoides</i>	<i>Muscicapa thalassina</i>
<i>Muscicapa zanthopygia</i>	<i>Niltava macgrigoriae</i>	<i>Niltava sundara</i>
<i>Orthotomus coronatus</i>	<i>Paradoxornis gularis</i>	<i>Pellorneum tickelli</i>
<i>Proparus nipalensis</i>	<i>Rhipidura aureola</i>	<i>Rhyacornis fuliginosus</i>
<i>Saxicola torquata</i>	<i>Stachyris ruficeps</i>	<i>Stachyris rufifrons</i>
<i>Stachyris nigricollis</i>	<i>Tarsiger cyanurus</i>	<i>Terpsiphone atrocaudata</i>
<i>Tesia cyaniventer</i>	<i>Turdinulus exsul</i>	<i>Turdinus roberti</i>
<i>Turdus cardis</i>	<i>Turdus chrysolaus</i>	<i>Yuhina bakeri</i>

Особенности биологии. Индивидуальный участок самца достигает нескольких квадратных километров обычно в ущелье ключа с прилегающими склонами (Назаренко, 1971). Кукушка активна рано утром, в пасмурную погоду — в течение всего дня, но особенно вечером, перед заходом солнца и в сумерках, а в разгар брачного сезона она подает голос и ночью.

Окраска яиц варьирует. Большинство осмотренных яиц однотонные, голубовато-зеленоватые, отдельные яйца имели коричневые крапинки, образующие венчик. Некоторые яйца бледно-голубые с бледными, размытыми буроватыми крапинками. Средние размеры 73-х яиц из коллекции Е. Бекера — 24,4×15,8 мм (Baker; цит. по W. Makatsch, 1955). Средние размеры 14-ти яиц, обнаруженных на о. Хондо, — 28,15×19,91 мм (Kobayashi; цит. по W. Makatsch, 1971). По другим данным из Японии, размеры яиц: 28—30×19—20,5 мм (Austin, Kuroda, 1953; цит. по Ю. Н. Назарову, 1993).

***Cuculus solitarius* Stephens — Красногрудая кукушка.**

Распространение. Эндемичный, мигрирующий внутри континента вид. Населяет вечнозеленые леса, заросли побережий, влажную саванну. Широко распространен по африканскому континенту повсюду южнее Сахары, за исключением В. Эфиопии, Сомали, а также юга Ботсваны и Намибии, с.-з. и центральных частей ЮАР.

Виды-воспитатели. Список видов-воспитателей красногрудой кукушки насчитывает более 60 видов. Среди них по Г. Фридманну: *Motacilla aguimp*, *Motacilla capensis*, *Anthus richardi*, *Pycnonotus tricolor*, *Atimastillas flavicollis*, *Baeopogon* sp., *Alseonax cinereus*, *Monticola rupestris*, *Saxicola torquata*, *Cossypha dichroa*, *Cossypha natalensis*, *Cossypha caffra*, *Bessonornis humeralis*, *Erythropygia leucoptera*, *Erythropygia coryphaeus*, *Prionops poliocephala*, *Anthoscopus minutus*, *Nectarinia famosa*, *Serinus canicollis*, *Erythropygia ruficauda* (Friedmann, 1948; цит. по W. Makatsch, 1955).

В другом специальном обзоре Г. Фридманн приводит список из 39-ти видов-хозяев красногрудой кукушки по 93 находкам ее яиц или птенцов. Наибольшее количество случаев отмечено у *Cossypha caffra* — 35, *Cossypha heuglini* — 11, *Motacilla capensis* — 10, *Motacilla alba* — 8, *Saxicola torquata* — 8, *Cossypha semirufa* — 7 находок (Friedmann, 1967).

По наблюдениям последующих лет установлено, что основными воспитателями птенцов красногрудой кукушки являются виды семейства дроздовых (*Turdidae*). В ЮАР самый обычный хозяин — капская чекановая горихвостка (*Cossypha caffra*, более 90 находок), а также в Зимбабве и в Вост. Африке (18 случаев). Другие хозяева — *Cossypha dichroa* и *Cossypha natalensis* (по 2 находки в ЮАР), *Cossypha heuglini* (12 случаев в ЮАР, Зимбабве, Замбия, Вост. Африке), *Cossypha semirufa* (12, Вост. Африка), *Cossypha humeralis* (7, ЮАР, Зимбабве), *Erythropygia quadrivirgata* (5, ЮАР, Зимбабве), *Erythropygia leucophrys* (6, ЮАР, Зимбабве, Замбия, вост. Африка), *Saxicola torquata* (5, ЮАР, Зимбабве, Вост. Африка), *Pogonocichla stellata* (5, ЮАР, Зимбабве), *Swynnertonia swynnertonii* (3, Зимбабве), *Pinarornis plumosus* (13, Зимбабве; 1, Замбия), *Thamnolaea cinnamomeiventris* (1, Зимбабве, вероятно также в Вост. Африке), *Cercomela familiaris* (1, Зимбабве), *Turdus libonyanus* (5, ЮАР, Зимбабве, Замбия),

Turdus olivaceus (2, ЮАР), *Monticola rupestris* (4, ЮАР), *Terpsiphone viridis* (1, ЮАР; 1, Зимбабве), *Muscicapa adusta* (4, ЮАР), *Motacilla capensis* (13, ЮАР; 1 Вост. Африка), *Motacilla aguimp* и *Motacilla clara* (по 1 случаю в Вост. Африке), *Pycnonotus barbatus* (3, Вост. Африка), *Oenanthe monticola* (1, ЮАР), *Melaenornis pammelaina* (Замбия), *Melaenornis chocolatina* (Вост. Африка), *Anthus sp.*, *Serinus tottus* (1 случай в ЮАР) (Harrison, 1967; Steyn, Myburgh, 1980; Irwin, 1988; Kuiper, Cherry, 1998).

Список видов, в гнездах которых зарегистрированы находки яиц или птенцов красногрудой кукушки:

<i>Alethe archeri</i>	<i>Aleonax cinereus</i>	<i>Andropadzis sirens</i>
<i>Anthoscopus minutus</i>	<i>Anthus novaesealandiae</i>	<i>Anthus leucophrys</i>
<i>Anthus richardi</i>	<i>Atimastillas flavicollis</i>	<i>Baeopogon indicator</i>
<i>Bessonornis humeralis</i>	<i>Cercomela familiaris</i>	<i>Cercotrichas coryphaeus</i>
<i>Cercotrichas leucophrys</i>	<i>Cercotrichas barbata</i>	<i>Chlorocichla flaviventris</i>
<i>Chlorocichla flavicollis</i>	<i>Cossypha cyanocampter</i>	<i>Cossypha niveicapitia</i>
<i>Cossypha caffra</i>	<i>Cossypha dichroa</i>	<i>Cossypha natalensis</i>
<i>Cossypha heuglini</i>	<i>Cossypha humeralis</i>	<i>Cossypha semirufa</i>
<i>Erythropygia leucophrys</i>	<i>Erythropygia coryphaeus</i>	<i>Erythropygia quadrivirgata</i>
<i>Erythropygia ruficauda</i>	<i>Erythropygia leucoptera</i>	<i>Melaenornis pammelaina</i>
<i>Melaenornis chocolatina</i>	<i>Monticola rupestris</i>	<i>Motacilla alba</i>
<i>Motacilla aguimp</i>	<i>Motacilla clara</i>	<i>Motacilla capensis</i>
<i>Muscicapa adusta</i>	<i>Muscicapa caerulescens</i>	<i>Nectarinia famosa</i>
<i>Neocossyphus poensis</i>	<i>Oenanthe monticola</i>	<i>Passer melanurus</i>
<i>Pinarornis plumosus</i>	<i>Pogonocichla stellata</i>	<i>Pogonocichla swynnertoni</i>
<i>Prionops plumata</i>	<i>Prionops poliocephala</i>	<i>Pycnonotus barbatus</i>
<i>Pycnonotus tricolor</i>	<i>Remiz minutus</i>	<i>Saxicola torquata</i>
<i>Serinus tottus</i>	<i>Serinus canicollis</i>	<i>Stizorhina fraseri</i>
<i>Swynnertonia swynnertoni</i>	<i>Tchagra sp.</i>	<i>Terpsiphone rufiventer</i>
<i>Terpsiphone viridis</i>	<i>Thamnolaea cinnamomeiventris</i>	<i>Turdus libonyanus</i>
<i>Turdus olivaceus</i>		

В провинции Наталь (ЮАР) в 13-ти (15,7 %) из 83 гнезд капской чекановой горихвостки (*Cossypha caffra*) содержались яйца или птенцы красногрудой кукушки (Oatley, 1970). По другим данным, в среднем 4,5 % пар этой горихвостки воспитывают птенцов красногрудой кукушки в ЮАР. Наиболее высокие уровни паразитизма отмечены в провинции Наталь (17 %) и Трансвааль (22 %) (Irwin, 1988). У других видов-хозяев яйца или птенцы красногрудой кукушки обнаружены в 17,6 % гнезд *Erythropygia quadrivirgata*, 12 % — *Pogonocichla stellata* и в 4,3 % из 46 гнезд *Cossypha natalensis* (Oatley, 1970).

Особенности биологии. При подкладывании яйца красногрудая кукушка обычно извлекает яйцо хозяина из кладки, однако иногда, возможно, сносит свое яйцо в еще пустое гнездо (Reed, 1969). Т. Отлей считает: чтобы подложить яйцо в кладку видов, которые строят шарообразные гнезда с боковым входом (например, *Pogonocichla stellata*), кукушка, возможно, сносит яйцо рядом, а затем вкатывает его в лоток или переносит клювом (Oatley, 1970).

В Восточной Африке описаны два типа окраски яиц кукушки: одноцветные светло-коричневые (шоколадные) и однотонные голубые, размеры — 21,5—22×19,0 мм (Bannerman; цит. по W. Makatsch, 1955). В Южной Африке найденные яйца были шоколадными или оливково-коричне-

выми, размеры — 23,8—25,2×17,3—18,5 мм (Roberts; цит. по W. Makatsch, 1955). В Трансваале близ Йоганнесбурга среди 14-ти яиц красногрудой кукушки из гнезд *Cossypha caffra* 12 были одноцветные (шоколадные) и 2 яйца — желтовато-коричневые с рыжими пятнами (Reed, 1969). Наибольшее сходство яиц кукушки наблюдается с яйцами *Cossypha dichroa* и *Cossypha heuglini* (Kuiper, Cherry, 2002).

Г. Фридманн указывает восемь типов окраски яиц красногрудой кукушки (Friedmann, 1967). Первый, наиболее распространенный, — однотонно шоколадный; второй — подобный первому, но более бледный и более розоватый; третий — зеленовато-белый, с многочисленными бурыми пятнами; четвертый — голубовато-зеленый с коричневатыми крапинками, сгущающимися к одному полюсу; пятый — подобный предыдущему, но фон оливково-зеленый также с крапинками; шестой — коричневый с интенсивными темно-красновато-коричневыми пятнами; седьмой — бледно-зеленый фон с очень тонкими бледно-коричневыми и серо-фиолетовыми пятнами; восьмой — однородный серовато-белый фон с бледно-розовыми тонкими линиями (Friedmann, 1967). То есть всего для красногрудой кукушки известно не менее трех основных и несколько дополнительных окрасочных морф яиц и они не всегда сходны с яйцами хозяев (Steyn, Myburgh, 1980; Kuiper, Cherry, 1998). Оценивая уровень мимикрии яиц кукушки из Южной Африки (музейные коллекции) по индексу подобия, было показано, что высоким уровнем сходства обладают 9 % яиц, 14 % — хорошим, 24 % — удовлетворительным, 29 % — очень слабым и 24 % — полным отсутствием какого-либо сходства (Kuiper, Cherry, 2002).

Размеры яиц, по сводке М. Ирвина, составляют — 21,8—25,5×18,1—19,0, в среднем — 22,3×18,1 (n=13) (Irwin, 1988). Инкубационный период не менее 11,5 дней (Reed, 1969). Птенец вылупляется голым. Кожа синевато-черная или фиолетово-коричневая. Зев ярко-оранжевый. Кукушонок выбрасывает птенцов хозяина из гнезда в течение первых 48 часов жизни. Кисточки маховых появляются на 4-й день жизни. Щелки глаз появляются к 5-му дню, а к 6-му дню глаза полностью открываются. Кукушонок вылетает из гнезда через 18—22 дня, после чего его еще 25—32 дня кормят приемные родители (Reed, 1969).

***Cuculus clamosus* Latham — Черная кукушка.**

Распространение. Эндемичный вид. Оседлый, местами совершает внутриконтинентальные миграции. Населяет влажные тропические леса от Либерии до Ганы и от Ю.-В. Нигерии до Кении и Ю.-З. Эфиопии. Встречается также в Анголе, Сев. Сомали, Танзании, Заире, Намибии, Сев. Ботсване и ЮАР.

Виды-воспитатели. Список воспитателей включает не менее 23-х видов. Г. Фридманн приводит 9 видов-хозяев кукушки *Pycnonotus tricolor*, *Melaenornis pammelaina*, *Cossypha caffra*, *Prinia maculosa*, *Prionops poliocephala*, *Laniarius atrococcineus*, *Laniarius ferrugineus*, *Dryoscopus cubla*, *Oriolus auratus* (Friedmann, 1948; цит. по W. Makatsch, 1955). В дальнейшем находки яиц и птенцов черной кукушки отмечены у *Andropadus importunus*, *Laniarius rufiventris* и *Prinia hypoxantha* (Bannerman; цит. по W. Makatsch, 1955). В Камеруне наблюдали *Laniarius leucorhynchus*, кор-

мившего слетка кукушки (Makatsch, 1955). Вероятным хозяином также является *Prinia mistacea* (Friedmann; цит. по W. Makatsch, 1955).

Позднее в другой работе Г. Фридманн (1967) привел сведения о 39-ти находках яиц и птенцов черной кукушки у 17 видов. Наиболее часто встречающимися видами-воспитателями птенцов кукушки, по этим данным, являются певчие сорокопуть *Laniarius* (56,4 % от всех случаев). Среди них самый обычный хозяин — флейтовый певчий сорокопуть (*Laniarius ferrugineus* — 38,5 %), красногрудый певчий сорокопуть (*Laniarius atrococcineus* — 10,3 %), а также *Laniarius aethiopicus*, *Laniarius leucorhynchus* и *Laniarius luhderi*. Другими обычными воспитателями являются три вида чекановых горихвосток *Cossypha* (*C. caffra*, *C. heuglini* и *C. natalensis*, — 10,3% от всех случаев). Находки яиц и птенцов черной кукушки отмечены также у *Pycnonotus barbatus*, *Oriolus auratus*, *Dryoscopus cubla*, *Malaconotus olivaceus*, *Melaenornis pammelaina*, *Pinarornis plumosus*, *Prinia maculosa*, *Prinia subflava* и *Prionops plumata* (вместе — 33,3 % от всех зарегистрированных случаев) (Friedmann, 1967).

По данным обзора М. Ирвина, главными хозяевами черной кукушки являются *Laniarius aethiopicus* и *Laniarius atrococcineus* (30 и 22 случая, соответственно). В Зимбабве — *Oriolus auratus*, в Замбии — *Melaenornis pammelaina* и *Prionops plumatus*, в Заире — *Dryoscopus cubla* (Irwin, 1988).

Список видов, в гнездах которых обнаруживали яйца или птенцов черной кукушки (подчеркнуты вероятные хозяева):

<i>Andropadus importunus</i>	<i>Cossypha caffra</i>	<i>Cossypha heuglini</i>
<i>Cossypha natalensis</i>	<i>Dryoscopus cubla</i>	<i>Laniarius aethiopicus</i>
<i>Laniarius atrococcineus</i>	<i>Laniarius ferrugineus</i>	<i>Laniarius leucorhynchus</i>
<i>Laniarius luhderi</i>	<i>Laniarius rufiventris</i>	<i>Malaconotus olivaceus</i>
<i>Melaenornis pammelaina</i>	<i>Oriolus auratus</i>	<i>Pinarornis plumosus</i>
<i>Prinia hypoxantha</i>	<i>Prinia maculosa</i>	<u><i>Prinia mistacea</i></u>
<i>Prinia subflava</i>	<i>Prionops plumata</i>	<i>Prionops poliocephala</i>
<i>Pycnonotus barbatus</i>	<i>Pycnonotus tricolor</i>	

Особенности биологии. В гнездо хозяина кукушка откладывает одно яйцо, удаляя одно или несколько хозяйских. Гистологическое исследование яичников самок черных кукушек, добытых в сезон размножения, показало, что самка откладывает 1—5 яиц, затем следует более длительный перерыв и новая «кладка» (Raune, 1973). Общее число отложенных яиц за сезон (более чем 10 недель) может достигать 22 (Irwin, 1988).

Яйца почти эллиптические, глянцевые, белые или зеленоватые с редкими красноватыми, коричневыми, оливково-коричневыми или серо-фиолетовыми крапинками. Количество и распределение крапинок может варьировать. По данным Г. Фридманна, яйца черной кукушки имеют три типа окраски: с беловатым, серо-коричневым и бледно-зеленоватым фоном; причем оттенки коричневого и серого могут варьировать (Friedmann, 1967).

Известные размеры яиц — 24,0×17,0; 24,0×17,0; 24,0×17,5; 23,5×17,0; 24,7×19,1 мм (Hoesch; Masterson; Bates; Ansorge; цит. по W. Makatsch, 1955); по другим данным — 23,6—27,3×17,5—19,1, в среднем — 25,1×18,6 мм (n=7) (Irwin, 1988).

Инкубационный период — 13—14 дней, что в среднем на 3 дня меньше, чем у основных хозяев. Птенец вылупляется голым с бледной коричнево-розовой кожей, которая через день темнеет и становится фиолетово-черной. В течение первых 16—30 часов жизни кукушонок выбрасывает яйца и птенцов хозяев. Растет быстро, трубочки маховых появляются на 4-й день, на других участках тела — на 5—6-ой день. Глаза начинают открываться на 8-й день. Внешне оперенным птенец становится к 16-му дню. Достигает массы 10 г на 5-й день, 37 г — на 10-й, 41 г — на 12-й, 53 г — на 14-й и 62 г — перед вылетом из гнезда. Продолжительность пребывания в гнезде — 20—21 день, в течение дальнейших 19—26 дней приемные родители продолжают подкармливать слетка кукушки (Irwin, 1988).

***Cuculus (Hierococcus) micropterus (Gouhl)* — Индийская кукушка.**

Распространение. Ю.-В. Пакистан, Индия (за исключением северо-запада), Шри-Ланка, Непал, Бангладеш, Бирма, Таиланд, Малайзия, Индонезия (Суматра, Ява, Калимантан), Кампучия, Лаос, Вьетнам, Восточный и Южный Китай, Корейский п-ов. В России гнездится в среднем течении Амура, на запад до р. Буринда и на восток до Комсомольска-на-Амуре, где граница ее распространения совпадает с границей дубово-лиственничных и дубово-сосновых лесов (Neufeldt, 1966). Встречается в Зейском заповеднике (долина р. Зеи, в восточной части хребта Тукуруингра) (Ильяшенко, 1986). В юго-восточном Забайкалье, в березняках поймы р. Верхняя Борзя, в последней декаде мая и весь июнь 1983 г. слышали крики 2-х самцов (Соколов, 1986). Одиночные самцы отмечены в гнездовой период в окрестностях гор. Спасска, у ст. Анисимовка (Шкотовский р-н), в низовьях р. Раздольной, в 10-20 км от с. Бровничи (Партизанский р-н), у ст. Спутник в пригороде Владивостока (Назаров, 1993).

Населяет сырые высокоствольные леса. В верхнем Приамурье места обитания индийской кукушки — разреженные дубово-лиственничные леса на плато и склоны сырых падей, поросшие даурской и плосколистной березами с хорошо развитым травяным покровом и подлеском из лещины (Нейфельдт, 1959). В Зейском заповеднике встречается на платообразных водоразделах с разреженными ветровалом обширными гарями и в пойменных лесах широких участков долин горных рек южного макросклона хребта. На прилегающей с юга равнине отмечена на опушках разных типов леса, преимущественно вокруг пойменных заливных лугов, кочкарных болот (марей) и сельхозпосевов (Ильяшенко, 1986). На юге Приморья отмечена во вторичных лиственных лесах у полян (Назаров, 1993).

Виды-воспитатели. Список видов-воспитателей включает не менее 20-ти видов: *Garrulax lineatus*, *Turdus unicolor*, *Luscinia cyane*, *Terpsiphone paradisi*, *Tarsiger chrysaeus*, *Rhipidura aureola*, *Saxicola torquata*, *Phylloscopus reguloides*, *Terpsiphone paradisi*, *Dicrurus leucophaeus*, *Dicrurus macrocercus* (Baker; цит. по W. Makatsch, 1955), а также *Cyanopica cyana*, *Garrulax lineatus*, *Hodgsonius phoenicuroides*, *Niltava sundara*, *Suya criniger*, *Buchanga atra*, *Dissemurus paradiseus*, *Dicrurus leucophaeus* (Bartels; Hoogerwerf; цит. по W. Makatsch, 1955).

А. М. Судилова (1951) в сводке «Птицы Советского Союза» указывает следующие виды, в гнездах которых обнаружены яйца индийской

кукушки: *Trochalopteryx lineatum*, *Hodgsonius phoenicuroides*, *Larvivora brunnea*, *Saxicola torquata*.

В Китае (Пекин, Нанкин и их окрестности) один из самых обычных хозяев индийской кукушки — голубая сорока (*Cyanopica cyana*). В северной Бенгалии яйца кукушки были найдены в гнездах дронго *Dicrurus macrocercus*, в Сиккиме — нектарницы *Arachnothera magna* (O'Donel, 1936; Storrs, 1944; Shaw 1938, 1940; Hoffmann, 1950; Gammie, 1877; все цит. по I. Neufeldt, 1966), в Малайзии — *Eurylaimus ochromalus* (Payne, 1997). В Индии основными видами-воспитателями кукушки являются различные виды дронго (*Dicrurus*) (Becking, 1981).

В России первый факт размножения индийской кукушки установлен И. А. Нейфельдт в 1957 году (Нейфельдт, 1959). Все последующие случаи находок яиц или птенцов индийской кукушки отмечены также у сибирского жулана (*Lanius cristatus*) (Нейфельдт, 1963; Neufeldt, 1966; Кисленко, Кустанович, 1969; Кустанович, 1986; Балацкий, Николаев, 1993).

Возможными видами-воспитателями кукушки также являются иволга *Oriolus xanthornus* на о. Цейлон (Phillips, 1952; цит. по I. Neufeldt, 1966), иволга *Oriolus chinensis* в Пекине (Hoffmann; цит. по W. Makatsch, 1971).

Список видов, в гнездах которых обнаруживали яйца или птенцов индийской кукушки (подчеркнуты вероятные хозяева):

<i>Arachnothera magna</i>	<i>Buchanga atra</i>	<i>Cyanopica cyana</i>
<i>Dicrurus leucophaeus</i>	<i>Dicrurus macrocercus</i>	<i>Dissemurus paradiseus</i>
<i>Eurylaimus ochromalus</i>	<i>Garrulax lineatus</i>	<i>Hodgsonius phoenicuroides</i>
<i>Lanius cristatus</i>	<i>Larvivora brunnea</i>	<i>Luscinia cyanea</i>
<i>Niltava sundara</i>	<u><i>Oriolus chinensis</i></u>	<u><i>Oriolus xanthornus</i></u>
<i>Phylloscopus reguloides</i>	<i>Rhipidura aureola</i>	<i>Saxicola torquata</i>
<i>Suya crinigera</i>	<i>Tarsiger chrysaeus</i>	<i>Terpsiphone paradisi</i>
<i>Trochalopteryx lineatum</i>	<i>Turdus unicolor</i>	

Особенности биологии. Прилетая, самцы индийской кукушки сразу занимают определенные территории. Участок самки составляет обычно 50—60 га и нередко перекрывается участками других самок кукушки. На территории площадью 100—125 га в разные годы отмечены 1—2 самки и 3—4 самца. На участке одной самки обычно держится 3—4 самца, но спаривание происходит с одним (Neufeldt, 1966).

В гнездо хозяина самка кукушки откладывает одно яйцо, забирая одно-три яйца хозяина. В случаях находок 2-х яиц в одном гнезде яйца принадлежали разным самкам (Балацкий, Николаев, 1993).

Окраска яиц индийской кукушки варьирует. Голубые яйца находили в гнездах *Garrulax lineatus*, *Turdus unicolor*, *Luscinia cyane*, *Terpsiphone paradisi*, *Tarsiger chrysaeus*, *Rhipidura aureola*, *Saxicola torquata*, *Phylloscopus reguloides*. Яйца индийской кукушки (тип дронго) — розовато-белые, с красно-коричневыми крапинками и пятнышками, с хорошо выраженным венчиком. Такие яйца находили у *Terpsiphone paradisi*, *Dicrurus leucophaeus* и *Dicrurus macrocercus* (Makatsch, 1955). В России (Амурская область) в гнездах сибирского жулана обнаружены яйца кукушки 2-х типов, но оба сходны с варьирующей окраской яиц хозяина. Первый — с розоватым фоном и темными и светлыми бурыми или красновато-буры-

ми пятнышками, образующими венчик. Второй тип яиц — с грязно-белым и слегка зеленоватым фоном, по которому разбросаны бежевые поверхностные и серые глубинные пестрины, образующие венчик (Нейфельдт, 1959, 1963).

Форма яиц округлая или почти нормально-яйцевидная. Поверхность свежееотложенного яйца матовая, но в процессе насиживания становится слегка блестящей.

Размеры яиц — 24,0×17,0; 25,3×17,9; 22,4×17,0; 19,2×15,2; 23,6×17,7; 26,0×17,2 мм (Hoogerwerf, Bartels; цит. по W. Makatsch, 1955; Makatsch, 1971). Средние размеры 19-ти яиц по Бекеру — 24,4×19,0 мм (Baker; цит. по W. Makatsch, 1955). А. М. Судиловская (1951) со ссылкой на Бекера приводит следующие данные о 25-ти яйцах индийской кукушки: 22,8—26,0×17,0—20,0 мм, средние — 23,7×18,1 мм.

Размеры яиц индийской кукушки, обнаруженных в России — 24,7×19,0; 24,2×19,1; 23,8×18,7; 25,0×19,0; 26,0×20,0; 25,0×19,5 мм (Нейфельдт, 1959; Нейфельдт, 1963; Кисленко, Кустанович, 1969; Кустанович, 1986). По наблюдениям в окрестностях Хабаровска, размеры 10-ти яиц кукушки составили: 24,4—27,5×18,8—20,6 мм, средние — 25,83±0,35×19,56±0,22 мм (Балацкий, Николаев, 1993). Суммарно по этим данным средние размеры яиц индийской кукушки из российской части ареала равны 25,44±0,27×19,43±0,15 мм, пределы — 23,8—27,5×18,7—20,6 мм (n=16), масса — 5,27±0,18 г.

Продолжительность инкубации яиц — 12 суток. Птенец вылупляется совершенно голым. Кожа, клюв, ноздри и ноги желтовато-розовые. Ротовая полость и язык оранжево-красные, кончик языка и клювные валики светлее, почти желтые. Слуховые проходы открываются к концу первых суток. Со второго дня кожа темнеет, становясь к 3—4-му дню графитно-серой. Клюв, кончик языка и клювные валики также темнеют (Нейфельдт, 1970). На третьи или четвертые сутки у кукушонка проявляется рефлекс выкидывания, который затем полностью угасает. У 4—5-дневного кукушонка показываются первые пеньки перьев, приоткрываются глаза, заметно темнеет кожа спинной стороны. У недельного птенца глаза полностью открыты, пеньки покрывают все птерилии, кроме спинной и каудальной части брюшных. На 8-е сутки начинают появляться кисточки некоторых мелких перьев затылка, на плечах, бедрах и кроющих маховых. Клюв, ноздри, складки в углах рта и кончик языка становятся черными. Двухнедельный птенец полностью покрыт перьями, хотя основания их еще в чехликах. В возрасте 22—23-х дней кукушонок покидает гнездо, но активно летать не может, рулевые, маховые и большинство мелких перьев его еще не доросли до нормы. Масса птенца перед вылетом — 90 г. Слетки в возрасте 30-40 дней имели массу 119,5 и 127,0 г (Нейфельдт, 1963).

***Cuculus canorus* L. — Обыкновенная кукушка.**

Краткий комментарий по систематике. Всего описано более 10 подвидов. Р. Ховард и А. Мур (Howard, Moore, 1984) приводят девять подвидов, А. М. Судиловская (1951) — семь, Л. С. Степанян (1975) — шесть, Крэмп (Cramp, 1985) — четыре. Вероятно, реально существуют 4—5: *C. c. canorus* Linnaeus, 1758 (Европа от северной границы ареала до Средиземного моря; Северная Азия, за исключением Средней Азии и Южно-

го Казахстана); *C. c. bagnsi* Oberholser, 1919 (Португалия, Испания и Северо-Западная Африка); *C. c. subtelephonus* Zarudny, 1914 (Средняя Азия, в пределах бывшего СССР; Иран, кроме запада; Афганистан; Северный Пакистан); *C. c. bakeri* Hartert, 1912 (Гималаи, Китай, на юг до Бирмы); *C. c. fallax* Stresemann, 1930 (Китай к северу до Пекина, к югу до Гуандуня, Гуаньси и по р. Янцзы до Сычуаня). Для Корсики и Сардинии описан подвид *C. c. kleinschmidt* Schiebel, 1910, который, вероятно, является синонимом *C. c. canorus* (Нумеров, 1993б).

Ниже мы приводим описания в целом для вида, не подразделяя сведения по отдельным подвидам.

Распространение. Область распространения обыкновенной кукушки охватывает всю Западную Европу, Северо-Западную Африку (север Марокко, Алжира и Туниса), Азию: на юг до Малой Азии, Ирана, Гималаев, Индокитая. В Восточной Европе и Северной Азии встречается почти по всей территории. Северная граница ареала в основном совпадает с границей распространения лесов, например, в Скандинавии доходит до $70^{\circ}20'$ с.ш. (Cramp, 1985). На севере России (Кольский полуостров) обыкновенная кукушка встречается, по данным А. А. Кищинского (1960), по долинам рек Мучка, Воронья (69° с.ш.) и Териберка. В районе пос. Пялицы ($66^{\circ}10'$ с.ш.) обычна, по наблюдениям Р. И. Малышевского (1962). Многочисленна у с. Золотицы (65° с.ш.), редка в окрестностях пос. Койда ($66^{\circ}20'$), далее на п-ове Канин доходит до с. Несь ($66^{\circ}35'$ с.ш.) (Спангенберг, Леонович, 1960). В нижнем течении р. Печоры граница проходит в р-не дер. Леждуг (67° с.ш.). В окрестностях с. Оксина ($67^{\circ}30'$ с.ш.) отсутствует. Далее граница распространения кукушки проходит в среднем течении р. Колва в районе пос. Хорей-Вер ($67^{\circ}20'$ с.ш.). По р. Усе доходит до ж/д ст. Сейда (67° с.ш.). В пос. Хальмер-Ю отсутствует. В районе п-ова Ямал и устья Оби постоянно встречается в районе Лабытнанги, отмечена у пос. Яр-Сале и в долинах рек Щучья и Хадьтаяха (67° с.ш.) (Добринский, 1965; Данилов, 1984). В долине р. Таз граница проходит южнее пос. Тазовский у 67° с.ш., по Енисею доходит до Норильска (69° с.ш.), не ежегодно кукувание отмечали в р-не Талнаха (южная часть оз. Пясино) (Судиловская, 1951), Степанян, 1975, Иванов, 1976). В Дудинке отсутствует. Далее до р. Лены сведения о распространении вида отрывочные. В Хатанге (72° с.ш.) отсутствует, обычна в р-не оз. Ессей ($68^{\circ}30'$ с.ш.). По р. Малая Куонамка обычна у пос. Джининда ($70^{\circ}10'$), по р. Лене доходит до $70^{\circ}40'$ с.ш., обычна в районе пос. Булун и Кюсюр (Капитонов, 1958). По р. Яне доходит до с. Казаچه ($70^{\circ}50'$ с.ш.); по сообщению местных жителей, встречается и севернее и южнее села (Нумеров, 1993б). Обычна в районе пос. Депутатский. По р. Индигирке граница распространения проходит южнее с. Чокурдах. Отмечена в пос. Берелях ($70^{\circ}30'$ с.ш.) (западнее Чокурдаха на 150 км). Далее граница проходит, вероятно, в направлении дельты р. Колымы по 69° с.ш. По р. Алазее доходит до границы леса ($69^{\circ}15'$ с.ш.) (Воробьев, 1967). Обычна в окрестностях пос. Аргахтах ($68^{\circ}20'$). По р. Колыме встречается до Походска ($69^{\circ}04'$ с.ш.). Ежегодно встречается с июня до конца июля в пос. Черский ($68^{\circ}50'$ с.ш.), с. Анюйск ($68^{\circ}20'$ с.ш.). Далее граница ареала обыкновенной кукушки проходит между с. Островное (встречается, $68^{\circ}10'$ с.ш.) и

пос. Билибино (отсутствует, 68° с.ш.). Нет ее также и в пос. Бараниха (68°30' с.ш.). От указанных пунктов граница проходит в направлении Анадыря. Встречается в районе оз. Красное (64°30' с.ш.) (Иванов, 1976) и в р-не г. Анадыря (64°50' с.ш.). По Корякскому нагорью кукушку наблюдали в бассейнах рек Северная (63° с.ш., 175°20' в.д.), Хатырка (восточный край Хатырской котловины — 62°30' с.ш., 175°15' в.д.), Апука (у пос. Апука — 60°25' с.ш., 169°40' в.д.), Ачайваям (Кищинский, 1980). Далее, не заходя на приморскую полосу, распространена на Камчатке, Командорских и Курильских островах, о. Сахалин (Гизенко, 1955; Нечаев, 1969).

Виды-воспитатели. Список видов, в гнездах которых обнаруживали яйца или птенцов обыкновенной кукушки, насчитывает (по обобщенным данным) около 300 видов из 27-ми семейств воробьинообразных (Molnar, 1944, цит. по L. Brooker, M. Brooker, 1990; Makatsch, 1955, 1971, 1976; Baker цит. по Makatsch, 1955; Paulussen, 1957; Мальчевский, 1958; Berndt, 1959; Malchevsky, 1960; Mroczkiewicz, 1961; Lack, 1963; Royama, 1963; Glutz von Blotzheim, 1964; Kroutil, 1965; Blaise, 1965; Hellebrekers, 1965; Sermet, 1967; Кисленко, Наумов, 1967; Harrison, 1968; Huckler, 1968; Pomarnacki, 1968, 1979; Schafer цит. по Makatsch, 1971; Glue, Morgan, 1972; Becker, Dankhoff, 1973; Papadopol, 1973; Hudec, 1975; Wyllie, 1975; Naartman, 1976; Нумеров, 1978а, 1979а,б, 1993; Constant, Eybert, 1980; Seel, Davis, 1981; Pikula, Beklova, 1981; Мальчевский, Нумеров, 1981, 1982; Нанкинов, 1982; Benecke, 1982; Gärtner, 1982; Balát et al., 1983; Schulze-Hagen, 1983; Erlinger, 1984; Glue, Murray 1984, цит. по M. de L. Brooke, N. Davies, 1987; Ölschlegel, 1984; Järvinen, 1984; Garling 1985; Glue, 1986; Riddiford, 1986; Kummer, 1988; Irwin, 1988; Moksnes, Røskaft, 1988; Nakamura, 1990, цит. по F. Takasu et. al., 1993; Bonvicini, Farina, 1991; Røskaft, Moksnes, Korsnes, 1991; Braa, Moksnes, Røskaft, 1992; Нумеров, 1993б; Alvarez, 1994; Moksnes, Røskaft, 1995; Petrescu, Beres, 1997; Perrin de Brichambaut, 1993, 1997; Øien et al., 1998 и другие).

Приводим перечень видов-воспитателей обыкновенной кукушки (список составлен по алфавиту; исключены все виды, кроме воробьинообразных, а из последних исключены более 10-ти старых названий, идентифицировать которые не удалось; подчеркнуты виды, в гнездах которых яйца или птенцы кукушки обнаружены менее чем в 10-ти случаях):

<u>Abroscopus albogularis</u>	<u>Abroscopus superciliaris</u>	<i>Acanthis cannabina</i>
<i>Acanthis flammea</i>	<u>Acrocephalus agricola</u>	<u>Acrocephalus (Luscinia) melanopogon</u>
<u>Acrocephalus arundinaceus</u>	<i>Acrocephalus bistrigiceps</i>	<i>Acrocephalus dumetorum</i>
<i>Acrocephalus paludicola</i>	<i>Acrocephalus stentoreus</i>	<i>Acrocephalus schoenobaenus</i>
<i>Acrocephalus scirpaceus</i>	<i>Alauda arvensis</i>	<u>Actinodura egertoni</u>
<u>Aegithalos caudatus</u>	<u>Alcippe cinerea</u>	<i>Alcippe brunnea</i>
<u>Alcippe castaneiceps</u>	<i>Anthus campestris</i>	<u>Alcippe nipalensis</u>
<u>Alcippe poiocephala</u>	<i>Anthus hodgsoni</i>	<i>Anthus cervinus</i>
<u>Anthus godlewskii</u>	<u>Anthus roseatus</u>	<i>Anthus novaeseelandiae</i>
<i>Anthus pratensis</i>	<u>Anthus sylvanus</u>	<u>Anthus rubescens</u>
<i>Anthus spinoletta</i>	<u>Arachnothera magna</u>	<i>Anthus trivialis</i>
<u>Arachnothera longirostris</u>	<i>Bradypterus luteiventris</i>	<u>Brachypteryx leucophrys</u>
<u>Brachypteryx montana</u>	<u>Carduelis caniceps</u>	

<i>Calcarius lapponicus</i>	<i>Carpodacus erythrinus</i>	<i>Calandrella cinerea</i>
<i>Carduelis flavirostris</i>	<i>Certhia brachydactyla</i>	<i>Carduelis carduelis</i>
<i>Cercotrichas galactotes</i>	<i>Cettia fortipes</i>	<i>Carpodacus roseus</i>
<i>Cettia cetti</i>	<i>Chloris sinica</i>	<i>Certhia familiaris</i>
<i>Chloris chloris</i>	<i>Cinclus pallasii</i>	<i>Cettia pallidipes</i>
<i>Chloropsis hardwickii</i>	<i>Coccothraustes</i>	<i>Chloropsis aurifrons</i>
<i>Cisticola juncidis</i>	<i>coccothraustes</i>	<i>Cisticola exilis</i>
<i>Cochoa viridis</i>	<i>Copsychus malabaricus</i>	<i>Cochoa purpurea</i>
<i>Coracina melaschistos</i>	<i>Culicicapa ceylonensis</i>	<i>Copsychus saularis</i>
<i>Cyanoptila cyanomelana</i>	<i>Delichon urbica</i>	<i>Cyanopica cyana</i>
<i>Dicrurus leucophaeus</i>	<i>Emberiza aureola</i>	<i>Dicrurus aeneus</i>
<i>Emberiza calandra</i>	<i>Emberiza chrysophrys</i>	<i>Emberiza bruniceps</i>
<i>Emberiza cioides</i>	<i>Emberiza cirrus</i>	<i>Emberiza cia</i>
<i>Emberiza elegans</i>	<i>Emberiza fucata</i>	<i>Emberiza citrinella</i>
<i>Emberiza icterica</i>	<i>Emberiza melanocephala</i>	<i>Emberiza hortulana</i>
<i>Emberiza rustica</i>	<i>Emberiza rutila</i>	<i>Emberiza pusilla</i>
<i>Emberiza spodocephala</i>	<i>Emberiza tristrami</i>	<i>Emberiza schoeniclus</i>
<i>Enicurus maculatus</i>	<i>Enicurus schistaceus</i>	<i>Enicurus immaculatus</i>
<i>Erithacus rubecula</i>	<i>Euphonia personata</i>	<i>Eremophila alpestris</i>
<i>Ficedula narcissina</i>	<i>Ficedula parva</i>	<i>Ficedula hypoleuca</i>
<i>Ficedula tricolor</i>	<i>Fringilla coelebs</i>	<i>Ficedula superciliaris</i>
<i>Galerida cristata</i>	<i>Garrulax austeni</i>	<i>Fringilla montifringilla</i>
<i>Garrulax virgatus</i>	<i>Heterophasia annectans</i>	<i>Garrulax lineatus</i>
<i>Hippolais caligata</i>	<i>Hippolais icterina</i>	<i>Heterophasia gracialis</i>
<i>Hippolais polyglotta</i>	<i>Hippolais rama</i>	<i>Hippolais pallida</i>
<i>Hodgsonius phoenicuroides</i>	<i>Hypothymis azurea</i>	<i>Hirundo rustica</i>
<i>Hypsipetes</i>	<i>Hypsipetes mccllellandi</i>	<i>Hypsipetes flava</i>
<i>madagascariensis</i>	<i>Lanius cristatus</i>	<i>Lanius bucephalus</i>
<i>Lanius collurio</i>	<i>Lanius schach</i>	<i>Lanius excubitor</i>
<i>Lanius minor</i>	<i>Leiothrix argentauris</i>	<i>Lanius senator</i>
<i>Lanius tigrinus</i>	<i>Liocichla phoenicea</i>	<i>Leiothrix lutea</i>
<i>Leptopoeile sophiae</i>	<i>Locustella naevia</i>	<i>Locustella fluviatilis</i>
<i>Locustella luscinioides</i>	<i>Luscinia brunnea</i>	<i>Locustella ochotensis</i>
<i>Lullula arborea</i>	<i>Luscinia luscinia</i>	<i>Luscinia calliope</i>
<i>Luscinia cyane</i>	<i>Luscinia svecica</i>	<i>Luscinia megarhynchos</i>
<i>Luscinia pectoralis</i>	<i>Minla cyanouroptera</i>	<i>Macronous gularis</i>
<i>Megalurus palustris</i>	<i>Monticola erythrogastra</i>	<i>Monticola (Orocetes) gularis</i>
<i>Monticola cinclorhyncha</i>	<i>Monticola solitarius</i>	<i>Monticola rufiventris</i>
<i>Monticola saxatilis</i>	<i>Motacilla citreola</i>	<i>Motacilla alba</i>
<i>Motacilla cinerea</i>	<i>Motacilla grandis</i>	<i>Motacilla feldegg</i>
<i>Motacilla flava</i>	<i>Motacilla personata</i>	<i>Motacilla lugens</i>
<i>Motacilla lutea</i>	<i>Muscicapa muttui</i>	<i>Motacilla sordidus</i>
<i>Muscicapa hodgsonii</i>	<i>Mycerobas carnipes</i>	<i>Muscicapa striata</i>
<i>Muscicapa thalassina</i>	<i>Napothera epilepidota</i>	<i>Myiophoneus caeruleus</i>
<i>Napothera brevicaudatus</i>	<i>Niltava rubeculoides</i>	<i>Niltava grandis</i>
<i>Niltava macgrigoriae</i>	<i>Oenanthe isabellina</i>	<i>Niltava sundara</i>
<i>Oenanthe hispanica</i>	<i>Oriolus oriolus</i>	<i>Oenanthe oenanthe</i>
<i>Oenanthe pleschanka</i>	<i>Panurus biarmicus</i>	<i>Orthotomus atrogularis</i>
<i>Orthotomus sutorius</i>	<i>Parus caeruleus</i>	<i>Paradoxornis flavirostris</i>
<i>Paradoxornis webbianus</i>	<i>Passer domesticus</i>	<i>Parus major</i>
<i>Parus spilonotus</i>	<i>Passer rutilans</i>	<i>Passer hispaniolensis</i>
<i>Passer montanus</i>	<i>Pellorneum tickelli</i>	<i>Pellorneum albiventre</i>

<i>Pellorneum ruficeps</i>	<i>Phoenicurus erythronotus</i>	<i>Pericrocotus solaris</i>
<i>Phoenicurus aureus</i>	<i>Phoenicurus moussieri</i>	<i>Phoenicurus frontalis</i>
<i>Phoenicurus fuliginosus</i>	<i>Phragmaticola aëdon</i>	<i>Phoenicurus ochruros</i>
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	<i>Phylloscopus cantator</i>	<i>Phylloscopus bonelli</i>
<i>Phylloscopus borealis</i>	<i>Phylloscopus inornatus</i>	<i>Phylloscopus collybitus</i>
<i>Phylloscopus griseolus</i>	<i>Phylloscopus schwarzi</i>	<i>Phylloscopus proregulus</i>
<i>Phylloscopus reguloides</i>	<i>Pica pica</i>	<i>Phylloscopus sibilatrix</i>
<i>Phylloscopus trochilus</i>	<i>Pomatorhinus</i>	<i>Pnoepyga albiventris</i>
<i>Pnoepyga pusilla</i>	<i>erythrogenys</i>	<i>Pomatorhinus</i>
<i>Pomatorhinus ruficollis</i>	<i>Pomatorhinus schisticeps</i>	<i>ferruginosus</i>
<i>Prinia criniger</i>	<i>Prinia flaviventris</i>	<i>Prinia atrogularis</i>
<i>Prinia rufescens</i>	<i>Prinia subflava</i>	<i>Prinia gracilis</i>
<i>Prunella collaris</i>	<i>Prunella fulvescens</i>	<i>Prunella atrogularis</i>
<i>Prunella rubeculoides</i>	<i>Prunella strophiatea</i>	<i>Prunella modularis</i>
<i>Pycnonotus cafer</i>	<i>Pycnonotus flavescens</i>	<i>Pteruthius aenobarbus</i>
<i>Pycnonotus melanicterus</i>	<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	<i>Pycnonotus leucogenys</i>
<i>Rhipidura albicollis</i>	<i>Rhipidura aureola</i>	<i>Regulus regulus</i>
<i>Rimator malacoptilus</i>	<i>Saxicola caprata</i>	<i>Rhodospiza obsoleta</i>
<i>Saxicola leucura</i>	<i>Saxicola rubetra</i>	<i>Saxicola ferrea</i>
<i>Scotocerca inquieta</i>	<i>Seicercus burkii</i>	<i>Saxicola torquata</i>
<i>Seicercus castaniceps</i>	<i>Seicercus xanthoschista</i>	<i>Seicercus castaniceps</i>
<i>Serinus pusillus</i>	<i>Sitta castanea</i>	<i>Serinus canaria</i>
<i>Spelaornis longicaudatus</i>	<i>Spinus (Carduelis) spinus</i>	<i>Sitta frontalis</i>
<i>Stachyris nigriceps</i>	<i>Stachyris rufifrons</i>	<i>Spizixos canifrons</i>
<i>Sylvia atricapilla</i>	<i>Sylvia borin</i>	<i>Sturnus vulgaris</i>
<i>Sylvia communis</i>	<i>Sylvia conspicillata</i>	<i>Sylvia cantillans</i>
<i>Sylvia deserticola</i>	<i>Sylvia hortensis</i>	<i>Sylvia curruca</i>
<i>Sylvia nisoria</i>	<i>Sylvia undata</i>	<i>Sylvia melanocephala</i>
<i>Tesia cyaniventer</i>	<i>Timalia pileata</i>	<i>Terpsiphone paradisi</i>
<i>Turdus cardis</i>	<i>Turdus dissimilis</i>	<i>Troglodytes troglodytes</i>
<i>Turdus merula</i>	<i>Turdus obscurus</i>	<i>Turdus iliacus</i>
<i>Turdus pilaris</i>	<i>Turdus torquatus</i>	<i>Turdus philomelos</i>
<i>Turdus viscivorus</i>	<i>Uragus sibiricus</i>	<i>Turdus unicolor</i>
<i>Yuhina occipitalis</i>	<i>Zoothera citrina</i>	<i>Yuhina flavicollis</i>
<i>Zoothera monticola</i>	<i>Zosterops palpebroza</i>	<i>Zoothera marginata</i>

Подробный перечень находок по видам и территориям, а также особенности биологии обыкновенной кукушки подробно изложены в специальной главе (3).

***Cuculus gularis* Steph. — Африканская обыкновенная кукушка.**

Распространение. Африка южнее 15° с.ш., включая Сенегал, Гвинею, через сев. Нигерии по этой широте до сев. Судана. Центральные и южные территории континента, исключая юг Намибии, вост., центр и юг ЮАР, а также Габон и сев. Заира. Населяет лесные участки местности и кустарниковую саванну.

Виды-воспитатели. Список установленных видов-воспитателей включает более 10 видов. Как хозяева кукушки отмечены *Dicrurus adsimilis*, *Erythropygia leucophrys* и *Lanius collaris* (Friedmann; Layard; цит. по W. Makatsch, 1955; Ottow, Duve, 1965). Позднее Герберт Фридманн (1967) привел список из 9-ти видов, в гнездах которых находили яйца или птенцов африканской кукушки. В него вошли *Lanius collaris* (4 случая),

Dicrurus adsimilis (3 случая), *Laniarius ferrugineus* (3) и по одному случаю — *Pycnonotus barbatus*, *Erythropygia paena*, *Erythropygia leucophrys*, *Passer griseus*, *Lamprotornis* sp., *Malaconotus zeilonus* (Friedmann, 1967).

По данным последующих наблюдений, наибольшее число случаев паразитирования африканской кукушки отмечено в гнездах дронго — *Dicrurus adsimilis* (25 находок в ЮАР, Намибии, Зимбабве и Замбии) (Irwin, 1988). Среди 160 гнезд *Corvinella corvina* за 5 лет наблюдений в Гане выявлен только один случай паразитирования африканской кукушки (Grimes, 1979).

Возможным видом-воспитателем кукушки также является чекановая горихвостка (*Cossypha caffra*). Данный и единственный случай обнаружения яйца кукушки у этого вида зафиксирован более 150 лет назад (Friedmann, 1967). В то же время капская чекановая горихвостка является одним из основных хозяев красногрудой кукушки.

В Замбии частота паразитизма в гнездах дронго составляет 8 % (Irwin, 1988), в ЮАР — 1—3 % (Ottow, Duve, 1965), но, по мнению М. Ирвина (1988), последняя цифра, вероятно, является заниженной.

Особенности биологии. Период откладки яиц продолжается не менее 9-ти недель. Фон осмотренных яиц белый, голубоватый или зеленоватый. Имеется рисунок в виде мелких коричнево-фиолетовых крапинок и бледных, размытых серо-сиреневых пятен. Окраска часто хорошо совпадает с таковой яиц дронго. В окрестностях Йоганнесбурга (ЮАР) яйца, найденные в гнездах сорокопутов, почти не отличимы от яиц хозяина (Ottow, Duve, 1965). Средние размеры яиц — 24,9×17,6 мм (n=6).

Птенец вылупляется голым. Кожа темно-фиолетовая, зев ярко-оранжевый. Кисточки маховых появляются на 8-й день, в это же время раскрываются глаза. Птенец находится в гнезде 20—23 дня. Приемные хозяева кормят кукушонка еще несколько недель после вылета из гнезда (Irwin, 1988).

***Cuculus saturatus* Blyth — Глухая кукушка.**

Распространение. Политипический вид с ареалом, охватывающим три континента. Разные исследователи выделяют от двух до четырех подвидов. Изменчивость проявляется в варьировании размеров и окраски. Номинальный подвид *C. s. saturatus* Blyth. встречается в Сев. Пакистане, Гималаях до Кашмира, Бирме, Вост. и Юж. Китае и на Тайване. Другой подвид — *C. s. horsfieldi* Moore распространен по северо-востоку европейской части России и далее до Анадыря, Курильских островов, на юг до Китая и Японии. Указанные два подвида признаются большинством исследователей (Vaurie, 1965; Степанян, 1975).

Подвид *C. s. lepidus* Müller (Becking, 1975; Howard, Moore, 1984) ранее считался подвидом *Cuculus poliocephalus* Latham. Распространен на Больших Зондских островах (Суматра, Ява, Ломбок, Сумбава, Флоренс, Пантар, Сумба, Тимор) и п-ове Малакка. В горных районах о. Борнео обитает подвид *C. s. insulindae* Hartert, 1912, сходный по размерам с *C. s. lepidus*, но отличающийся от последнего деталями окраски.

В Восточной Европе и Северной Азии обитает подвид *C. s. horsfieldi* Moore. В сводке «Птицы мира» данный подвид рассматривается как самостоятельный вид (Рауне, 1997). Распространен в таежной зоне Евразии от Приамурья к востоку до Камчатки и Тихоокеанского побережья

Азии. В Восточной Европе и Северной Азии глухая кукушка распространена по всей таежной части Сибири и северо-востока европейской части России. Гнездится в Приамурье, республике Коми, Пермской области, Удмуртии (Иванов, 1976; Гаранин, 1977). В Кировской области встречается по всей территории с севера до юга (Злобин, Плесский, 1979). На Урале распространена в островных лесах Прикамья; в хвойных и смешанных лесах Уфимского плато и на южном Урале до 52° с. ш. (Ильичев, Фомин, 1988).

Кроме того, зарегистрировано несколько встреч глухих кукушек в гнездовое время в различных частях европейской территории бывшего СССР, но гнездование не доказано: в Архангельской области (Плешак, 1987), Ленинградской (Мальчевский, Пукинский, 1983), Карелия (Зимин (1977), Вологодской (Андреев, Бианки, 1910; цит. по: Мальчевский, Пукинский, 1983), Латвии (Страдс, 1983), Московской (Птушенко, Иноземцев, 1969; Зубакин и др., 1986), Рязанской (Птушенко, 1965; Зыкова, Иванов, 1967), Калининской (ныне Тверской) (Зиновьев, 1982), Горьковской (ныне Нижегородской) (Воронцов, 1967), Мордовии (Луговой, 1975), Ярославской (Иванов, 1976; Гаранин, 1977). Известны два залета глухой кукушки в Крым: 21.07.1902 добыта у Феодосии и 17.08.1976 — в окрестностях Ялты (Костин, 1983). Один случай залета глухой кукушки известен в Англии (Dawson, Allsopp, 1985).

К востоку от Урала вид населяет всю таежную зону. На Ямале в качестве редкой птицы отмечена В. Н. Калякиным по р. Щучьей (Данилов и др., 1984). Кукование глухой кукушки слышали у фактории Хадыта и в среднем течении р. Хадытаяхи в июне 1972, 1973, 1979 и 1981 гг. (Данилов и др., 1984). По р. Таз доходит до Полярного круга, по Енисею распространена до Потапова (68°40' с.ш.) (Иванов, 1976), на Западном Таймыре прослежена до Норильских озер (Рогачева, 1988), у истоков Пясины отсутствует (Кречмар, 1966), по Лене доходит почти до Кюсюра (70°40' с.ш.), на Индигирке встречается до Шаманова (70° с.ш.) (Капитонов, 1962), на Колыме обычна у устья р. Осетровка (67°35' с.ш.) (Воробьев, 1963). В Анадыре распространена на восток до Усть-Белой (65°30' с.ш.), на Чукотском полуострове не найдена, хотя известны два залета на о-в Св. Лаврентия (Портенко, 1973). По Корякскому нагорью встречается в лесах у с. Ачайваям (61° с.ш.), на востоке Хатырской котловины, в низовьях р. Авьи (Жищинский, 1980), а также на Камчатке и всех Курильских островах (Гизенко, 1955; Нечаев, 1969). Южная граница в Западной Сибири установлена не точно, так как глухая кукушка встречается в пределах лесостепи и интразональных борах спорадически (Омск, Новосибирск, Барнаул) (Иванов, 1976). Далее граница уходит к Алтаю. В пределах Казахстана гнездится в таежных районах Южного Алтая — в районе Маркакуля и Ивановского хребта (Корелов, 1970) и Вост. Казахстана (Егоров, Борисов, 1979). Восточнее Алтая доходит до южной границы России. Вне Восточной Европы и Северной Азии гнездится на территории северной части Монголии, Кореи, Японии, Северо-Восточном и Южном Китае, в Восточных Гималаях.

Глухая кукушка — типичный обитатель высокоствольных старых лесов, хвойных и смешанно-хвойных, а также населяет колки и приречные

кустарниковые заросли. В лесах тяготеет к полянам, опушкам, просекам. На Корякском нагорье глухая кукушка придерживается самых густых и высоких массивов и ольховых стлаников (Кищинский, 1980). В Приморье глухая кукушка населяет не только глухую тайгу, но также и светлые лиственные леса и рощи, покрывающие склоны сопок (Воробьев, 1954). В вертикальном направлении на Алтае распространена до 1900 м (Сушкин, 1938). В Гималаях встречается на высоте 1500-3300 м над ур. моря (Ali, Ripley, 1969, цит. по S. Cramp, 1985).

В целом распределение глухой кукушки по местообитаниям связано с обилием гнезд основных видов птиц-воспитателей, в частности, пеночек (*Phylloscopus*).

Виды-воспитатели. Список видов, у которых находили яйца или птенцов глухой кукушки, содержит более 60-ти видов мелких воробьинообразных. Е. Бекер отмечает находки яиц или птенцов кукушки в Индии у следующих видов: *Phylloscopus inornatus*, *Phylloscopus reguloides*, *Phylloscopus davisoni*, *Phylloscopus proregulus*, *Phylloscopus occipitalis*, *Seicercus cantator*, *Seicercus burkii*, *Seicercus castaniceps*, *Seicercus xanthoschista*, *Seicercus affinis*, *Spelaornis longicaudatus*, *Turdinus roberti*, *Tarsiger cyanurus*, *Prinia criniger*, *Muscicapa sundara*, *Orthotomus atrogularis*, *Pnoepyga pusilla*, *Emberiza cia* (Baker; цит. по W. Makatsch, 1955). Кроме этих, паразитизм глухой кукушки отмечен в гнездах *Brachypteryx carolinae*, *Prinia flaviventris*, *Tarsiger rufilatus*, *Muscicapa melanops*, *Enicurus schistaceus*, *Pomatorhinus ruficollis*, *Phylloscopus trochiloides*, *Orthotomus sutorius*, *Pyctorhis sinensis*, *Enicurus schistaceus*, *Saxicola torquata* и *A. stentoreus* (Makatsch, 1955; 1971).

В Японии, по сводным данным (Kobayashi, Jahn, цит. по Makatsch, 1955, 1971, 1976; Royama, 1963; Ohara, Yamagishi, 1985), яйца и птенцы глухой кукушки зарегистрированы в гнездах 18-ти видов птиц. Наиболее обычным воспитателем является зеленокрылая пеночка (*Phylloscopus occipitalis*), а также таловка (*Phylloscopus borealis*) и бледноногая пеночка (*Phylloscopus tenellipes*). Среди других воспитателей отмечены *Horeites cantans*, *Lanius bucephalus*, *Anthus hodgsoni*, *Anthus trivialis*, *Zosterops japonica*, *Zosterops palpebrosa*, *Terpsiphone atrocaudata*, *Cettia (Urosphena) squameiceps*, *Cettia diphone*, *Lanius cristatus*, *Regulus regulus*, *Ficedula narcissina*, *Cyanoptila cyanomelana*, *Emberiza sulphurata*, *Emberiza spodocephala*.

В южной части ареала видами-воспитателями глухой кукушки также являются: на о. Борнео — *Phylloscopus trivirgatus* и на о. Ява — *Seicercus gramineiceps* (Рауне, 1997).

Список птиц, в гнездах которых находили яйца или птенцов глухой кукушки, в пределах бывшего СССР содержит 21 вид (табл. 3).

Список составлен с использованием сведений из следующих источников: А. М. Судиловская (1951), Г. С. Кисленко, Р. Л. Наумов (1967, наблюдения Е. В. Надточий, А. Вигилева, А. А. Тагильцева, П. П. Второва, Е. П. Спангенберга), Э. И. Ирисов (1967), А. А. Кищинский (1968), В. Лиллелехт (1971), Н. М. Литвиненко, Ю. В. Шибаяев (1971), С. С. Москвитин (1974), А. М. Гынгазов, С. П. Миловидов (1977), С. С. Москвитин и др. (1977), Ю. Б. Пукинский (1978), Е. В. Рогачева и др. (1978), А. Ф. Горба-

Таблица 3

Находки яиц и птенцов глухой кукушки
на территории Восточной Европы и Северной Азии
Recorded cases of eggs and nestling
of the Oriental Cuckoo on territory former USSR

Вид-воспитатель Host-species	Урал и Западная Сибирь Ural and Western Siberia	Средняя Сибирь Middle Siberia	Восточная Сибирь Eastern Siberia	Дальний Восток, Сахалин Far East, Sakhalin	Всего Total
<i>Anthus hodgsoni</i>	-	1	-	-	1
<i>Anthus trivialis</i>	-	-	-	1	1
<i>Motacilla alba</i>	-	1	-	-	1
<i>Lanius cristatus</i>	-	-	-	1	1
<i>Prunella atrogularis</i>	1	-	-	-	1
<i>Acrocephalus bistrigiceps</i>	-	-	-	1	1
<i>Phragmaticola aedon</i>	-	-	-	2	2
<i>Phylloscopus trochilus</i>	1	-	-	-	1
<i>Ph. collybita</i>	32	3	-	-	35
<i>Ph. sibilatrix</i>	1	-	-	-	1
<i>Ph. borealis</i>	-	2	6	2	10
<i>Ph. trochiloides</i>	-	-	-	1	1
<i>Ph. tenellipes</i>	-	-	-	3	3
<i>Ph. coronatus</i>	-	-	-	12	12
<i>Ph. proregulus</i>	3	1	-	1	5
<i>Ph. fuscatus</i>	-	1	-	1	2
<i>Ph. schwarzi</i>	1	1	-	1	3
<i>Cyanoptila cyanomelana</i>	-	-	-	3	3
<i>Monticola (Orocetes) gularis</i>	-	-	-	1	1
<i>Emberiza elegans</i>	-	-	-	1	1
<i>Emberiza spodocephala</i>	-	-	-	2	2
<i>Всего</i>	39	10	6	33	88

нев (1979), А. Ф. Ковшарь, А. С. Левин (1982), Г. Ходков (письм. сообщ.); А. С. Мальчевский (1987, наблюдения Ю. Б. Пукинского, Ю. Б. Шибнева, В. А. Нечаева, А. В. Кречмара, И. В. Ильинского), Е. Г. Лобков (1986), Н. Н. Кудашова (1989), Н. Н. Балацкий (1991, наблюдения С. П. Гуреева, Э. И. Гаврилова), Н. Н. Балацкий, Г. Н. Бачурин (1999, наблюдения И. В. Примака).

Наибольшее число находок яиц и птенцов кукушки отмечено в гнездах десяти видов пеночек — 73 (82,9 %), среди них у теньковки на Урале, в Западной и Средней Сибири — 35 случаев (39,8 %), светлоголовой пеночки — 12 случаев (13,6 %) на Дальнем Востоке и Сахалине и 10 (11,4 %) — у таловки (табл. 3). Находки яиц глухой кукушки у коньков, белой трясогузки, сибирского жулана, черноголовой завирушки, чернобровой и толстоклювой камышевок, белогорлого дрозда и овсянок, видимо, являются случайными (Нумеров, 1993в).

В Казахстане яйца и птенцы глухой кукушки обнаружены в гнездах пеночки-зарнички (*Phylloscopus inornatus*) (Ковшарь, Левин, 1982; Березовиков, 1989; Б. В. Щербаков, цит. по Н. Н. Балацкому, Г. Н. Бачурину, 1999).

Частота паразитизма глухой кукушки у основных хозяев может быть высокой. Так, из 17-ти гнезд теньковки, обнаруженных в 1984—1986 гг. в Новосибирской области, девять (52,9 %) содержали яйца или птенцов кукушки (Балацкий, 1991).

Общий список видов, в гнездах которых обнаруживали яйца или птенцов глухой кукушки:

<i>Acrocephalus bistrigiceps</i>	<i>Acrocephalus stentoreus</i>	<i>Anthus hodgsoni</i>
<i>Anthus trivialis</i>	<i>Brachypteryx carolinae</i>	<i>Cettia diphone</i>
<i>Cettia squameiceps</i>	<i>Cyanoptila cyanomelana</i>	<i>Dendronanthus indicus</i>
<i>Emberiza cia</i>	<i>Emberiza elegans</i>	<i>Emberiza spodocephala</i>
<i>Emberiza sulphurata</i>	<i>Enicurus schistaceus</i>	<i>Enicurus velatus</i>
<i>Ficedula narcissina</i>	<i>Horeites cantans</i>	<i>Lanius bucephalus</i>
<i>Lanius cristatus</i>	<i>Monticola (Orocetes) gularis</i>	<i>Motacilla alba</i>
<i>Muscicapa melanops</i>	<i>Muscicapa sundara</i>	<i>Orthotomus atrogularis</i>
<i>Orthotomus sutorius</i>	<i>Phragmaticola aedon</i>	<i>Phylloscopus borealis</i>
<i>Phylloscopus collybita</i>	<i>Phylloscopus coronatus</i>	<i>Phylloscopus davisoni</i>
<i>Phylloscopus fuscatus</i>	<i>Phylloscopus inornatus</i>	<i>Phylloscopus occipitalis</i>
<i>Phylloscopus proregulus</i>	<i>Phylloscopus reguloides</i>	<i>Phylloscopus schwarzi</i>
<i>Phylloscopus sibilatrix</i>	<i>Phylloscopus tenellipes</i>	<i>Phylloscopus trivirgatus</i>
<i>Phylloscopus trochiloides</i>	<i>Pnoepyga pusilla</i>	<i>Pomatorhinus ruficollis</i>
<i>Prinia criniger</i>	<i>Prinia flaviventris</i>	<i>Prunella atrogularis</i>
<i>Pyctorhis sinensis</i>	<i>Regulus regulus</i>	<i>Rhipidura phoenicura</i>
<i>Saxicola torquata</i>	<i>Seicercus affinis</i>	<i>Seicercus burkii</i>
<i>Seicercus cantator</i>	<i>Seicercus castaniceps</i>	<i>Seicercus grammiceps</i>
<i>Seicercus xanthoschista</i>	<i>Spelaornis longicaudus</i>	<i>Tarsiger cyanurus</i>
<i>Tarsiger rufilatus</i>	<i>Terpsiphone atrocaudata</i>	<i>Turdinus roberti</i>
<i>Zosterops japonica</i>	<i>Zosterops palpebrosa</i>	

Особенности биологии. Глухие кукушки приступают к размножению, вероятно, в возрасте одного года, как и обыкновенные кукушки. Появляясь в районах размножения позднее обыкновенных, начинают откладку яиц только в самом конце мая, в основном в июне—июле. Сроки размножения совпадают с временем откладки яиц пеночками — основными воспитателями птенцов глухой кукушки. Размер участка, на котором держится самец во время размножения, составляет 1,5—2 км² (Снигиревский, 1947).

За сезон размножения самка откладывает 3—5 яиц (Балацкий, 1991), хотя потенциально может отложить значительно больше.

Яйца глухой кукушки имеют продолговатую, близкую к эллипсоидной форму. Размеры 24-х яиц из российской части ареала (Чунихин, 1964; Кисленко, Наумов, 1967; Гынгазов, Миловидов, 1967, Литвиненко, Шибнев, 1971; Пукинский, 1978; Балацкий, 1991; А. А. Тагильцев, П. П. Второв, С. П. Чунихин — коллекция зоомузея МГУ) — 17,8—21,9×13,0—15,0 мм (в среднем — 19,13±0,19×13,94±0,12). Масса (в г) ненасиженных яиц (n=11) — 1,67—2,33 г (в среднем 1,92±0,06). Н. Н. Балацкий (1992) для юга Дальнего Востока приводит размеры 10-ти яиц: 19,9—22,5×13,0—

14,5 мм, средние — 21,33×13,75 мм, масса — 2,3 г (1,9—2,5), для остальной части ареала в азиатской части СНГ — 18,80×13,70 мм (17,5—20,3×12,6—14,8), масса — 2,0 г (1,6—2,4).

По Е. Бекеру, средние размеры 58-ми яиц — 20,11×14,28 мм (Baker, 1942; цит. по Makatsch, 1955). Дж. Бекинг приводит следующие размеры 6-ти яиц: средние — 21,1×13,4 мм, пределы — 20,0—22,9×13,4—14,4 мм, индекс формы — 1,54 (1,48—1,64), масса (n=4) — 2,26 г (2,02—2,53) (Becking, 1975). В. Макач (Makatsch, 1976) для подвида *C. s. horsfieldi* указывает средние размеры яиц — 20,23×14,54 мм; по С. Крэмпу (Cramp, 1985) (n=45) — 20—25×12—16 мм (в среднем 21×14); в Японии — 19,1—21,5×14,1—15,2 (в среднем — 20,2×14,5 мм) (Kiyosu, 1962; цит. по Чунихину, 1964).

Окраска яиц глухой кукушки в основном сходна с окраской яиц пеночек. В пределах российской части ареала вида находили яйца кукушки, окрашенные по типу яиц теньковки. Это самая распространенная окраска яиц глухой кукушки в Западной и Средней Сибири (Чунихин, 1964; Кисленко, Наумов, 1967; Москвитин, 1974). Вторая (по числу встреч) окраска яиц кукушки близка к окраске яиц пеночек, имеющих «красную» пятнистость (таловка, зарничка) (Кисленко, Наумов, 1967; Литвиненко, Шibaев, 1971; Горбанев, 1979). Отмечены также чисто-белые (без рисунка) яйца глухой кукушки, сходные с яйцами зеленой, светлоголовой, бледноногой пеночек. В других частях ареала яйца глухой кукушки имели в основном такие же типы окраски. Кроме того, обнаружены яйца с розовым, зеленоватым и коричнево-красным фоном (Makatsch, 1955).

Пеночки в большинстве случаев принимают яйца кукушки любой окраски. По мнению Ю. Б. Пукинского (1978), этому способствует особое положение яйца в гнезде (вертикально в центре), маскирующее различие в размерах и окраске. В ряде других наблюдений положение яйца кукушки было иное.

Продолжительность инкубации яиц глухой кукушки составляет около 12 суток. Вылупившийся птенец голый, эмбрионального пуха нет. Окраска кожи розово-оранжевая. Ноздри большие, выпуклые. Хорошо заметен яйцевой зуб. Зев оранжевый. Клювные валики желто-оранжевые. Кукушонок уже в течение первых двух суток выбрасывает птенцов вида-воспитателя. К моменту разворачивания пеньков на голове окаймление ротовой полости, включая внутреннюю поверхность клювных валиков, становится черным (как и оперение головы). Черное окаймление исчезает через 2—3 недели после вылета кукушонка из гнезда (Чунихин, 1964). Кукушонок покидает гнездо несколько раньше (на 17—19-й день), чем птенец обыкновенной кукушки. После оставления гнезда слетками глухой кукушки приемные родители продолжают кормить их еще некоторое время.

Птенцов глухой кукушки виды-воспитатели выкармливают тем же кормом, что и собственных птенцов. Черногорлые завирушки кормили кукушонка ягодами и мелкими саранчовыми (Ирисов, 1967), бледноногие пеночки приносили кукушонку корм каждые 2—3 минуты, в пищу были зеленые гусеницы и мелкие пауки (Горбанев, 1979).

***Cuculus rochii* Hartlaub — Мадагаскарская малая кукушка.**

Распространение. Остров Мадагаскар. Вне сезона размножения встречается в Восточной Африке (на севере Мозамбика, Замбии, в Зап. Танзании, Кении, Уганде, Руанде и Вост. Заире). Населяет различные леса, включая предгорья и горы до высоты 1800 м.

Виды-воспитатели. Список видов-воспитателей включает более 10 видов. По данным Хильдебрандта, яйца или птенцов мадагаскарской малой кукушки находили у *Cisticola madagascariensis*, *Cisticola cherina*, *Calamocichia newtoni*, *Cinnyris souimanga* и *Nesillas typica* (Hildebrandt; цит. по W. Makatsch, 1955), а по наблюдениям Ф. Сикоры — у *Cisticola madagascariensis*, *Ellisia typica*, *Ellisia madagascariensis*, *Zosterops madagascariensis* (Sikora, 1892; цит. по W. Makatsch, 1971). Видами-воспитателями кукушки также являются *Neomixis tenella*, *Terpsiphone mutata* и *Nectarinia souimanga* (Irwin, 1988).

Частота паразитизма в гнездах *Cisticola cherina* составила 4,8 % (10 находок в 210 кладках), у *Neomixis tenella* — 2 % (1 случай из 50 кладок), *Terpsiphone mutata* — 12,5 % (1 случай из 8 гнезд) (Рауне, 1997).

Особенности биологии. Яйца белые или желтоватые (розоватые) с темно-коричневыми или рыжими крапинками, сгущающимися в виде венчика. Окраска яиц кукушки часто не совпадает с яйцами видов хозяев. Средние размеры яиц — 18,5×14,0 мм, масса скорлупы — 0,12 г, n=35 (Schonwetter; цит. по W. Makatsch, 1955), 18,6×14,0 мм, n=10 (Sikora; цит. по W. Makatsch, 1971).

***Cuculus poliocephalus* Latham — Малая кукушка.**

Распространение. Сев. Афганистан и Пакистан, Бангладеш, Вост. Индия, сев. Бирмы, С.-В., Центр. и Юж. Китай, Корея, Япония (о-ва Хоккайдо, Хонсю, Сикоку, Кюсю). Северная граница ареала вида в России проходит в южном Приморье около 45° с.ш. На побережье Японского моря проходит вблизи бухты Терней (Елсуков, 1982). В юго-западных районах Приморья северная граница ареала проходит немного севернее долины р. Комиссаровки, впадающей с запада в оз. Ханка (Нечаев, 1993). В заливе Петра Великого гнездится на о-ве Большой Пелис и, вероятно, на о-вах Попова (Лабзюк и др., 1971) и Путятин (Нечаев, 1993).

Населяет разреженные леса равнин и леса предгорий, иногда (в Гималаях) до высоты 1500—3600 м. На юге Приморья наиболее характерные места обитания малой кукушки — опушки по долинам рек и крупных ручьев, разреженные ильмово-широколиственные и мелколиственные леса, перелески и рощи, чередующиеся с полянами, лугами и сельскохозяйственными угодьями (Панов, 1973; Нечаев, 1993).

Виды-воспитатели. Общий список воспитателей птенцов малой кукушки насчитывает более 40 видов. В Японии ими являются: *Cettia diphone*, *Horeites cantans*, *Troglodytes troglodytes*, *Emberiza spodocephala*, *Turdus cardis*, *Uragus sibiricus*, *Phylloscopus ijimae*, *Locustella octiolensis* (Jahn; Kobayashi; цит. по W. Makatsch, 1955; Royama, 1963). В Индии яйца и птенцы малой кукушки обнаружены, по Е. Бекеру, у *Phylloscopus occipitalis*, *Phylloscopus reguloides*, *Phylloscopus magnirostris*, *Seicercus poliogenys*, *Seicercus cantator*, *Seicercus xanthoschistus*, *Orthotomus atrogularis*, *Orthotomus sutorius*, *Zosterops palpebrosa*, *Pnoepyga albiventris*, *Pnoepyga*

pusilla, *Cettia pallida*, *Cettia pallidipes*, *Cettia canturians*, *Cettia fortipes*, *Alcippe nipalensis*, *Tesia cyaniventer*, *Brachypteryx cruralis*, *Tesia castaneocoronata*, *Prinia flaviventris*, *Arachnothera magna* (Baker; цит. по W. Makatsch, 1955). В Южном Приморье малая кукушка подкладывает яйца в основном в гнезда короткокрылой камышевки (*Cettia (Horeites) diphone*) (Нейфельдт, 1968; Нечаев, 1993).

Другими видами-хозяевами малой кукушки являются *Parus melanolophus*, *Pnoepyga squamata*, *Stachyris ruficeps*, *Muscicapa sundara*, *Muscicapa macgrigoriae*, *Prinia flavirostris*, *Tesia castaneiventris*, *Phylloscopus superciliosus*, *Phylloscopus trochiloides*, *Phylloscopus affinis*, *Phylloscopus occipitalis*, *Niltava sp.*, *Saxicola sp.*, *Bradypterus sp.* (Makatsch, 1955; Marcherti, 1992; Payne, 1997).

Список видов, в гнездах которых обнаруживали яйца или птенцов малой кукушки:

<i>Alcippe nipalensis</i>	<i>Arachnothera magna</i>	<i>Brachypteryx cruralis</i>
<i>Cettia canturians</i>	<i>Cettia diphone</i>	<i>Cettia fortipes</i>
<i>Cettia pallida</i>	<i>Cettia pallidipes</i>	<i>Emberiza spodocephala</i>
<i>Horeites cantans</i>	<i>Locustella pleskei</i>	<i>Locustella octiolensis</i>
<i>Muscicapa sundara</i>	<i>Muscicapa macgrigoriae</i>	<i>Orthotomus atrogularis</i>
<i>Orthotomus sutorius</i>	<i>Paradoxornis webbianus</i>	<i>Parus melanolophus</i>
<i>Phylloscopus affinis</i>	<i>Phylloscopus ijimae</i>	<i>Phylloscopus occipitalis</i>
<i>Phylloscopus superciliosus</i>	<i>Phylloscopus trochiloides</i>	<i>Pnoepyga albiventer</i>
<i>Pnoepyga pusilla</i>	<i>Pnoepyga squamata</i>	<i>Prinia flavirostris</i>
<i>Prinia flaviventris</i>	<i>Phylloscopus magnirostris</i>	<i>Phylloscopus occipitalis</i>
<i>Phylloscopus reguloides</i>	<i>Saxicola sp.</i>	<i>Seicercus cantator</i>
<i>Seicercus poliogenys</i>	<i>Seicercus xanthoschistus</i>	<i>Stachyris ruficeps</i>
<i>Tesia castaneiventris</i>	<i>Tesia castaneocoronata</i>	<i>Tesia cyaniventris</i>
<i>Troglodytes troglodytes</i>	<i>Turdus cardis</i>	<i>Uragus sibiricus</i>
<i>Zosterops palpebrosa</i>	<i>Niltava sp.</i>	

В Южном Приморье отмечаются нерегулярные колебания численности вида, связанные с периферийностью ареала и колебанием численности основного вида-воспитателя — короткокрылой камышевки (Нечаев, 1993). В заповеднике Кедровая падь в 1966 году в одном из 10 контролируемых гнезд короткокрылой камышевки обнаружено яйцо малой кукушки (Нейфельдт, 1968). В Приморье (долина р. Синтухи) в 1969—1970 гг. с яйцами или птенцами малой кукушки встречено 5 (20 %) из 25-ти гнезд камышевки (Нечаев, 1972). На юге Хасанского района в 1973—1985 гг. из 45-ти гнезд короткокрылой камышевки в 14-ти (31,1 %) обнаружены яйца или птенцы кукушки (Ю. Н. Назаров; цит. по В. А. Нечаеву, 1993). Ю. Н. Назаровым, О. П. Вальчуком и Е. Л. Кушнаревым (1978), цит. по А. С. Мальчевскому (1987), птенец кукушки обнаружен в гнезде бурой сutory (устье реки Раздольной). В 1992 году в окрестностях пос. Хасан из 23-х гнезд короткокрылой камышевки в 6-ти (26,1 %) обнаружены яйца или птенцы малой кукушки (Балацкий, Бачурин, 1993).

Особенности биологии. Индивидуальная территория самца — обычно участок долины реки 1×5 км (Нечаев, 1993). Гнездовой период длится с июня до середины августа.

Яйца подкладывает в законченные или слабо насиженные кладки. В трех случаях яйца кукушки были в гнездах с 4, в одном — с 5 и в од-

ном — с 6 яйцами камышевки. При подкладывании своего яйца кукушка обычно выбрасывает одно или несколько яиц хозяина.

По наблюдениям В. А. Нечаева (1972, 1993), самка кукушки сначала откладывает яйцо на землю, а затем с помощью клюва переносит в гнездо. В одном случае (из 20) яйцо было отложено непосредственно в гнездо; два яйца камышевки были разбиты, а леток гнезда расширен. Отмечены два случая разорения кукушкой гнезд камышевки с сильно насиженными яйцами, при этом было вынито и, по-видимому, съедено по два яйца из каждого гнезда (Нечаев, 1972).

Описано два основных типа окраски яиц малой кукушки: красновато-бурый или шоколадный и белый с размытыми красноватыми пятнами (Makatsch, 1955). Яйца малой кукушки, найденные в Южном Приморье, были эллипсоидной (широкоовальной) формы с одинаковыми закруглениями на полюсах. Поверхность яиц блестящая. Окраска темно-шоколадная (терракотово-красная), иногда с редкими и слабозаметными расплывчатыми пятнами в виде венчиков вблизи одного из полюсов (Нечаев, 1993).

Размеры яиц малой кукушки с о-вов Хоккайдо и Хондо (Япония) составили в среднем $21,85 \times 15,85$ мм ($n=19$) (Kobayashi, цит. по Makatsch, 1955). По материалам Е. Бекера, средние размеры — $21,19 \times 15,18$ мм, $n=72$ (Baker; цит. по W. Makatsch, 1955). Средние размеры яиц малой кукушки из коллекции Британского Музея Естествознания составили $21,1 \times 15,6$; $19,7$ — $22,1 \times 15,0$ — $16,1$ мм ($n=10$), индекс формы — 1,36 (1,27—1,45), масса яиц — 2,89 г (2,70—3,10), скорлупы — 0,153 г (0,130—0,165) (Becking, 1975). Размеры яиц ($n=6$) из Южного Приморья — 20 — 22×15 — 16 мм, в среднем — $20,68 \pm 0,3 \times 15,68 \pm 0,1$. Масса свежих яиц ($n=5$) 2,3—2,9 г (среднее — 2,72 г) (Нечаев, 1993). Яйцо, обнаруженное И. А. Нейфельдт (1968) в гнезде короткокрылой камышевки в заповеднике Кедровая падь, имело самые маленькие размеры — $18,2 \times 14,0$ мм.

Инкубационный период яиц кукушки — 12—13 суток. Птенец вылупляется голым. Цвет кожи серовато-розовый, ротовая полость оранжевая. Клювные валики ярко-желтые. Инстинкт выбрасывания у кукушонка проявляется через 5—6 часов после вылупления и длится в течение 2—3 суток. Процесс выбрасывания одного яйца занимает 7—10 мин. с паузой в 1—2 мин. Масса кукушонка увеличивается за 12 суток с 3,4 до 41,5 г (Netschajew, 1977).

На вторые сутки глазные щели и слуховые проходы приоткрываются, верхняя сторона тела заметно темнеет и становится розовато-серой; на третьи — верх тела темно-серый, под кожей просвечиваются зачатки будущих пеньков; на четвертые сутки появляются пеньки, а на следующие — на локтевых, затылочной и бедренных птерилиях они отрастают на 3—5 мм, глаза раскрываются наполовину; на шестые сутки пеньки отрастают по всему телу; на седьмые сутки кисточки появляются на плечевых и затылочной птерилиях; на восьмые — разворачиваются опахала маховых перьев; на девятые — глаза раскрываются полностью, тело покрывается раскрывающимися кисточками и пеньками; на 10—12-е сутки продолжают рост и развитие оперения. Кукушонок покидает гнездо в возрасте 15—18 суток, и приемные родители продолжают докармливать слетка до месячного возраста (Нечаев, 1972).

***Cuculus (Heteroscenes) pallidus (Latham)* — Бледная кукушка.**

Распространение. Австралия и Тасмания. Населяет открытые леса, кустарниковые заросли плоскогорий, мангровые заросли.

Виды-воспитатели. Яйца или птенцы бледной кукушки зарегистрированы в гнездах около 120-ти видов, чаще всего у открытогнездящихся. Основные хозяева — представители семейства медососовых (*Meliphagidae*, 21 вид), а также *Petroicidae*, *Dicruridae*, *Pachycephalidae*, *Colluricincla*, *Coracina*, *Artamus* и некоторые другие (Payne, 1997; Higgins, 1999). Находки яиц и птенцов кукушки зарегистрированы у *Rhipidura leucophrys*, *Seisura inquieta*, *Microeca leucophaea*, *Petroica multicolor*, *Melanodryas cucullata*, *Grallina cyanoleuca*, *Lalage sueurii*, *Artamus cinereus*, *Artamus cyanopterus*, *Lichenostomus (Meliphaga) melanops*, *Lichenostomus (Meliphaga) virescens*, *Myzantha flavigula*, *Anthochaera carunculata* (Serventy, Whittell; цит. по W. Makatsch, 1955), *Falcunculus frontatus* (Chisholm, 1962). Отдельные случаи находок отмечены у представителей родов *Ptilotis*, *Melithreptes*, *Acanthochaera*, *Philemon*, *Meliornis*, *Eopsaltria*, *Mimeta*, *Pachycephala*, *Rhipidura*, *Myiagra*, *Artamus*, *Ephthianura* (Cayley; цит. по W. Makatsch, 1955).

Яйца и птенцы бледной кукушки также найдены у *Lichenostomus chrysops*, *Lichenostomus virescens*, *Lichenostomus penicillatus*, *Manorina melanophrys*, *Rhipidura leucophrys*, *Pachycephala rufiventris*, *Anthus noveaeelandiae*, *Merops ornatus* (Higgins, 1999).

Большинство находок отмечено в гнездах медососов — 64 %, среди которых 16 % — у желтолицего медососа (*Lichenostomus chrysops*), 9 % — у певчего медососа (*Lichenostomus virescens*), 7 % — у белопоясничного медососа (*Lichenostomus penicillatus*) и 7 % — в гнездах манорины-колокольчик (*Manorina melanophrys*), а также в гнездах *Rhipidura leucophrys* (13 %), *Pachycephala rufiventris* (5 %) (n=55, по P. J. Higgins, 1999). В целом из 1052 случаев паразитизма бледной кукушки 693 (65,9 %) зарегистрированы у медососовых (*Meliphagidae*). Среди них 277 (26,3 %) — у видов рода *Lichenostomus*, 145 случаев (13,8 %) — у венценосных медососов (*Melithreptes*) и 80 находок (7,6 %) — у сережчатых медососов (*Anthochaera*). Кроме того, 48 находок (4,6 %) отмечены у ласточковых сорокопутов (*Artamidae*) и 47 (4,5 %) — у свистунов (*Pachycephala*) (Brooker, Brooker, 1989; цит. по P. J. Higgins, 1999; Brooker, Brooker, 1999).

Особенности биологии. В гнездо хозяина кукушка откладывает одно яйцо. Окраска яиц сходна с яйцами медососовых. Светло-красный, светло-оранжевый или желто-розовый фон с красновато-коричневыми пятнышками, иногда образующими венчик. Средние размеры 26-ти яиц по Шонветтеру — 24,2×17,5 мм (Schonwetter; цит. по W. Makatsch, 1955), по другим данным (n=126) — 23,9×17,4 мм, пределы — 20,8—26,2×15,0—19,6 мм (Higgins, 1999). Продолжительность инкубации — 12—14 дней. Кукушонок выбрасывает яйца и птенцов хозяина (Payne, 1997). После оставления гнезда приемные родители подкармливают кукушонка еще 6 недель. Л. Смитом описан случай кормления слетка бледной кукушки не только воспитавшими птенца желтолобым медососом *Lichenostomus (Meliphaga) melanops*, но и тремя другими видами птиц (*Melanodryas cucullata*, *Lichenostomus (Meliphaga) penicillatus* и *Pachycephala rufiventris*) (Smith, 1989).

Список видов, в гнездах которых обнаруживали яйца или птенцов
бледной кукушки:

<i>Acanthagenys rufogularis</i>	<i>Acanthiza pusilla</i>	<i>Acanthorhynchus superciliosus</i>
<i>Acanthorhynchus tenuirostris</i>	<i>Acrocephalus stentoreus</i>	<i>Anthochaera carunculata</i>
<i>Anthochaera chrysoptera</i>	<i>Anthochaera paradoxa</i>	<i>Anthus novaeseelandiae</i>
<i>Artamus cinereus</i>	<i>Artamus cyanopterus</i>	<i>Artamus leucorhynchus</i>
<i>Artamus minor</i>	<i>Artamus personatus</i>	<i>Artamus superciliosus</i>
<i>Calamanthus campestris</i>	<i>Calamanthus fuliginosus</i>	<i>Carduelis carduelis</i>
<i>Chloris chloris</i>	<i>Certhionyx variegatus</i>	<i>Cinclorhynchus mathewsi</i>
<i>Colluricincla boweri</i>	<i>Colluricincla harmonica</i>	<i>Conopophila rufogularis</i>
<i>Coracina novaehollandiae</i>	<i>Coracina tenuirostris</i>	<i>Cormobates leucophaeus</i>
<i>Cracticus nigrogularis</i>	<i>Cracticus torquatus</i>	<i>Daphoenositta chrysoptera</i>
<i>Dicrurus bracteatus</i>	<i>Drymodes brunneopygia</i>	<i>Entomyzon cyanotis</i>
<i>Eopsaltria australis</i>	<i>Eopsaltria georgiana</i>	<i>Eopsaltria griseogularis</i>
<i>Epthianura albifrons</i>	<i>Epthianura tricolor</i>	<i>Falcunculus frontatus</i>
<i>Gerygone magnirostris</i>	<i>Grallina cyanoleuca</i>	<i>Grantiella picta</i>
<i>Lalage sueurii</i>	<i>Lichenostomus chrysops</i>	<i>Lichenostomus cratitius</i>
<i>Lichenostomus fasciogularis</i>	<i>Lichenostomus flavicollis</i>	<i>Lichenostomus flavus</i>
<i>Lichenostomus fuscus</i>	<i>Lichenostomus keartlandi</i>	<i>Lichenostomus leucotis</i>
<i>Lichenostomus melanops</i>	<i>Lichenostomus ornatus</i>	<i>Lichenostomus penicillatus</i>
<i>Lichenostomus plumulus</i>	<i>Lichenostomus unicolor</i>	<i>Lichenostomus versicolor</i>
<i>Lichenostomus virescens</i>	<i>Lichmera indistincta</i>	<i>Malurus cyaneus</i>
<i>Malurus melanocephalus</i>	<i>Manorina flavigula</i>	<i>Manorina melanocephala</i>
<i>Manorina melanophrys</i>	<i>Manorina melanotis</i>	<i>Melanodryas cucullata</i>
<i>Melanodryas vittata</i>	<i>Meliphaga lewinii</i>	<i>Melithreptus affinis</i>
<i>Melithreptus albogularis</i>	<i>Melithreptus brevirostris</i>	<i>Melithreptus gilaris</i>
<i>Melithreptus lunatus</i>	<i>Melithreptus validirostris</i>	<i>Merops ornatus</i>
<i>Microeca fascians</i>	<i>Microeca leucophaea</i>	<i>Myiagra cyanoleuca</i>
<i>Myiagra inquieta</i>	<i>Myiagra rubecula</i>	<i>Myzantha flavigula</i>
<i>Oreoica gutturalis</i>	<i>Oriolus sagittatus</i>	<i>Pachycephala inornata</i>
<i>Pachycephala melanura</i>	<i>Pachycephala olivacea</i>	<i>Pachycephala pectoralis</i>
<i>Pachycephala rufiventris</i>	<i>Pachycephala rufogularis</i>	<i>Passer domesticus</i>
<i>Petroica goodenovii</i>	<i>Petroica multicolor</i>	<i>Petroica phoenicea</i>
<i>Philemon buceroides</i>	<i>Philemon citreogularis</i>	<i>Philemon corniculatus</i>
<i>Phylidonyris albifrons</i>	<i>Phylidonyris melanops</i>	<i>Phylidonyris nigra</i>
<i>Phylidonyris novaehollandiae</i>	<i>Phylidonyris pyrrhoptera</i>	<i>Plectorhyncha lanceolata</i>
<i>Pomatostomus superciliosus</i>	<i>Psophodes occidentalis</i>	<i>Pycnonotus jocosus</i>
<i>Ramsayornis fasciatus</i>	<i>Rhipidura fuliginosa</i>	<i>Rhipidura leucophrys</i>
<i>Rhipidura rufifrons</i>	<i>Seisura inquieta</i>	<i>Sericornis frontalis</i>
<i>Sericornis humilis</i>	<i>Sphecothebes viridis</i>	<i>Stipiturus malachurus</i>
<i>Turdus merula</i>	<i>Xanthomyza phrygia</i>	<i>Zosterops lateralis</i>

2.2.1.4. Род *Cercosyx* Cabanis — Длиннохвостая кукушка.

Cercosyx teshowi Cabanis — Темная длиннохвостая кукушка.

Распространение. Оседлый, эндемичный африканский вид. Населяет влажные леса саванны Сьерра-Леоне, Гвинеи (Зап. Африка), Кот-д'Ивуара, Ю.-В. Нигерии и Центральноафриканской Республики, Конго, Заира, Ю.-В. Уганды и С.-З. Анголы.

Виды-воспитатели. Список видов-воспитателей неизвестен. Имеются указания на встречу слетка кукушки, которого кормила буробрюхая мышьяная тимелия (*Trichastoma fulvescens*) (Makatsch, 1955). Макворт-Праед и Грант предполагают, что другая тимелия — суданская дроздовая

тимелия (*Turdoides plebejus*) — является хозяином этой кукушки (Machworth-Praed, Grant; цит. по W. Makatsch, 1955). Возможными видами-воспитателями кукушки также являются *Trochocercus nitens* и *Stiphornis erythrothorax* (Рауне, 1997).

Особенности биологии. Сведения отсутствуют. Яйца коричневатые.

***Cercossyx montanus* Шарп. — Горная длиннохвостая кукушка.**

Распространение. Оседлый, эндемичный, редкий африканский вид. Населяет влажные лесные участки саванны восточной части центральной и Южной Африки.

Виды-воспитатели. Виды-воспитатели изучены недостаточно хорошо. В. Макач приводит два вида — буробокый акалат (*Sheppardia cyornithopsis*) и черноголовый пестробрюхий рогоклюв (*Smithornis capensis*) (Makatsch, 1955). В Танзании яйца кукушки обнаружены в двух гнездах акалата *Sheppardia sharpei*. Вероятным видом-воспитателем кукушки на юге Мозамбика является синекрылый акалат (*S. gunningi*) (Irwin, 1988).

Особенности биологии. Яйцо из яйцевода самки кукушки имело размер 21×15 мм. Яйцо, найденное в гнезде *Smithornis*, было слабоблестящим и имело венчик из коричневатых пятнышек (23,2×17,0 мм) (Irwin, 1988).

***Cercossyx olivinus* Stissi — Оливковая длиннохвостая кукушка.**

Распространение. Оседлый, эндемичный африканский вид. Населяет влажную лесистую саванну, вторичные и галерейные леса прилегающей к экватору части Африки (за исключением восточного побережья континента). Встречается в Гвинее, Гане, на сев. Нигерии и Камеруна, на сев. Конго и Заира, на зап. Уганды, в Заире, Анголе и С.-З. Замбии.

Виды-воспитатели. Д. Баннерманн наблюдал кормление слетка кукушки суданской дроздовой тимелией (*Turdoides plebejus*) (Bannermann, 1953; цит. по W. Makatsch, 1955). Возможными видами-воспитателями кукушки в Нигерии являются коротколапая дроздовая горихвостка (*Neocossyphus fraseri*) (Elgood, 1982; цит. по Irwin, 1988), серощекая мышьяная тимелия (*Trichastoma rufipennis*) и дроздовая горихвостка (*Neocossyphus finschii*) (Рауне, 1997).

Особенности биологии. Яйцо ярко-голубое с коричневыми и фиолетовыми пятнышками (Рауне, 1997). Яйцо из яйцевода самки было белым (возможно, еще без пигмента), размеры — 23,0×16,4 мм (Irwin, 1988).

2.2.1.5. Род *Cacomantis* Müller — Щетинистая кукушка.

***Cacomantis sonneratii* (Lath.) — Щетинистая кукушка Зоннерата.**

Распространение. Индия, Шри-Ланка, Бангладеш, Бирма, Вьетнам, Кампучия, Малайзия, о. Палаван (Филиппины), Индонезия (острова: Суматра, Ява, Калимантан). Населяет светлые леса, леса побережий, вторичные и окультуренные ландшафты.

Виды-воспитатели. Список известных воспитателей включает не менее 28 видов. Е. Беккер приводит следующие виды-хозяев щетинистой кукушки Зоннерата: *Aegithina tiphia*, *Alcippe nipalensis*, *Bradypterus luteiventris*, *Cettia fortipes*, *Chrysomma sinense*, *Malacocincia sepiaria*, *Muscicapa sundara*, *Orthotomus sutorius*, *Pellorneum ignotum*, *Pellorneum ruficeps*, *Pomatorhinus olivaceus*, *Pycnonotus cafer*, *Rhipidura aureola*, *Saxicola*

caprata, *Spelaornis longicaudatus*, *Stachyris nigriceps*, *Stachyris rufifrons*, *Tesia cyaniventer*, *Timalia pileata*, *Turdinus roberti*, *Xiphirhynchus superciliaris* (Baker, 1942; цит. по W. Makatsch, 1955). По данным Ф. Гроеббельса, находки яиц и птенцов кукушки отмечены еще у *Alcippe phayrei* и *Malacocincia* (Groebbels, 1937; цит. по W. Makatsch, 1955). Салим Али указывает еще *Aegithina tiphia*, *Dumetia hypererythra* и *Pycnonotus jocosus* как хозяев кукушки (Salim, 1953; цит. по W. Makatsch, 1955). Видом-воспитателем кукушки также является *Pericrocotus flammeus* (Шри-Ланка) (Payne, 1997).

Список видов, в гнездах которых обнаруживали яйца или птенцов щетинистой кукушки Зоннерата:

<i>Aegithina tiphia</i>	<i>Alcippe nipalensis</i>	<i>Alcippe phayrei</i>
<i>Bradypterus luteoventris</i>	<i>Cettia fortipes</i>	<i>Chrysomma sinense</i>
<i>Dumetia hypererythra</i>	<i>Malacocincia sepiaria</i>	<i>Muscicapa sundara</i>
<i>Orthotomus sutorius</i>	<i>Pellorneum ignotum</i>	<i>Pellorneum ruficeps</i>
<i>Pericrocotus flammeus</i>	<i>Phylloscopus trivirgatus</i>	<i>Pomatorhinus olivaceus</i>
<i>Prinia familiaris</i>	<i>Pycnonotus cafer</i>	<i>Pycnonotus jocosus</i>
<i>Rhipidura aureola</i>	<i>Rhipidura phoenicura</i>	<i>Saxicola caprata</i>
<i>Spelaornis longicaudata</i>	<i>Stachyris nigriceps</i>	<i>Stachyris rufifrons</i>
<i>Tesia cyaniventer</i>	<i>Timalia pileata</i>	<i>Turdinus roberti</i>
<i>Xiphirhynchus superciliaris</i>		

Особенности биологии. Яйца сходны по окраске с яйцами *Aegithina* — светлый фон с красно-коричневыми крапинками. Размеры — 18×14 мм (Payne, 1997). По сведениям Е. Бекера, средние размеры 64 яиц кукушки составили 20,5×15,8 мм (Baker, 1942; цит. по W. Makatsch, 1955). Кукушонок выбрасывает яйца и птенцов хозяина в первые дни жизни.

***Cacomantis merulinus* (Scopoli) — Серогрудая щетинистая кукушка.**

Распространение. Индия, Шри-Ланка, Бангладеш, Бирма, Вьетнам, Кампучия, юг Китая, включая о. Хайнань, Малайзия, Филиппины, Индонезия (острова Суматра, Ява, Калимантан, Сулавеси). Населяет леса предгорий и побережий, вторичные леса, в окультуренных ландшафтах — плантации и сады.

Виды-воспитатели. В качестве воспитателей серогрудой щетинистой кукушки зарегистрированы мелкие виды воробьинообразных, устраивающие закрытые гнезда. Среди них: *Prinia socialis*, *Orthotomus sutorius*, *Cisticola juncidis* (Индия), *Prinia flaviventris*, *Orthotomus sepium*, *Cisticola juncidis* (о. Ява) (Payne, 1997). Общий список видов-воспитателей включает не менее 26 видов (Groebbels, 1937; Baker, 1942; Salim, 1953; цит. по W. Makatsch, 1955; Payne, 1997).

Список видов, в гнездах которых обнаруживали яйца или птенцов серогрудой щетинистой кукушки:

<i>Abroscopus albogularis</i>	<i>Cisticola juncidis</i>	<i>Copsychus saularis</i>
<i>Hypothymis azurea</i>	<i>Lanius schach</i>	<i>Macronus gularis</i>
<i>Macronus rufescens</i>	<i>Orthotomus atrogularis</i>	<i>Orthotomus sepium</i>
<i>Orthotomus sutorius</i>	<i>Pericrocotus gracilis</i>	<i>Pericrocotus peregrinus</i>
<i>Phylloscopus occipitalis</i>	<i>Prinia atrogularis</i>	<i>Prinia flaviventris</i>
<i>Prinia flaviventris</i>	<i>Prinia gracilis</i>	<i>Prinia inornata</i>
<i>Prinia rufifrons</i>	<i>Prinia socialis</i>	<i>Pycnonotus haemorrhous</i>
<i>Pythoris sinensis</i>	<i>Rhopocichia atriceps</i>	<i>Turdinus roberti</i>
<i>Zosterops flaviventris</i>	<i>Zosterops palpebrosa</i>	

Особенности биологии. Фон яиц светло-зеленый, крапинки бледно-зеленые. Размеры 18×12 мм (Payne, 1997). По сведениям Е. Бекера, средние размеры 65 яиц кукушки из Индии и Непала составили 19,3×13,3 мм, из Бирмы — 19,0×13,7 мм (n=180), по А. Хугерверфу средние размеры яиц серогрудой щетинистой кукушки с острова Ява оказались несколько меньше — 17,5×12,4 мм (Baker, 1942; Hoogerwerf, 1949; цит. по W. Makatsch, 1955). Кукушонок выбрасывает яйца и птенцов хозяина в первые дни жизни.

***Cacomantis variolosus* (Vigors et Horsfield) — Щетинистая кукушка.**

Распространение. Малайзия, Филиппины, Индонезия, Новая Гвинея, с.-в. Австралии. Населяет влажные первичные и вторичные леса.

Виды-воспитатели. Яйца и птенцов щетинистой кукушки находили в гнездах 80-ти видов. В основном это открытогнездящиеся виды сем. *Dicruridae* (особенно *Rhipidura*), *Petroicidae*, а также закрытогнездящиеся — *Malurus*, *Gerygone* и *Ramsayornis* (Higgins, 1999). Видами-воспитателями кукушки являются *Muscicapa vulcani*, *Muscicapa indigo*, *Muscicapa banyumas*, *Rhipidura phoenicura*, *Rhipidura javanica*, *Culicicapa ceylonensis*, *Enicurus velatus*, *Saxicola caprata*, *Lanius schach*, *Megalurus palustris*, *Dendrobiastes hypererythrus*, *Hermodimia corrina*, *Leptocoma jugularis*. *Glyciphila modesta*, *Rhipidura albica* (Bartels, Bouma, Hoogerwerf, Cayley; цит. по W. Makatsch, 1955). Кроме того, воспитателями птенцов щетинистой кукушки являются *Enicurus ruficapillus* на о. Борнео, *Nectarinia jugularis* на о. Сулавеси, *Orthotomus* на о. Суматра, *Lanius schach*, *Culicicapa*, *Cyornis*, *Ficedula hyperythra*, *Rhipidura*, *Saxicola caprata* на о. Ява, последний вид также на о. Флорес, *Zosterops buruensis* на о. Буру, *Malurus alboscapulatus*, *Lichenostomus flavescens*, *Microeca flavigaster* в Новой Гвинее, *Rhipidura*, *Myiagra*, *Ramsayornis*, *Melithreptus*, *Malurus coronatus*, *Petroica* в Австралии, *Monarcha castaneiventris* на Соломоновых островах, некоторые виды рода *Cyornis* (Payne, 1997), *Orthotomus cucullatus* (о. Сулавеси) (Beisenhertz, 1998). На сев. Австралии основными видами-воспитателями кукушки являются *Ramsayornis modestus* и *Ramsayornis fasciatus*, на ю.-в. Австралии — *Rhipidura fuliginosa*, *Petroica multicolor* и *Myiagra rubecula* (Brooker, Brooker, 1989; цит по P.J. Higgins, 1999). По материалам австралийской базы данных (литература, музейные и частные коллекции), на два вида *Ramsayornis* приходится 25,7 % всех случаев паразитизма (*Ramsayornis fasciatus* — 15,4 % и *Ramsayornis modestus* — 10,3 %). На втором месте — 4 вида рода *Rhipidura* (20,5 %), среди которых у *Rhipidura fuliginosa* — 12,5 % находок. Затем следуют пять видов *Myiagra* (16,2 %) и пять видов рода *Petroica* (10,5 %). Суммарно на семь доминирующих видов этих родов приходится 61,8 % всех зарегистрированных случаев паразитизма (Brooker, Brooker, 1999).

Из 376 находок яиц и птенцов щетинистой кукушки 133 (35,4 %) отмечены в гнездах медососовых (*Meliphagidae*). Среди последних — 103 находки (27,4 %) у видов рода *Ramsayornis*. 83 случая (22,1 %) зарегистрированы у видов рода *Rhipidura*, 55 находок (14,6 %) — у видов *Myiagra*, 42 (11,2 %) — у *Petroica*, 27 (7,2 %) — у видов рода *Malurus* (Brooker, Brooker, 1989; цит по P. J. Higgins, 1999).

Список видов, в гнездах которых обнаруживали яйца или птенцов щетиистой кукушки:

<i>Acanthiza chrysorrhoa</i>	<i>Acanthiza katherina</i>	<i>Acanthiza pusilla</i>
<i>Amytornis dorotheae</i>	<i>Amytornis woodwardi</i>	<i>Artamus cyanopterus</i>
<i>Chthonicola sagittata</i>	<i>Conopophila albogularis</i>	<i>Conopophila rufogularis</i>
<i>Culicicapa ceylonensis</i>	<i>Cyornis sp.</i>	<i>Daphoenositta chrysoptera</i>
<i>Dendrobiastes hypererythrus</i>	<i>Enicurus ruficapillus</i>	<i>Enicurus velatus</i>
<i>Eopsaltria australis</i>	<i>Epthianura albifrons</i>	<i>Falcunculus frontatus</i>
<i>Ficedula hyperythra</i>	<i>Gerygone fusca</i>	<i>Gerygone magnirostris</i>
<i>Gerygone olivacea</i>	<i>Glyciphila modesta</i>	<i>Hermotimia corrina</i>
<i>Lalage sueurii</i>	<i>Lanius schach</i>	<i>Leptocoma jugularis</i>
<i>Lichenostomus chrysops</i>	<i>Lichenostomus flavescens</i>	<i>Lichenostomus flavus</i>
<i>Lichenostomus virescens</i>	<i>Lichmera indistincta</i>	<i>Malurus alboscapulatus</i>
<i>Malurus coronatus</i>	<i>Malurus cyaneus</i>	<i>Malurus lamberti</i>
<i>Malurus melanocephalus</i>	<i>Megalurus palustris</i>	<i>Meliphaga notata</i>
<i>Melithreptus albogularis</i>	<i>Microeca fascinans</i>	<i>Microeca flavigaster</i>
<i>Monarcha castaneiventris</i>	<i>Monarcha melanopsis</i>	<i>Monarcha trivirgata</i>
<i>Muscicapa banyumas</i>	<i>Muscicapa indigo</i>	<i>Muscicapa vulcani</i>
<i>Myiagra alecto</i>	<i>Myiagra cyanoleuca</i>	<i>Myiagra inquieta</i>
<i>Myiagra rubecula</i>	<i>Myiagra ruficollis</i>	<i>Nectarinia jugularis</i>
<i>Orthotomus cucullatus</i>	<i>Pachycephala pectoralis</i>	<i>Petroica goodenovii</i>
<i>Petroica multicolor</i>	<i>Petroica phoenicea</i>	<i>Petroica rodinogaster</i>
<i>Petroica rosea</i>	<i>Philemon citreogularis</i>	<i>Philemon corniculatus</i>
<i>Plectorhyncha lanceolata</i>	<i>Ramsayornis fasciatus</i>	<i>Ramsayornis modestus</i>
<i>Rhipidura albicapa</i>	<i>Rhipidura fuliginosa</i>	<i>Rhipidura javanica</i>
<i>Rhipidura leucophrys</i>	<i>Rhipidura phoenicura</i>	<i>Rhipidura rufifrons</i>
<i>Rhipidura rufiventris</i>	<i>Saxicola caprata</i>	<i>Sericornis frontalis</i>
<i>Sericornis magnirostris</i>	<i>Stipiturus malachurus</i>	<i>Tregellasia capito</i>
<i>Zosterops buruensis</i>	<i>Zosterops lateralis</i>	

Особенности биологии. В гнездо вида-воспитателя самка откладывает одно яйцо, забирая или не забирая яйцо хозяина. Среди 299-ти случаев находок гнезд с яйцом кукушки в 97,3 % случаев обнаружено одно яйцо, в 2,3 % — два и в 1 случае (0,3 %) — три яйца кукушки, отложенные разными самками (Brooker, Brooker, 1989; цит по Р. J. Higgins, 1999). Скорлупа яиц матовая или слегка блестящая, окраска варьирует. По данным А. Хугеверфа, чаще всего встречаются три основных типа (Hoogerwerf, 1949; цит. по W. Makatsch, 1955). Первый сходен с окраской яиц *Rhipidura phoenicura* — бледно оливковый фон с коричневатыми и фиолетовыми крапинками, образующими венчик. Яйца этого типа отмечены в гнездах *Rhipidura phoenicura* и *Megalurus palustris*. Второй тип сходен с яйцами *Lanius schach* — серый фон с зеленовато-фиолетовыми крапинками, образующими венчик. Отмечен у *Lanius schach* и *Megalurus palustris*. Третий — приблизительно сходный с яйцами *Muscicapa indigo* или *Megalurus palustris*. Эти яйца обладают бело-розовым фоном с рыжими крапинками. Обнаружены в гнездах *Muscicapa banyumas*, *Rhipidura javanica*, *Rhipidura phoenicura*, *Muscicapa indigo*, *Lanius schach* и *Megalurus palustris*.

Средние размеры яиц: с острова Ява — 19,48×14,66 мм (n=61); Новой Гвинеи — 21,0×13,8 мм (n=3); архипелага Бисмарка — 19,2×13,7 мм (n=10); Австралии — 18,2×14,5 мм (n=12) (Schonvetter; цит. по W. Ма-

katsch, 1955). По другим данным из Австралии, средние размеры 55-ти яиц составили 18,0×13,7 мм, пределы — 16,0—21,6×11,4—16,0 мм; 10 яиц из Сев. Австралии — 18,2×14,6 мм (Brooker, Brooker, 1989; Campbell; цит. по Р. J. Higgins, 1999). Масса яйца составляет 1,8 г, или 4,9 % от массы тела самки.

Инкубация яиц кукушки продолжается 12—13 дней. Птенец вылупляется голым, кожа темная. Выбрасывает яйца и птенцов хозяина в первые часы жизни. В 7—8 дней — трубочки по всему телу, на 9—10-й день появляются кисточки. Полностью оперяется и вылетает из гнезда в возрасте 17—19 дней, после чего приемные родители кормят слетка около месяца (Raupе, 1997). Среди 10-ти яиц под наблюдением из семи вылупились кукушата, благополучно вылетели из гнезд шесть (Higgins, 1999).

***Cacomantis heinrichi* Streseman — Молуккская щетинистая кукушка.**

Распространение. Редкий, эндемичный вид. Населяет горные участки леса на высоте 1000—1500 м северной части Молуккских островов.

Виды-воспитатели. Список воспитателей не установлен (Makatsch, 1955; Raupе, 1997).

Особенности биологии. Сведений нет.

***Cacomantis castaneiventris* (Gould) — Рыжебрюхая щетинистая кукушка.**

Распространение. Редкий, эндемичный вид. Населяет горные участки леса на высоте 1200—2100 м, влажные первичные леса Новой Гвинеи, некоторых районов Индонезии и С.-В. Австралии.

Виды-воспитатели. Список воспитателей не установлен (Makatsch, 1955; Raupе, 1997). Однако Уайт указывает *Sericornis magnirostris* и *Neochmia phaeton* в качестве видов — вероятных хозяев рыжебрюхой щетинистой кукушки (White, 1915; цит. по Р. J. Higgins, 1999).

Возможными воспитателями также являются другие виды кустовок (*Sericornis*) и изящный расписной малюр (*Malurus amabilis*) (Higgins, 1999).

Особенности биологии. Сведений нет. Неркорн описывает одно яйцо из коллекции: белое с красновато-коричневыми крапинками, размер — 18,0×14,5 мм (Nehrkorn; цит. по W. Makatsch, 1955). Другое известное яйцо — белое с коричневатыми пятнышками, размер — 20,8×14,7 мм (Campbell; цит. по Р. J. Higgins, 1999).

***Cacomantis pyrrhophanus* (Vieillot) (*flabelliformis* Lath.) — Веерохвостая щетинистая кукушка.**

Распространение. Населяет первичные, а также светлые леса гор и предгорий, поднимаясь до высоты 1500—3000 м. Встречается на юге и востоке Австралии, в Тасмании, Новой Гвинее, на островах Фиджи, Новых Гебридах и Соломоновых островах.

Виды-воспитатели. Список видов-хозяев включает около 90 видов. Среди них *Acanthiza diemensis*, *Acanthiza pusilla*, *Drymochaera badiceps*, *Pyrrholaetus brunneus*, *Petroica multicolor*, *Gerygone flavolateralis* (Новая Каледония), а также отдельные виды родов *Artamus*, *Chthonicola*, *Lalage*, *Malurus*, *Meliphaga*, *Myiagra*, *Pachycephala*, *Petroeca*, *Rhipidura*, *Sericornis*

(Cayley, Serventy, Whittell, Mayr, Layard; цит. по W. Makatsch, 1955). Воспитателями кукушки также являются *Vitia ruficapilla* на о-вах Фиджи и *Sericornis nouhuysi* в Новой Гвинее (Рауне, 1997). Среди 503 зафиксированных случаев находок яиц или птенцов веерохвостой щетинистой кукушки в Австралии 230 (45,7 %) отмечены в гнездах кустовок (*Sericornis*), 156 (31,0 %) — у шипоклювок *Acanthiza*, 34 (6,8 %) — у малюров *Malurus*, 37 (7,4 %) — в гнездах *Origma solitaria*, 26 (5,2 %) — у *Chthonicola sagittata*, 20 (4,0 %) — в гнездах различных видов *Hylacola* (Brooker, Brooker, 1989; цит по P. J. Higgins, 1999). Среди других 44-х находок большая часть отмечена в гнездах двух видов: *Acanthiza pusilla* (21 случай или 47,7 %) и 11 (25 %) в гнездах белобровой кустовки (*Sericornis frontalis*) (Higgins, 1999).

Более полные материалы (n=649) из австралийской базы данных (литература, музейные и частные коллекции) расстановку видов не меняют, хотя суммарно доля находок у кустовок и шипоклювок снизилась (56,4 %) (Brooker, Brooker, 1999). Как воспитатели птенцов щетинистой кукушки в Австралии также отмечены *Sericornis magnirostris*, *Sericornis citreogularis*, *Neochmia temporalis* и *Stagonopleura bella* и другие виды (Hindwood 1930; Dove 1916; Favaloro 1933; все цит. по P. J. Higgins, 1999).

Список видов, в гнездах которых обнаруживали яйца или птенцов веерохвостой щетинистой кукушки:

<i>Acanthiza apicalis</i>	<i>Acanthiza chrysorrhoa</i>	<i>Acanthiza diemensis</i>
<i>Acanthiza ewingii</i>	<i>Acanthiza lineata</i>	<i>Acanthiza nana</i>
<i>Acanthiza pusilla</i>	<i>Acanthiza reguloides</i>	<i>Acanthiza uropygialis</i>
<i>Acanthornis magnus</i>	<i>Acrocephalus stentoreus</i>	<i>Amytornis striatus</i>
<i>Artamus cinereus</i>	<i>Artamus cyanopterus</i>	<i>Calamanthus fuliginosus</i>
<i>Carduelis carduelis</i>	<i>Chthonicola sagittata</i>	<i>Daphoenositta chrysoptera</i>
<i>Dasyornis brachypterus</i>	<i>Dasyornis broadbenti</i>	<i>Dicaeum hirundinaceum</i>
<i>Drymochaera badiceps</i>	<i>Eopsaltria australis</i>	<i>Epthianura albifrons</i>
<i>Falcunculus frontatus</i>	<i>Gerygone flavolateralis</i>	<i>Gerygone fusca</i>
<i>Gerygone levigaster</i>	<i>Gerygone mouki</i>	<i>Gerygone olivacea</i>
<i>Hylacola cautus</i>	<i>Hylacola pyrrohopygia</i>	<i>Lalage sueurii</i>
<i>Lichenostomus chrysops</i>	<i>Lichenostomus cratitius</i>	<i>Lichenostomus fasciogularis</i>
<i>Lichenostomus flavicollis</i>	<i>Lichenostomus leucotis</i>	<i>Lichenostomus melanops</i>
<i>Lichenostomus ornatus</i>	<i>Lichenostomus penicillatus</i>	<i>Malurus cyaneus</i>
<i>Malurus elegans</i>	<i>Malurus lamberti</i>	<i>Malurus melanocephalus</i>
<i>Malurus pulcherrimus</i>	<i>Malurus splendens</i>	<i>Manorina melanophrys</i>
<i>Megalurus gramineus</i>	<i>Melanodryas cucullata</i>	<i>Melanodryas vittata</i>
<i>Meliphaga lewinii</i>	<i>Melithreptus affinis</i>	<i>Melithreptus brevirostris</i>
<i>Melithreptus lunatus</i>	<i>Monarcha trivirgatus</i>	<i>Myiagra inquieta</i>
<i>Myiagra rubecula</i>	<i>Neochmia temporalis</i>	<i>Origma solitaria</i>
<i>Pachycephala pectoralis</i>	<i>Pachycephala rufiventris</i>	<i>Passer domesticus</i>
<i>Petroica goodenovii</i>	<i>Petroica multicolor</i>	<i>Petroica phoenicea</i>
<i>Petroica rodinogaster</i>	<i>Petroica rosea</i>	<i>Phylidonyris novaehollandiae</i>
<i>Phylidonyris pyrroptera</i>	<i>Plectorhyncha lanceolata</i>	<i>Pycnoptilus floccosus</i>
<i>Pyrholaemus brunneus</i>	<i>Ramsayornis fasciatus</i>	<i>Rhipidura fuliginosa</i>
<i>Rhipidura leucophrys</i>	<i>Rhipidura rufifrons</i>	<i>Sericornis citreogularis</i>
<i>Sericornis frontalis</i>	<i>Sericornis humilis</i>	<i>Sericornis magnirostris</i>
<i>Sericornis nouhuysi</i>	<i>Stagonopleura bella</i>	<i>Stipiturus malachurus</i>
<i>Tregellasia capito</i>	<i>Vitia ruficapilla</i>	<i>Zosterops lateralis</i>

Особенности биологии. В гнездо вида-воспитателя самка откладывает одно яйцо. Среди 574-х находок гнезд с яйцом кукушки в 97,9% случаев обнаружено одно, в 2,1% — два яйца кукушки. В последнем случае яйца отложены разными самками (Brooker, Brooker, 1989; цит. по Р. J. Higgins, 1999). Яйца беловато-желтоватые с коричневыми и рыжими крапинками, образующими венчик. Размеры двух яиц — 19,5×13,0 мм, 22,0×15,0 мм (Makatsch, 1955). По данным из Австралии, средние размеры яиц кукушки составили 21,3×15,6 мм, пределы — 19,6—22,9×14,2—17,5 мм (n=12), другая выборка — 21,4×15,2 мм, 19,8—24,6×14,5—16,8 мм (n=61) (Littler 1910; Campbell; Brooker, Brooker, 1989; все цит. по Р. J. Higgins, 1999). Масса яйца составляет 2,6 г, или 5,6 % от массы тела самки.

Инкубация яиц кукушки продолжается около 13 дней. Птенец вылупляется голым, кожа желтая, темнеет через пять дней. Выбрасывает яйца и птенцов хозяина в первые два дня жизни. Глаза открываются к пятому дню, к седьмому — птенец полностью покрыт раскрывающимися трубочками, а к 14—15 дню выглядит полностью оперенным. (Payne, 1997; Higgins, 1999).

2.2.1.6. Род *Rhamphomantis Salvadori* — Длинноклювая кукушка.

Rhamphomantis megarhynchus (Gray) — Длинноклювая кукушка.

Распространение. Оседлый, эндемичный вид высоких открытых лесов о. Новая Гвинея и некоторых прилежащих островов (Ару).

Виды-воспитатели. Список воспитателей не установлен (Makatsch, 1955; Payne, 1997).

Особенности биологии. Сведений нет. Самка с яйцом в яйцевом добыта в сентябре (Payne, 1997).

2.2.1.7. Род *Chrysococcyx Boie* — Бронзовая кукушка.

Объем рода и порядок видов приводится по сводке «Птицы мира» (Payne, 1997).

Chrysococcyx osculans (Gould) — Черноухая бронзовая кукушка.

Распространение. Эндемик Австралии. Населяет открытые кустарниковые заросли и леса аридной и полуаридной зоны.

Виды-воспитатели. Яйца или птенцы кукушки зарегистрированы в гнездах 24-х видов. Основными хозяевами черноухой бронзовой кукушки являются ктоникола (*Chthonicola sagittata*) и рыжегрудка (*Pyrrholaemus brunneus*). Воспитателями птенцов кукушки также являются *Malurus cyaneus*, *Malurus leucopterus*, *Acanthiza chrysorrhoa*, *Pomatostomus superciliosus*. Одна находка отмечена в открытом гнезде *Petroica goodenovii* (Sedgewick, 1949; Chisholm, 1973; Serventy, Whittell; Ford, Stone, 1957; все цит. по Р. J. Higgins, 1999). Из 163 зарегистрированных случаев паразитизма 80 (49,1 %) отмечены в гнездах ктоникол, 41 (25,2 %) находка яиц или птенцов черноухой бронзовой кукушки — в гнездах рыжегрудок (Brooker, Brooker, 1989; цит. по Р. J. Higgins, 1999). Кроме того, яйца или птенцы кукушки найдены в гнездах *Sericornis citreogularis*, *Sericornis frontalis*, *Hylacola cauta*, *Calamanthus fuliginosus*, *Calamanthus campestris*, *Aphelocephala leucopsis* (Higgins, 1999).

Список видов, в гнездах которых обнаруживали яйца или птенцов черноухой бронзовой кукушки:

<i>Acanthiza apicalis</i>	<i>Acanthiza chrysorrhoa</i>	<i>Acanthiza iredalei</i>
<i>Acanthiza reguloides</i>	<i>Acanthiza uropygialis</i>	<i>Amytornis striatus</i>
<i>Aphelocephala leucopsis</i>	<i>Artamus leucorhynchus</i>	<i>Calamanthus campestris</i>
<i>Calamanthus fuliginosus</i>	<i>Chthonicola sagittata</i>	<i>Cincloramphus mathewsi</i>
<i>Eopsaltria australis</i>	<i>Hylacola cauta</i>	<i>Hylacola pyrrhopygius</i>
<i>Malurus cyaneus</i>	<i>Malurus lamberti</i>	<i>Malurus leucopterus</i>
<i>Melithreptus brevirostris</i>	<i>Petroica goodenovii</i>	<i>Pomatostomus superciliosus</i>
<i>Pyrrholaemus brunneus</i>	<i>Sericornis citreogularis</i>	<i>Sericornis frontalis</i>

Особенности биологии. В гнездо вида-воспитателя самка кукушки подкладывает одно яйцо, как правило, в незавершенную кладку, забирая яйцо хозяйина. В двух известных случаях яйцо было подложено вторым в кладке, в двух других — третьим (Gilbert, Keane 1913, Chisholm, 1973; цит. по Р. J. Higgins, 1999). Яйца темно-коричневые или красновато-коричневые, сходные по окраске с яйцами ктониколы (*Chthonicola sagittata*) и рыжегрудок (*Pyrrholaemus*). Средние размеры яиц — 21,1×15,3 мм (n=6), пределы — 19,6—22,4×14,5—17,5 мм (Сев. Австралия, Campbell; цит. по Р. J. Higgins, 1999). Масса яйца — 2,6 г, или 8,8 % от массы самки (Brooker, Brooker, 1989; цит. по Р. J. Higgins, 1999). Птенец вылупляется голым, кожа темная. Выбрасывает яйца и птенцов хозяина в первые дни жизни. К седьмому дню птенец полностью покрыт раскрывающимися трубочками, а к 12—14-му дню выглядит полностью оперенным (Payne, 1997; Higgins, 1999).

***Chrysococcyx basalis* (Horsfield) — Краснохвостая бронзовая кукушка.**

Распространение. Гнездится в Австралии и Тасмании. В негнездовой сезон отмечена на островах Индонезии (Ява, Тимор) и Новой Гвинеи. Населяет открытые леса и кустарниковые заросли аридной и полуаридной зоны.

Виды-воспитатели. По обобщенным данным, в гнездах более ста видов обнаруживали яйца или птенцов краснохвостой бронзовой кукушки (Cayley, 1950; Serventy, Whittell, 1951; цит. по W. Makatsch, 1955; Makatsch, 1971; Brooker, Brooker, 1986, 1999). Основными воспитателями птенцов бронзовой кукушки являются шипоклювки (*Acanthiza*), расписные малюры (*Malurus*), петроики (*Petroica*) и чекановые трясогузки (*Ephthianura*). Список наиболее частых воспитателей включает 28 видов воробьинообразных с шарообразными и открытыми гнездами (Payne, 1997). Генетическим методом ДНК-дактилоскопии показан низкий уровень разнообразия минисателлитных ДНК рас кукушек, паразитирующих на шипоклювках (*Acanthiza*) и расписных малюрах (*Malurus*). Это свидетельствует, по мнению авторов, об относительно недавней специализации кукушки на этих видах, вероятно, в пределах последних десятков тысяч лет, в позднем Плейстоцене (Joseph, Wilke, Alpers, 2002).

Из 79 зарегистрированных случаев паразитизма 43 (54,4 %) отмечены в гнездах расписных малюров (*Malurus*), 19 (24,1 %) находок яиц или птенцов краснохвостой бронзовой кукушки — в гнездах шипоклювок (*Acanthiza*) и 8 случаев (10,1 %) — в открытых гнездах петроик (*Petroica*) (Higgins, 1999). По другим данным, из 1555 случаев паразитизма красно-

хвостой бронзовой кукушки 599 (38,5 %) были зарегистрированы у расписных малюров (*Malurus*), 348 (22,4 %) — у шипоклювок (*Acanthiza*), 135 (8,7 %) случаев — у петроик (*Petroica*), 72 (4,6 %) — у чекановых трясогузок (*Ephthianura*) и 38 регистраций (2,4 %) — у камышевок рода *Aphelocephala* (Brooker, Brooker, 1989; цит. по P.J. Higgins, 1999).

Список видов, в гнездах которых обнаруживали яйца или птенцов краснохвостой бронзовой кукушки:

<i>Acanthiza apicalis</i>	<i>Acanthiza chrysorrhoa</i>	<i>Acanthiza ewingii</i>
<i>Acanthiza inornata</i>	<i>Acanthiza iredalei</i>	<i>Acanthiza lineata</i>
<i>Acanthiza nana</i>	<i>Acanthiza pusilla</i>	<i>Acanthiza reguloides</i>
<i>Acanthiza robustirostris</i>	<i>Acanthiza uropygialis</i>	<i>Acanthorhynchus superciliosus</i>
<i>Acanthorhynchus tenuirostris</i>	<i>Acrocephalus stentoreus</i>	<i>Amytornis striatus</i>
<i>Amytornis textilis</i>	<i>Aphelocephala leucopsis</i>	<i>Aphelocephala nigricincta</i>
<i>Artamus superciliosus</i>	<i>Calamanthus campestris</i>	<i>Calamanthus fuliginosus</i>
<i>Carduelis carduelis</i>	<i>Chloris chloris</i>	<i>Certhionyx niger</i>
<i>Chthonicola sagittata</i>	<i>Cisticola exilis</i>	<i>Dicaeum hirundinaceum</i>
<i>Eopsaltria australis</i>	<i>Ephthianura albifrons</i>	<i>Ephthianura aurifrons</i>
<i>Ephthianura tricolor</i>	<i>Eremiornis carteri</i>	<i>Geopelia cuneata</i>
<i>Gerygone fusca</i>	<i>Gerygone levigaster</i>	<i>Gerygone magnirostris</i>
<i>Gerygone mouki</i>	<i>Gerygone olivacea</i>	<i>Gerygone palpebrosa</i>
<i>Hirundo neoxena</i>	<i>Hylacola cauta</i>	<i>Hylacola pyrrhopygia</i>
<i>Lichenostomus chrysops</i>	<i>Lichenostomus fuscus</i>	<i>Lichenostomus leucotis</i>
<i>Lichenostomus ornatus</i>	<i>Lichmera indistincta</i>	<i>Lichenostomus penicillatus</i>
<i>Malurus amabilis</i>	<i>Malurus coronatus</i>	<i>Malurus cyaneus</i>
<i>Malurus elegans</i>	<i>Malurus lamberti</i>	<i>Malurus leuconotus</i>
<i>Malurus melanopephalus</i>	<i>Malurus pulcherrimus</i>	<i>Malurus splendens</i>
<i>Megalurus gramineus</i>	<i>Melanodryas cucullata</i>	<i>Melithreptus affinis</i>
<i>Melithreptus brevirostris</i>	<i>Microeca fascinans</i>	<i>Myiagra cyanoleuca</i>
<i>Myiagra inquieta</i>	<i>Myiagra rubecula</i>	<i>Myzomela sanguinolenta</i>
<i>Myzomela sanguinolenta</i>	<i>Nectarinia jugularis</i>	<i>Neochmia modesta</i>
<i>Neochmia temporalis</i>	<i>Neochmia temporalis</i>	<i>Neositta (Daphoenositta) chrysoptera</i>
<i>Neositta pileata</i>	<i>Pachycephala rufiventris</i>	<i>Pardalotus punctatus</i>
<i>Passer domesticus</i>	<i>Petroica goodenovii</i>	<i>Petroica multicolor</i>
<i>Petroica phoenicea</i>	<i>Petroica rosea</i>	<i>Phylidonyris albifrons</i>
<i>Phylidonyris melanops</i>	<i>Phylidonyris nigra</i>	<i>Phylidonyris novaehollandiae</i>
<i>Phylidonyris pyrrhoptera</i>	<i>Poephila cincta</i>	<i>Pomatostomus superciliosus</i>
<i>Pyrrholaemus brunneus</i>	<i>Ramsayornis fasciatus</i>	<i>Rhipidura fuliginosa</i>
<i>Rhipidura leucophrys</i>	<i>Rhipidura rufifrons</i>	<i>Sericornis citreogularis</i>
<i>Sericornis frontalis</i>	<i>Sericornis humilis</i>	<i>Sericornis magnirostris</i>
<i>Smicrornis brevirostris</i>	<i>Stagonopleura guttata</i>	<i>Stipiturus malachurus</i>
<i>Stipiturus ruficeps</i>	<i>Taeniopygia bichenovii</i>	<i>Taeniopygia guttata</i>
<i>Zosterops australasiae</i>	<i>Zosterops lateralis</i>	

Частота паразитирования кукушки в гнездах блестящего расписного малюра (*Malurus splendens*) в Зап. Австралии может достигать 20 % гнезд с кладками, что приводит к потере 12,5 % ежегодного приплода хозяина (Brooker, Brooker, 1993).

Особенности биологии. В гнездо вида-воспитателя самка краснохвостой бронзовой кукушки подкладывает одно яйцо, как правило, забирая яйцо хозяина. Среди 1012 гнезд с яйцом кукушки 985 гнезд (97,3 %) содержало одно, 25 (2,5 %) — два и 2 гнезда (0,2 %) — три яйца кукушки разных самок (Brooker, Brooker, 1989; цит. по P.J. Higgins, 1999).

Яйца беловатые (беловато-розовые) с коричневыми пятнами. Средние размеры (n=108) — 17,9×12,1 мм, пределы — 16,0—19,6×11,2—15,2 мм (Brooker, Brooker, 1989; цит. по P. J. Higgins, 1999). Для другой выборки (сев. Австралии, n=8) — 17,8×12,7 мм, пределы — 15,7—18,8×12,3—13,2 мм (Campbell; цит. по P. J. Higgins, 1999). Средняя масса яиц — 1,4 г, или 6,2 % от массы взрослой самки. Инкубационный период составляет 11,5—13,5 дней. Птенец вылупляется голым, кожа светло-серо-фиолетовая, с возрастом темнеет. Клюв и клювные валики бело-желтые. Кукушонок выбрасывает яйца и птенцов хозяина в первые 24—30 часов жизни. Щелки глаз открываются на 4-й день, кисточки рулевых появляются на 6-й день. Полностью оперяется и вылетает из гнезда в возрасте 15—19 дней, в среднем — 16,7. После вылета из гнезда приемные родители кормят слетка еще 4 недели (Payne, 1997).

Из 95-ти яиц краснохвостой бронзовой кукушки в гнездах блестящего расписного малюра (*Malurus splendens*) успешно вылупился 71 птенец (74,7 %) и 41 (43,2 %) кукушонок благополучно вылетел из гнезд. В гнездах *Acanthiza inornata* из 26 яиц кукушки вылупилось 22 (84,6 %) птенца и 17 (65,4 %) вылетели (Brooker, Brooker, 1989; цит. по P. J. Higgins, 1999).

***Chrysococcyx minutilus* (Gould) (*Chalcites malayanus*) —
Малазийская бронзовая кукушка.**

Chrysococcyx russatus по Р. Говарду и А. Муру рассматривается как подвид (Howard, Moore, 1984)

Распространение. Малайзия, Филиппины, прибрежные районы Новой Гвинеи, острова Борнео, Ява, Сулавеси, Суматра, Флорес, с.-ъ., с. и с.-в. прибрежные территории Австралии. Населяет влажные первичные и вторичные леса, заболоченные участки, эвкалиптовые и мангровые леса, виноградники.

Виды-воспитатели. Как вид-хозяин кукушки на о. Ява отмечена золотогрудая геригона (*Gerygone sulphurea*) (Hoogerwerf, 1949; цит. по W. Makatsch, 1955). В Новой Гвинее большешкловая геригона (*Gerygone magnirostris*), в Австралии — 13 видов геригонов (Makatsch, 1955). По материалам австралийской базы данных (литература, музейные и частные коллекции), яйца или птенцы бронзовой кукушки зарегистрированы в гнездах 23-х видов: *Conopophila rufogularis*, *Gerygone levigaster*, *Gerygone magnirostris*, *Gerygone mouki*, *Gerygone olivacea*, *Gerygone palpebrosa*, *Gerygone chloronota*, *Gerygone tenebrosa*, *Heteromyias albispectus*, *Lichenostomus fasciularis*, *Lichenostomus flavus*, *Malurus melanocephalus*, *Meliphaga lewinii*, *Monarcha trivirgatus*, *Nectarinia jugularis*, *Neochmia phaeton*, *Ramsayornis fasciatus*, *Ramsayornis modestus*, *Rhipidura rufiventris*, *Smicrornis brevirostris*, *Taeniopygia bichenovii*, *Taeniopygia guttata*, *Xanthotis macleayana*. На семь видов геригонов приходится 84,2 % всех находок (n=171). Среди них — 56,1 % у большешкловой геригоны (*Gerygone magnirostris*) (Brooker, Brooker, 1999).

Особенности биологии. Яйцо (из ю.-в. Азии) было темно-оливково-зеленым с коричневыми пятнышками, образующими венчик, размеры — 18,0×12,75 мм (Makatsch, 1955), с о. Ява — оливковое (21×14 мм), оливково-коричневое (20,5×15 мм) — из Новой Гвинеи, темно-бронзовое — 19×11 мм из Австралии (Payne, 1997). Яйцо из коллекции Шонветтера — 19,6×13,7 мм (Makatsch, 1955). Птенец вылупляется голым, кожа темная.

***Chrysococcyx lucidus* (Gm.) — Бронзовая кукушка.**

Распространение. Населяет лесные территории Новой Гвинеи, островов Фиджи, Тимора, Флорес, ю.-з. и ю.-в. Австралии, Тасмании, Новой Зеландии.

Виды-воспитатели. Находки яиц и птенцов кукушки зарегистрированы в гнездах более 90 видов. Одним из основных видов-воспитателей бронзовой кукушки является желтопоясничная шипоклювка (*Acanthiza chrysorrhoa*). Из 909 находок яиц и птенцов кукушки в гнездах различных видов 585 (64,4 %) отмечены в гнездах шипоклювок (*Acanthiza*), 86 (9,5 %) случаев — в гнездах геригонов (*Gerygone*), 58 (6,4 %) — у кустовок (*Sericornis*), 52 (5,7 %) — в гнездах расписных малюров (*Malurus*) (Brooker, Brooker, 1989; цит. по Р. J. Higgins, 1999). Другими видами-воспитателями кукушки являются *Acanthiza pusilla*, *Acanthiza inornata*, *Sericornis maculatus*, *Malurus splendens*, *Gerygone flaviventris*, *Gerygone assimilis*, *Gerygone flavolateralis*, *Gerygone igata*, *Gerygone albofrontata*, *Petroica macrocephala* (Serventy, Whittell, 1951; цит. по W. Makatsch, 1955; Wakelin, 1967; Dennison, Robertson, Crouchley, 1984; Brooker, Brooker, 1986; Пауне, 1997). Кроме того, яйца или птенцов кукушки находили в гнездах еще 60-ти видов (Higgins, 1999; Brooker, Brooker, 1999).

Список видов, в гнездах которых обнаруживали яйца или птенцов бронзовой кукушки:

<i>Acanthiza apicalis</i>	<i>Acanthiza chrysorrhoa</i>	<i>Acanthiza ewingii</i>
<i>Acanthiza inornata</i>	<i>Acanthiza lineata</i>	<i>Acanthiza nana</i>
<i>Acanthiza pusilla</i>	<i>Acanthiza reguloides</i>	<i>Acanthiza uropygialis</i>
<i>Acanthorhynchus tenuirostris</i>	<i>Acanthornis magnus</i>	<i>Acrocephalus stentoreus</i>
<i>Artamus cinereus</i>	<i>Artamus personatus</i>	<i>Calamanthus campestris</i>
<i>Carduelis carduelis</i>	<i>Certhionyx niger</i>	<i>Chthonicola sagittata</i>
<i>Cisticola exilis</i>	<i>Climacteris erythroptera</i>	<i>Climacteris picumnus</i>
<i>Climacteris scandens</i>	<i>Colluricincla harmonica</i>	<i>Colluricincla harmonica</i>
<i>Conopophila rufogularis</i>	<i>Daphoenositta chrysoptera</i>	<i>Dicaeum hirundinaceum</i>
<i>Eopsaltria australis</i>	<i>Eopsaltria griseogularis</i>	<i>Epthianura albifrons</i>
<i>Epthianura aurifrons</i>	<i>Epthianura tricolor</i>	<i>Gerygone albofrontata</i>
<i>Gerygone assimilis</i>	<i>Gerygone flaviventris</i>	<i>Gerygone flavolateralis</i>
<i>Gerygone fusca</i>	<i>Gerygone igata</i>	<i>Gerygone levigaster</i>
<i>Gerygone magnirostris</i>	<i>Gerygone mouki</i>	<i>Gerygone olivacea</i>
<i>Gerygone palpebrosa</i>	<i>Heteromyias albispecularis</i>	<i>Hirundo neoxena</i>
<i>Hirundo nigricans</i>	<i>Lalage sueurii</i>	<i>Lichenostomus chrysops</i>
<i>Lichenostomus leucotis</i>	<i>Lichenostomus melanops</i>	<i>Lichenostomus ornatus</i>
<i>Lichenostomus penicillatus</i>	<i>Lichmera indistincta</i>	<i>Malurus cyaneus</i>
<i>Malurus elegans</i>	<i>Malurus lamberti</i>	<i>Malurus leuconotus</i>
<i>Malurus melanocephalus</i>	<i>Malurus splendens</i>	<i>Megalurus gramineus</i>
<i>Melanodryas cucullata</i>	<i>Melanodryas vittata</i>	<i>Melithreptus brevirostris</i>
<i>Microeca fascinans</i>	<i>Monarcha tritirgatus</i>	<i>Myiagra cyanoleuca</i>
<i>Myiagra rubecula</i>	<i>Nectarinia jugularis</i>	<i>Nectarinia phaeton</i>
<i>Neochmia temporalis</i>	<i>Pardalotus punctatus</i>	<i>Pardalotus striatus</i>
<i>Passer domesticus</i>	<i>Petroica goodenovii</i>	<i>Petroica macrocephala</i>
<i>Petroica multicolor</i>	<i>Petroica phoenicea</i>	<i>Petroica rodinogaster</i>
<i>Phylidonyris melanops</i>	<i>Phylidonyris nigra</i>	<i>Phylidonyris novaehollandiae</i>
<i>Poecilodryas superciliosa</i>	<i>Rhipidura fuliginosa</i>	<i>Rhipidura leucophrys</i>
<i>Rhipidura rufifrons</i>	<i>Sericornis citreogularis</i>	<i>Sericornis frontalis</i>
<i>Sericornis maculatus</i>	<i>Sericornis magnirostris</i>	<i>Smicronis brevirostris</i>
<i>Stipiturus malachurus</i>	<i>Taeniopygia guttata</i>	<i>Zosterops lateralis</i>

Особенности биологии. В Новой Зеландии, где одним из основных воспитателей является геригона (*Gerygone igata*), яйца бронзовой кукушки наиболее часто встречали в гнездах поздно размножающихся пар геригон. Период размножения кукушки четко синхронизирован с временем гнездования геригон (Gill, 1982, 1983). В гнездо хозяина бронзовая кукушка откладывает одно яйцо. В 802-х (96,3 %) случаях из 833-х в гнезде обнаружено одно яйцо кукушки, в 3,7 % — два яйца разных самок. Средние размеры (n=84) — 18,4×12,6 мм, пределы — 17,0—20,3×11,7—14,7 мм (Brooker, Brooker, 1989; цит. по Р. J. Higgins, 1999). Средняя масса яиц (для различных подвидов) — 1,6—1,9 г, или 6,8—8,0 % от массы взрослой самки (Gill, 1983). Инкубация 13,5—16 дней. Птенец вылупляется голым, кожа оранжевая с серым. Выбрасывает яйца и птенцов хозяина в первые дни жизни. Полностью оперяется и вылетает из гнезда в возрасте 18—20 дней, после чего приемные родители кормят слетка еще 5 недель (Payne, 1997).

***Chrysocossyx ruficollis* (Salvadori) — Красношейная бронзовая кукушка.**

Распространение. Оседлый, эндемичный вид горных лесов (1800 м) Новой Гвинеи.

Виды-воспитатели. Список воспитателей не установлен (Makatsch, 1955; Payne, 1997).

Особенности биологии. Сведений нет.

***Chrysocossyx meyerii* (Salvadori) — Краснокрылая бронзовая кукушка.**

Распространение. Оседлый, эндемичный вид предгорий (900 м) Новой Гвинеи и Индонезии.

Виды-воспитатели. Список воспитателей не установлен (Makatsch, 1955; Payne, 1997).

Особенности биологии. Сведений нет.

***Chrysocossyx maculatus* (Gm.) — Изумрудная бронзовая кукушка.**

Распространение. Населяет вечнозеленые леса Гималаев и Ю.-В. Тибета (Непал, Бутан), а также Бангладеш, Вост. Индию, Бирму, Таиланд.

Виды-воспитатели. По обобщенным В. Макачем данным, список воспитателей включает *Orthotomus sutorius*, *Cryptolopha castaneiceps*, *Hornornis forticeps*, *Tribura luteoventris*, *Tesia cyaniventer*, *Arachnothera longirostris*, *Aethopyga siparaja*, *Aethopyga gouldiae isolata*, *Cisticola juncidis*, а также некоторые другие виды *Phylloscopus*, *Cisticola*, *Stachyris*, *Arachnothera* (Dewar, 1925, 1929; Baker, 1942, Smythies 1953; все цит. по W. Makatsch, 1955).

Особенности биологии. Яйца светлые (желтовато-беловатые) со светло-коричневыми или красноватыми пятнами, размеры — 17×12 мм (Makatsch, 1955; Payne, 1997).

***Chrysocossyx xanthorhynchus* Horsfield — Фиолетовая бронзовая кукушка.**

Распространение. Населяет вторичные леса, леса побережий, иногда встречается на плантациях и садах с.-в. Индии, Бирмы, Бутана, Бангладеш, на зап. побережье Таиланда, Филиппин, на островах Суматра, Ява, Калимантан.

Виды-воспитатели. По данным В. Макача, список воспитателей включает *Arachnothera longirostris*, *Aethopyga siparaja*, *Cisticola juncidis*, *Orthotomus sutorius*, *Abroscopus albogularis*, *Dicaeum agile*, *Orthotomus sutorius*, *Malacocincla abbotti*, *Alcippe nepalensis*, *Turdinus roberti*, а также некоторые другие виды *Arachnothera*, *Aethopyga*, *Piprisoma* (Dewar, 1925, 1929; Baker, 1942, Smythies 1953, Hoogerwerf, 1949; все цит. по W. Makatsch, 1955).

Особенности биологии. Фон яиц бело-розовый, пятна светло-коричневые или красноватые, средние размеры (n=7) — 17,2×12,5 мм (Baker, 1942; цит. по W. Makatsch, 1955).

***Chrysococcyx flavigularis* Shelley — Желтогорлая бронзовая кукушка.**

Распространение. Эндемичный, вероятно, оседлый вид. Населяет влажную лесистую саванну Сьерра-Леоне (Западная Африка), Кот-д'Ивуар, Ганы, Того, Нигерии, Камеруна, Габона, Заира, ю.-з. Судана и Уганды.

Виды-воспитатели. Не установлены (Makatsch, 1955; Irwin, 1988).

Особенности биологии. Яйца и птенцы не известны.

***Chrysococcyx klaas* (Stephens) — Бронзовая кукушка Клааса.**

Распространение. Эндемичный, мигрирующий внутри континента вид. Населяет светлые леса, леса побережий, влажную саванну. Широко распространен по африканскому континенту повсюду южнее Сахары, за исключением юга Анголы, Ботсваны, Намибии и ю.-з. и сев. ЮАР.

Виды-воспитатели. Список воспитателей включает не менее 64 видов насекомоядных воробьинообразных. Г. Фридманн приводит следующие виды хозяев кукушки Клааса: *Motacilla aguimp*, *Motacilla capensis*, *Pycnonotus tricolor*, *Batis capensis*, *Batis molitor*, *Terpsiphone viridis*, *Terpsiphone perspicillata*, *Terpsiphone nigriceps*, *Apalis thoracica*, *Sylvietta rufescens*, *Camaroptera brevicaudata*, *Cisticola erythrops*, *Cisticola robusta*, *Prinia mistacea*, *Lamprolornis caudatus*, *Zosterops senegalensis*, *Nectarinia erythroceria*, *Qnnyris cupreus*, *Cinnyris venustus*, *Cinnyris afer*, *Cinnyris chalybeus*, *Nectarinia amethystina*, *Nectarinia senegalensis*, *Nectarinia veroxii*, *Anthreptes collaris*, *Passer domesticus*, *Passer melanurus*, *Ploceus reichenowi*, *Ploceus nigriceps*, *Emberiza cabanisi* (Friedmann, 1948; цит. по W. Makatsch, 1955). Вероятными воспитателями птенцов кукушки Клааса являются также *Corythornis cyanostigma* и *Dendropicus fuscescens* (Makatsch, 1955).

В обзоре М. Ирвина (Irwin, 1988) приводятся следующие случаи регистрации гнездового паразитизма кукушки Клааса: *Sylvietta rufescens* (13 случаев, ЮАР, Намибия, Зимбабве), *Sylvietta virens* (1, Нигерия), *Eremomela icteropygialis* (10, ЮАР, Намибия, Зимбабве, Замбия), *Apalis thoracica* (13, ЮАР), *Camaroptera brachyura* (2, Вост. Африка), *Acrocephalus rufescens* (1, Заир), *Acrocephalus baeticatus* (1, Вост. Африка), *Cisticola fulvicapilla* (1, ЮАР), *Cisticola cantans* и *Cisticola erythrops* (по 1 случаю, Вост. Африка), *Cisticola anonyta* (1, Камерун), *Myciopus plumbeus* (1), *Muscicapa adusta* (7, ЮАР, Вост. Африка), *Bradornis pallidus* (3, Замбия), *Batis capensis* (10, ЮАР), *Batis pririt* (5, Намибия), *Batis molitor* (4, ЮАР, Зимбабве), *Platysteira peltata* (1, вост. Африка), *Terpsiphone viridis* (3, Камерун, Вост. Африка), *Anthreptes collaris* (4, ЮАР), *Anthreptes platura*

(Мали), *Nectarina amethystina* (5, ЮАР, Зимбабве), *N. senegalensis* (2, Зимбабве, Замбия), *N. kilimensis* (12, Вост. Африка), *N. pulchella* (2, Гамбия, Мали), *N. famosa* (2, ЮАР), *N. mariquensis* (4, ЮАР, Вост. Африка), *N. afra* (13, ЮАР), *N. talatala* (2, ЮАР), *N. venusta* (9, Вост. Африка, Эфиопия), *N. fusca* (7, Намибия), *N. veroxii* (1, Вост. Африка), *N. verticalis* (2, Вост. Африка), *N. cuprea* (1, Ангола), *Saxicola torquata* (1), *Pycnonotus barbatus* (3, Мали, Кения, Ангола), *Zosterops senegalensis* (1, Гана), *Serinus mozambicus* (1), *Emberiza cabanisi* (3 случая, Зимбабве, Мозамбик, Вост. Африка) (Hanmer, 1982; Irwin, 1988). Видами-воспитателями кукушки также являются *Anaplectes rubriceps* (Masterson, Buhera, 1953), *Prinia subflava* (Makatsch, 1971), *Dryoscopus cubla*, *Prinia subflava*, *Anomalospiza imberbis* (Irwin, 1988).

По сведениям М. Ирвина, частота гнездового паразитизма составляет 7 % в гнездах скромного батиса (*Batis pririt*) и 8 % — у дымчатой нектарницы (*Nectarinia fusca*) (Irwin, 1988).

Список видов, в гнездах которых обнаруживали яйца или птенцов бронзовой кукушки Клааса

<i>Acrocephalus baeticatus</i>	<i>Acrocephalus rufescens</i>	<i>Anaplectes rubriceps</i>
<i>Anomalospiza imberbis</i>	<i>Anthreptes collaris</i>	<i>Anthreptes platura</i>
<i>Apalis thoracica</i>	<i>Batis capensis</i>	<i>Batis molitor</i>
<i>Batis pririt</i>	<i>Bradornis pallidus</i>	<i>Camaroptera brachyura</i>
<i>Camaroptera brevicaudata</i>	<i>Cinnyris afer</i>	<i>Cinnyris cupreus</i>
<i>Cinnyris chalybeus</i>	<i>Cinnyris venustus</i>	<i>Cisticola anonyma</i>
<i>Cisticola cantans</i>	<i>Cisticola erythrops</i>	<i>Cisticola fulvicapilla</i>
<i>Cisticola robusta</i>	<i>Dryoscopus cubla</i>	<i>Emberiza cabanisi</i>
<i>Eremomela icteropygialis</i>	<i>Lamprotornis caudatus</i>	<i>Motacilla aguimp</i>
<i>Motacilla capensis</i>	<i>Muscicapa adusta</i>	<i>Myioparus plumbeus</i>
<i>Nectarinia afra</i>	<i>Nectarinia amethystina</i>	<i>Nectarinia cuprea</i>
<i>Nectarinia erythroceria</i>	<i>Nectarinia famosa</i>	<i>Nectarinia fusca</i>
<i>Nectarinia kilimensis</i>	<i>Nectarinia mariquensis</i>	<i>Nectarinia pulchella</i>
<i>Nectarinia senegalensis</i>	<i>Nectarinia talatala</i>	<i>Nectarinia venusta</i>
<i>Nectarinia veroxii</i>	<i>Nectarinia verticalis</i>	<i>Passer domesticus</i>
<i>Passer melanurus</i>	<i>Platysteira peltata</i>	<i>Ploceus nigriceps</i>
<i>Ploceus reichenowi</i>	<i>Prinia mistacea</i>	<i>Prinia subflava</i>
<i>Pycnonotus barbatus</i>	<i>Pycnonotus tricolor</i>	<i>Saxicola torquata</i>
<i>Serinus mozambicus</i>	<i>Sylvietta rufescens</i>	<i>Sylvietta virens</i>
<i>Terpsiphone nigriceps</i>	<i>Terpsiphone perspicillata</i>	<i>Terpsiphone viridis</i>
<i>Zosterops senegalensis</i>		

Особенности биологии. В гнездо хозяина кукушка откладывает одно яйцо. Гистологическое исследование яичников самок кукушек в Африке, добытых в сезон размножения, показало, что самка откладывает 1—4 яиц, затем следует более длительный перерыв и новая «кладка» (Payne, 1973). За сезон возможна откладка 20-24 яиц (Irwin, 1988).

Окраска яиц кукушки чаще всего белая или голубовато-зеленовато-белая, с коричневатыми или рыжими пятнышками и крапинками, образующими венчик (Irwin, 1988). Яйца кукушки не всегда сходны по окраске с яйцами хозяина. В Намибии яйца очень сходны по окраске с яйцами основных хозяев — скромного батиса (*Batis pririt*) и дымчатой нектарницы (*Nectarinia fusca*) (Irwin, 1988).

Размеры яиц: по Фридманну — от 20×13 мм до 23×14,3 мм, по Хольману — от 16×12 до 17×12 мм (Friedmann, 1948; Holman; цит. по W. Makatsch, 1955). 17,7—20,2×12,2—13,5 (средние — 19,0×12,8, n=6) (Jensen, Clinning, 1974; цит. по M. P. S. Irwin, 1988).

Инкубационный период — 11—12 дней, возможно до 14-ти. При подкладке яйца самка удаляет яйцо хозяина (Irwin, 1988). В ЮАР, где основным воспитателем птенцов кукушки Клааса является капская мухоловка *Baits capensis*, розовато-белые с крапинками яйца кукушки похожи на яйца мухоловки, но немного крупнее их. Наблюдения за тремя гнездами мухоловок с яйцами кукушки показали, что кукушонок всегда вылупляется первым (MacLeod, Hallack, 1956). Птенец вылупляется голым. Кожа желтоватая, местами коричневатая, темнеет до темно-оливковой через несколько дней. Клювные валики ярко-желтые. Кукушонок выбрасывает яйца и птенцов хозяина в течение первых 36 часов жизни, иногда процесс растягивается до 4 дней. Глаза открываются на 6 день агрессивная реакция проявляется начиная с 7 дня. Вылет происходит на 19—21-й день при массе 17,5 г, после чего приемные родители кормят слетка еще 12—21 дней (Irwin, 1988).

***Chrysococcyx cupreus* (Shaw) — Золотистая бронзовая кукушка.**

Распространение. Эндемик Африки. Оседлый на территории центральной части континента. В западной и южной частях встречается в сезон размножения. Населяет лесную и кустарниковую саванну южнее Сахары, включая ю.-з. Сенегала, Гвинеи, Сьерра-Леоне, к Эфиопии; на юге континента распространена до Сев. Анголы, Замбии, Зимбабве, Сев. Ботсваны, С.-В. ЮАР.

Виды-воспитатели. Список известных воспитателей включает около 40 видов, преимущественно мелких насекомоядных воробьинообразных. По данным Д. Баннермана (Bannerman, 1953; цит. по W. Makatsch, 1955), видами-воспитателями кукушки являются *Tchitreia viridis* и *Nectarinia olivacea*. По Г. Фридманну: *Pycnonotus tricolor*, *Terpsiphone viridis*, *Prinia mistacea*, *Nectarinia erythroceria*, *Nectarinia olivacea*, *Ploceus reichenowi*, *Ploceus cucullatus*, *Ploceus ocularis*, *Colius striatus*, *Passer melanurus*, возможно, *Amblyospiza albifrons* (Friedmann, 1948; цит. по W. Makatsch, 1955). По данным Ф. Гроеббельса, находки яиц и птенцов золотистой бронзовой кукушки отмечены у *Dryoscopus cubla*, *Passer melanurus*, *Ploceus schillingsi*, *Huphantornis velatus mariquensis*, *Huphantornis spilonotus*, *Huphantornis auricapillus*, *Pyromelana oryx*, *Parisoma subcaeruleum* и *Motacilla capensis* (Groebbels, 1937; цит. по W. Makatsch, 1955).

По сведениям, полученным в последующие годы, хозяевами кукушки являются: *Trichastoma fulvescens* (1 случай, Габон), *Pycnonotus barbatus* (12, Вост. Африка, Замбия, ЮАР), *Andropadus latirostris* (1, Габон), *Samaroptera brachyura* (4, Вост. Африка, ЮАР), *Platysteira peltata* (2, Вост. Африка, Мозамбик), *Platysteira cyanea* (1, Габон), *Terpsiphone viridis* (3, Габон, Заир, Вост. Африка), *Dryoscopus cubla* (2, Зимбабве, Мозамбик), *Nectarinia famosa*, *N. erythroceria*, *N. chloropygia*, *N. olivacea*, *N. senegalensis* и *N. amethystina* (10 находок яиц и птенцов кукушки в 6-ти странах), *N. newtoni* (3, о. Сан-Томе), *N. kilimensis* (Кения), *Ploceus baglafecht* (2, Вост. Африка), *P. sanctaethomae* (13% гнезд на о. Сан-Томе).

Возможными хозяевами золотистой бронзовой кукушки являются также: *Seicercus ruficapilla*, *Cisticola lais*, *Prinia subflava* (ЮАР) и *Horizorhinus dohrni* (Naurois, 1979; Vincent, 1965; Stagg, 1973; Brosset, 1976). Интересная находка яйца золотистой бронзовой кукушки отмечена 7.10.1977 г. в местечке Даргле (пров. Наталь, ЮАР) в гнезде обыкновенного белозвездного дрозда (*Pogonocichla stellata*). Кроме яиц этих двух видов, в кладке находилось яйцо красногрудой кукушки (*Cuculus solitarius*), для которой белозвездный дрозд является обычным видом-воспитателем (Oatley, 1980).

Список видов, в гнездах которых обнаруживали яйца или птенцов золотистой бронзовой кукушки (подчеркнуты вероятные хозяева)

<i>Amblyospiza albifrons</i>	<i>Andropadus latirostris</i>	<i>Camaroptera brachyura</i>
<i>Cisticola lais</i>	<i>Colius striatus</i>	<i>Dryoscopus cubia</i>
<i>Horizorhinus dohrni</i>	<i>Hyphantornis auricapillus</i>	<i>Hyphantornis spilonotus</i>
<i>Hyphantornis velatus</i>	<i>Motacilla capensis</i>	<i>Nectarinia amethystina</i>
<i>Nectarinia chloropygia</i>	<i>Nectarinia erythrocerca</i>	<i>Nectarinia famosa</i>
<i>Nectarinia newtoni</i>	<i>Nectarinia olivacea</i>	<i>Nectarinia senegalensis</i>
<i>Nectarinia kilimensis</i>	<i>Parisoma subcaeruleum</i>	<i>Passer melanurus</i>
<i>Platysteira cyanea</i>	<i>Platysteira peltata</i>	<i>Ploceus baglafecht</i>
<i>Ploceus cucullatus</i>	<i>Ploceus ocularis</i>	<i>Ploceus reichenowi</i>
<i>Ploceus sanctaethomae</i>	<i>Ploceus schillingsi</i>	<i>Pogonocichla stellata</i>
<i>Prinia mistacea</i>	<i>Prinia subflava</i>	<i>Pycnonotus barbatus</i>
<i>Pycnonotus tricolor</i>	<i>Pyromelana oryx</i>	<i>Seicercus ruficapilla</i>
<i>Tchitreia viridis</i>	<i>Terpsiphone viridis</i>	<i>Trichastoma fulvescens</i>

Особенности биологии. В гнездо хозяина кукушка откладывает, как правило, одно яйцо, удаляя одно или несколько яиц хозяина (Brosset, 1976). По наблюдениям Р. Нару, в 95 % случаев из гнезд ткача *Ploceus sanctaethomae* самка кукушки удалила не менее одного яйца (Naurois, 1979).

Яйца удлинено-овальные. Белый, розоватый или очень бледно-голубой фон, с пятнышками и точками коричневого, серо-коричневого или красно-коричневого цвета, сгущающимися в виде венчика. Ф. Гроеббельс описывает такие же три типа окраски яиц золотистой бронзовой кукушки: однотонно белый, однотонно голубой и светло-голубой фон с коричневыми крапинками. Обнаруженные в Габоне в гнездах пяти различных видов яйца золотистой бронзовой кукушки резко отличались по окраске и размерам от яиц хозяев (Brosset, 1976). Сведения о размерах двух яиц приводит Г. Фридманн: 25,0×16,0 мм, 25,0×15,5 мм (Friedmann, 1948; цит. по W. Makatsch, 1955) и двух других: 21,8×15,0 мм и 19,1×18,0 мм (Rowan 1983; цит. по M.P.S. Irwin, 1988).

Среди осмотренных нами в 1984-1986 гг. в Гвинейской республике (Зап. Африка) 130-ти кладок и 76-ти гнезд ткача (*Ploceus cucullatus*) с 1—2-дневными птенцами зарегистрирован только один случай (19.09.1985) находки яйца бронзовой кукушки. Яйцо кукушки резко отличалось от 3-х голубых яиц хозяина, было бело-серым с рыжими крапинками и имело размеры 23,1×16,0 мм. Присутствие такого яйца в гнезде нам показалось странным, так как самка ткача, как правило, выбрасывает яйца, отличные по окраске от своих. У этого вида ткача в Гвинее встречается не менее 4-х выраженных морф окраски яиц (Нумеров, 1989).

Инкубационный период продолжается до 13-ти дней. Птенец вылупляется голым. Кожа розовато-желтая, темнеет через два дня. Кукушонок выбрасывает птенцов хозяина в течение первых 2-х суток жизни. Глаза открываются на 7—8-й день, кисточки маховых появляются на 10—11-й день. К 12-му дню птенец выглядит внешне оперенным. Вылет происходит на 18—20-й день, после чего приемные родители кормят слетка еще 2 недели (Brosset, 1976; Irwin, 1988, Payne, 1997). Птенцы кукушки обладают высокой пищевой пластичностью, так как ряд видов-воспитателей (7 видов *Nectarinia*) выкармливают их растительной пищей (Vincent, 1965; Brosset, 1976).

***Chrysococcyx caprius* (Boddaerf) — Бронзовая кукушка-дидрик.**

Распространение. На части ареала оседлый, на другой территории — внутриконтинентальный мигрант. Населяет лесную и кустарниковую саванну южнее района Сахары, кроме Зап. Намибии и С.-В. Сомали.

Виды-воспитатели. Список воспитателей включает 70 видов. По Г. Фридманну, видами-воспитателями кукушки являются *Motacilla agiump*, *Motacilla capensis*, *Anthus richardi*, *Parisoma subcaeruleum*, *Bradornis palludius*, *Terpsiphone viridis*, *Cossypha caffra*, *Camaroptera brachyura*, *Cisticola erythrops*, *Cisticola robusta*, *Cisticola ruficeps*, *Prinia mistacea*, *Nectarinia kilimensis*, *Nectarinia erythroceria*, *Nectarinia senegalensis*, *Passer melanurus*, *Passer griseus*, *Sorella emini*, *Ploceus stuhlmanni*, *Ploceus nigerrimus*, *Ploceus jacksoni*, *Ploceus velatus*, *Ploceus intermedius*, *Ploceus taeniopterus*, *Ploceus spinolotus*, *Ploceus collaris*, *Ploceus nigriceps*, *Ploceus cucullatus*, *Ploceus pelzelni*, *Ploceus ocularis*, *Ploceus capensis*, *Ploceus aureoflavus*, *Ploceus subaureus*, *Ploceus xanthops*, *Anaplectes rubriceps*, *Euplectes orix*, *Euplectes capensis*, *Fringillaria capensis* (Friedmann, 1948; цит. по W. Makatsch, 1955; Markus, 1961).

Другими видами-воспитателями бронзовой кукушки также являются *Amblyospiza albifrons* (Calder, цит. по W. Makatsch, 1955), мухоловка *Bradornis mariquensis* (Gargett, Webb, 1973). В Замбии в одном из гнезд *Malimbus rubriceps* найдено яйцо бронзовой кукушки, сходное по окраске и размерам с яйцами хозяина (Colebrook-Robjent, 1975).

Основными воспитателями птенцов бронзовой кукушки являются ткачиковые и некоторые другие насекомоядные воробьинообразные. Наибольшее число находок яиц и птенцов кукушки в Южной Африке зарегистрировано у *Ploceus velatus* (219 случаев, ЮАР, Намибия, Ботсвана, Зимбабве, Замбия), *Euplectes orix* (245, ЮАР, Зимбабве, Замбия, Вост. Африка) и *Passer melanurus* (118, ЮАР, Намибия) (Irwin, 1988). Другими хозяевами являются *Ploceus ocularis* (13 находок, ЮАР, Зимбабве, Замбия), *P. capensis* (40, ЮАР), *P. temporalis* (1, Замбия), *P. subaureus* (основной хозяин в Занзибаре и на Танзанийском побережье, 8 находок в ЮАР), *P. cucullatus* (25 находок в Юж. и Вост. Африке, обычный хозяин в Заире и основной воспитатель птенцов кукушки в зап. Африке), *P. nigerrimus* (обычный хозяин в Уганде и Заире, 4 находки в Камеруне), *P. melanocephalus* (Заир, Конго), *P. nigricollis* (Вост. Африка, обычный хозяин в Нигерии), *P. xanthops* (8 находок в Зимбабве, Замбии, Вост. Африке), *P. intermedius* (9 в ЮАР, 5 в Замбии, вост. Африке), *P. baglafecht* (8, Вост. Африка), *P. rubiginosus* и *P. spekei* (4, Вост. Африка), *P. pelzelni*

(вост. Африка), *P. heuglini* (обычный хозяин в Мали), *P. jacksoni* (Вост. Африка), *P. taeniopterus* (2, Вост. Африка, Заир), *P. xanthopterus* (1, Малави), *Anaplectes rubriceps* (26, ЮАР, Зимбабве, Замбия, Вост. Африка), *Malimbus malimbicus* (1, Вост. Африка), *Plocepasser mahali* (1, Зимбабве), *Pseudonigrita arnaudi* (3, Вост. Африка), *Euplectes hordeaceus* (1, Зимбабве, 8 — Замбия, Малави), *E. capensis* и *E. ardens* (несколько находок в ЮАР и Зимбабве), *E. albonotatus* (ЮАР, Зимбабве, Замбия, Ангола), *Passer motitensis* (5, ЮАР, Намибия, Е Африка), *Passer griseus* (8, ЮАР, Намибия, Зимбабве, Вост. Африка), *Passer eminibey* (3, Вост. Африка), *Petronia pyrgita* (1, Вост. Африка). Отдельные находки яиц и птенцов бронзовой кукушки-дидрик отмечены также у *Pycnonotus barbatus* (2, Вост. Африка), *Oenanthe monticola* (4, ЮАР, Намибия), *Erythropygia coryphaeus* и *E. leucophrys* (по 3 находки, ЮАР), *Motacilla aguimp* (обычный воспитатель в Уганде) и *M. capensis* (15 находок в ЮАР), *Parisoma subcaeruleum* (6, ЮАР, Намибия), *Cisticola chiniana* (1, Зимбабве), *Prinia maculosa* (5, ЮАР), *Bradornis mariquensis* (2, Зимбабве), *Bradornis microrhynchus* (1, вост. Африка), *Terpsiphone viridis* (2, ЮАР, Камерун) и *Emberiza flaviventris* (5, ЮАР, Замбия) (Irwin, 1988).

По мнению М. Ирвина, сведения о выкармливании птенцов кукушки нектарницами (*Nectariniidae*), включенные в список воспитателей Г. Фридманном, нуждаются в подтверждении (Irwin, 1988). Однако это касается не всех видов, так как встречены слетки кукушки, подкармливаемые нектарницами *Nectarinia famosa*, *N. senegalensis* и *N. cuprea* (Richardson, 1983; Colebrook-Robjent, 1984; цит. по М. Р. S. Irwin, 1988).

По сведениям М. Ирвина, частота гнездового паразитизма в гнездах огненного бархатного ткача (*Euplectes orix*) может достигать 66 % (в среднем ежегодно — 31—33 %), у южноафриканского воробья (*Passer melanurus*) — 8,5 % и у маскового ткача (*Ploceus heuglini*) — 33 %. Мредняя частота паразитирования гнезд других видов ткачей бронзовой кукушкой составляет 10—20 % (Irwin, 1988).

Список видов, в гнездах которых обнаруживали яйца или птенцов бронзовой кукушки-дидрик:

<i>Amblyospiza albifrons</i>	<i>Anaplectes rubriceps</i>	<i>Anthus richardi</i>
<i>Bradornis mariquensis</i>	<i>Bradornis microrhynchus</i>	<i>Bradornis palludius</i>
<i>Camaroptera brachyura</i>	<i>Cisticola chiniana</i>	<i>Cisticola ruficeps</i>
<i>Cisticola erythrops</i>	<i>Cisticola robusta</i>	<i>Erythropygia coryphaeus</i>
<i>Cossypha caffra</i>	<i>Emberiza flaviventris</i>	<i>Euplectes ardens</i>
<i>Erythropygia leucophrys</i>	<i>Euplectes albonotatus</i>	<i>Euplectes orix</i>
<i>Euplectes capensis</i>	<i>Euplectes hordeaceus</i>	<i>Malimbus rubriceps</i>
<i>Fringillaria capensis</i>	<i>Malimbus malimbicus</i>	<i>Nectarinia cuprea</i>
<i>Motacilla aguimp</i>	<i>Motacilla capensis</i>	<i>Nectarinia kilimensis</i>
<i>Nectarinia erythroceria</i>	<i>Nectarinia famosa</i>	<i>Parisoma subcaeruleum</i>
<i>Nectarinia senegalensis</i>	<i>Oenanthe monticola</i>	<i>Passer griseus</i>
<i>Parisoma subcaeruleum</i>	<i>Passer eminibey</i>	<i>Petronia pyrgita</i>
<i>Passer melanurus</i>	<i>Passer motitensis</i>	<i>Ploceus baglafecht</i>
<i>Plocepasser mahali</i>	<i>Ploceus aureoflavus</i>	<i>Ploceus cucullatus</i>
<i>Ploceus capensis</i>	<i>Ploceus collaris</i>	<i>Ploceus jacksoni</i>
<i>Ploceus heuglini</i>	<i>Ploceus intermedius</i>	<i>Ploceus nigriceps</i>
<i>Ploceus melanocephalus</i>	<i>Ploceus nigerrimus</i>	<i>Ploceus pelzelni</i>
<i>Ploceus nigricollis</i>	<i>Ploceus ocularis</i>	<i>Ploceus spinolotus</i>

<i>Ploceus rubiginosus</i>	<i>Ploceus spekei</i>	<i>Ploceus taeniopterus</i>
<i>Ploceus stuhlmanni</i>	<i>Ploceus subaureus</i>	<i>Ploceus xanthops</i>
<i>Ploceus temporalis</i>	<i>Ploceus velatus</i>	<i>Prinia mistacea</i>
<i>Ploceus xanthopterus</i>	<i>Prinia maculosa</i>	<i>Pseudonigrita arnaudi</i>
<i>Pycnonotus barbatus</i>	<i>Sorella eminebey</i>	<i>Terpsiphone viridis</i>

Особенности биологии. В период размножения территориальный, вероятно, моногамный вид. В Конго в 1948—1949 гг. в гнездовой период наблюдали самца, охраняющего территорию диаметром до 200 м (Verheyen, 1957). Каждая самка наблюдает за постройкой гнезда вида-воспитателя (*Euplectes*, *Ploceus*) и откладывает в него яйцо. Возле колоний ткача *Ploceus cucullatus* (15—25 м) самка кукушки неподвижно сидела среди листвы деревьев и проводила до 45 минут в такой позе, наблюдая за птицами (Macdonald, 1980). Дважды мы наблюдали кукушку в районе колоний ткача в Гвинейской республике (Зап. Африка). Одна из добытых птиц (6.09.1985) оказалась самкой с хорошо развитым яичником.

В 18-ти (66,7 %) из 27-ми случаев, когда самку кукушки хорошо видели, она улетала от гнезда с яйцом хозяина в клюве. Время, затрачиваемое самкой на подкладку яйца, варьирует от 3 до 9, в среднем — $5,9 \pm 0,3$ с (Macdonald, 1980).

Гистологическое исследование яичников самок кукушек в Африке, добытых в сезон размножения, показало, что в среднем самка откладывает 2,71 яйца (1—5 яиц), затем следует более длительный перерыв и новая «кладка» (Raune, 1973).

В окрестностях Йоганнесбурга (ЮАР) по 8-летним наблюдениям установлено, что в гнезда ткачей каждая самка бронзовой кукушки откладывает 4—5 яиц. Из 52-х случаев в 45 (86,5 %) в кладках ткачей встречено одно яйцо кукушки, в 6 (11,5 %) случаях — два и в одном случае (1,9 %) — 3 яйца кукушки. Лишь в одном случае 2 яйца в одно гнездо, вероятно, были подложены одной самкой кукушки. Во всех других случаях яйца были от разных самок. 26 раз яйца были подложены в неполную кладку хозяев гнезда и 9 раз — в насиженную. Самка бронзовой кукушки удаляет яйцо хозяина лишь в том случае, когда в кладке более 2-х яиц хозяина (полная кладка ткачей 2—4 яйца, преимущественно — 3) (Ottow, Duve, 1965).

Окраска яиц варьирует. Обычно они бело-голубовато-зеленые, совпадающие по окраске с яйцами хозяев. В Южной Африке установлены три расы кукушек (территории их перекрываются), паразитирующих на ткачиковых (*Euplectes orix*, *Ploceus velatus* и *Passer melanurus*). Каждая раса откладывает яйца, более или менее похожие на яйца хозяина (Jensen, Vernon, 1970). По данным Р. Пейна, в 40 случаях (51,3 %) из 78-ми окраска яиц была идентична таковой хозяина, в 69 случаях (88,5 %) наличие или отсутствие пятен на яйцах кукушки и хозяина совпадало (Raune, 1967). В окрестностях Йоганнесбурга (ЮАР) у кукушки определено 5 типов окраски и формы яиц, соответствующих типу окраски яиц хозяина (Ottow, Duve, 1965). Всего по ареалу отмечено не менее 10 окрасочных морф яиц бронзовой кукушки (Colebrook-Robjent 1984; цит. по М. Р. S. Irwin, 1988). Наблюдения и эксперименты показали, что *Euplectes orix* может выбрасывать из гнезда яйца кукушки только очень резко отличные от собственных, а более или менее сходные принимает всегда (Lawes, Kirkman, 1996).

Размеры яиц — 21,0—24,8×14,2—16,0 мм, в среднем — 21,7×14,9 мм (Makatsch, 1955). В гнездах чернолобого ткача (*Ploceus velatus*) средний размер яиц кукушки составил 21,22×15,39 мм, в гнездах бархатных ткачей (*Euplectes*) — 21,22×14,50 мм (Varty, 1979). По сводке М. Ирвина — 19,6—25,0×13,7—16,0 мм, средние — 22,3×14,9 мм (n= 38) (Irwin, 1988).

Инкубационный период — 12 дней. Птенец вылупляется голым. Кожа красноватая, темнеет через два дня. Зев оранжево-красный. Кукушонок выбрасывает яйца и птенцов хозяина в течение первых 48 часов жизни. Глаза открываются на 7-й день, кисточки маховых появляются на 8-й день. К 12-му дню птенец выглядит внешне оперенным. Вылет происходит на 19—21-й (иногда 26-й) день, после чего приемные родители кормят слетка еще 3 недели (Payne, 1997).

2.2.1.8. Род *Surniculus* Lesson — Дронговая кукушка.

Surniculus lugubris (Horsfield) — Дронговая кукушка.

Распространение. Ю.-з. Индии, Шри-Ланка, Непал, юг Китая, Таиланд, Индокитай, Малайзия, Индонезия (Суматра, Ява, Калимантан, Сулавеси, Флорес) и ю.-з. Филиппин. Населяет светлые, открытые леса, иногда сады. В Непале и Таиланде встречается в горных лесах до 1200—1500 м.

Виды-воспитатели. Список воспитателей включает следующие виды: *Dicrurus macrocercus*, *Megalurus palustris*, *Enicurus leschenaulti*, *Rhopocichla atriceps*, *Enicurus leschenaulti*, *Stachyris melanothorax*, *Macronous flavicollis*, *Malacocincla sepiarium*, *Copsychus amoenus* и некоторые другие виды родов: *Rhopocichla*, *Lanius*, *Aegithina*, *Pycnonotus* (Dewar, Stewart, Smythies, Vouma, Bartels, Hoogerwerf; цит. по W. Makatsch, 1955). Видами-воспитателями кукушки также являются *Alcippe nipalensis*, *Pycnonotus aurigaster*, *Macronous gularis*, *Malacocincla sepiarium*, *Macronous flavicollis*, *Stachyris melanothorax*, *Stachyris erythroptera*, *Dicrurus hottentottus* (Payne, 1997).

Особенности биологии. Яйца с бело-серым фоном и рыжими или коричнево-фиолетовыми крапинками, размеры — 22,2×15,3; 19,5×14,7 мм. Средние размеры 12-ти яиц — 20,33×15,01 мм (Hoogerwerf; цит. по W. Makatsch, 1955). Наиболее сходную окраску яйца дронговой кукушки имеют с яйцами *Malacocincla sepiarium*. Кукушонок выбрасывает яйца и птенцов хозяев. (Payne, 1997).

2.2.1.9. Род *Caliechthrus* Cabanis et Heine — Белоголовый козель.

Caliechthrus leucolophus (Müller) — Белоголовый козель.

Распространение. Населяет леса Новой Гвинеи.

Виды-воспитатели. Список воспитателей не установлен (Makatsch, 1955; Payne, 1997).

Особенности биологии. Сведений нет.

2.2.1.10. Род *Microdynamis* Salvadori — Черноголовая кукушка.

Microdynamis parva (Salvadori) — Черноголовая кукушка.

Распространение. Населяет леса Новой Гвинеи.

Виды-воспитатели. Список воспитателей не установлен (Makatsch, 1955; Payne, 1997).

Особенности биологии. Сведений нет.

2.2.1.11. Род *Eudynamys* Vigors et Horsfield — Коэль.

***Eudynamys scolopacea* (L.) — Коэль.**

Распространение. Непал, Пакистан, Шри-Ланка, Юж. Китай, Индокитай, Вост. Индия, Бангладеш, Таиланд, п-ов Малайзия, Индонезия (Суматра, Ява, Сулавеси, Борнео) с.-в. Филиппин, Новая Гвинея, архипелаг Бисмарка, Соломоновы о-ва, с.-в. Австралии.

Населяет открытые леса, муссонные леса, леса и кустарники прибрежной полосы, а также сады и плантации в городах и около человеческих строений.

Виды-воспитатели. Яйца или птенцов коэля обнаруживали в гнездах 39-ти видов: *Corvus macrorhynchos*, *Corvus splendens*, *Corvus coronoides*, *Pica pica*, *Acridotheres tristis*, *Oriolus kundoo*, *Gracupica nigricollis*, *Corvus macrorhynchos*, *Corvus enca*, *Corvus spieadens*, *Urocissa erythrorhyncha*, *Cracula javana*, *Streptocitta* (?), *Philemon novaeguineae*, *Mino dumontii*, *Aplonis*, *Corvus woodfordi*, *Dicrurus bracteatus*, *Meliarchus sciateri*, *Meliphagiden*, *Philemon corniculatus*, *Philemon argenticeps*, *Philemon orientalis*, *Myzantha*, *Oriolus*, *Dicrurus* (Baker, Bartels, Ottow, Hoogerwerf, Mayr, Cayley, Smythies, White, Stresemann, Gowland; цит. по W. Makatsch, 1955). Позднее как хозяева зарегистрированы *Basilornis celebensis*, *Gracula religiosa*, *Philemon carunculatus*, *Anthochaera carunculata*, *Grallina cyanoleuca*, *Oriolus sagittatus*, *Sphecotheses viridis* (Crouther, Crouther, 1984; Payne, 1997; Higgins, 1999).

Из 196 находок яиц и птенцов кукушки в гнездах различных видов 79 (40,3 %) отмечены в гнездах филемонов (*Philemon*), 35 (17,9 %) случаев — в гнездах фиговых иволг (*Sphecotheses viridis*), 35 (17,9 %) — у сорочьих жаворонков-граллин (*Grallina cyanoleuca*) (Brooker, Brooker, 1989; цит. по P. J. Higgins, 1999). Более полные материалы (n=196) из австралийской базы данных (литература, музейные и частные коллекции) расстановку видов не меняют, хотя доля находок у граллины несколько снизилась (12,8 %) (Brooker, Brooker, 1999).

За 30 лет (с 1960 г.) в С.-В. Новом Юж. Уэльсе (Австралия) зарегистрировано 33 случая паразитирования коэля в гнездах сорочьего жаворонка-граллины (*Grallina cyanoleuca*) и 2 — в гнездах филемона (*Philemon carunculatus*) (Gosper, 1997).

Видами-воспитателями кукушки, вероятно, также являются некоторые другие виды родов: *Streptocitta*, *Oriolus*, *Dicrurus*, *Aplonis*, *Myzantha*, *Meliphagiden* (Payne, 1997).

Список видов, в гнездах которых обнаруживали яйца или птенцов коэля:

<i>Acridotheres tristis</i>	<i>Anthochaera carunculata</i>	<i>Artamus cyanopterus</i>
<i>Artamus leucorhynchus</i>	<i>Basilornis celebensis</i>	<i>Colluricincla harmonica</i>
<i>Coracina novaehollandiae</i>	<i>Coracina papuensis</i>	<i>Corvus coronoides</i>
<i>Corvus enca</i>	<i>Corvus macrorhynchos</i>	<i>Corvus splendens</i>
<i>Corvus woodfordi</i>	<i>Cracticus quoyi</i>	<i>Cracticus torquatus</i>
<i>Cracula javana</i>	<i>Dicrurus bracteatus</i>	<i>Entomyzon cyanotis</i>
<i>Gracula religiosa</i>	<i>Gracupica nigricollis</i>	<i>Grallina cyanoleuca</i>
<i>Manorina flavigula</i>	<i>Manorina melanocephala</i>	<i>Meliarchus sciateri</i>
<i>Mino dumontii</i>	<i>Oriolus kundoo</i>	<i>Oriolus sagittatus</i>
<i>Philemon argenticeps</i>	<i>Philemon buceroides</i>	<i>Philemon carunculatus</i>
<i>Philemon citreogularis</i>	<i>Philemon corniculatus</i>	<i>Philemon novaeguineae</i>
<i>Philemon orientalis</i>	<i>Pica pica</i>	<i>Plectorhyncha lanceolata</i>
<i>Ptiloris victoriae</i>	<i>Sphecotheses viridis</i>	<i>Urocissa erythrorhyncha</i>

Наблюдения за гнездованием тиморской фиговой иволги (*Sphecotheres viridis*) в 1980—1983 гг. в пров. Квинсленд (Австралия) показали, что в 13 (21,3 %) случаях обнаружены яйцо или птенец коэля. Из них в итоге вылетели 31 птенец иволги и 7 птенцов коэля (Crouther, Crouther, 1984).

Особенности биологии. При откладке яйца самка коэля извлекает одно яйцо хозяина из гнезда. Самец коэля может отвлекать хозяев от их гнезда в момент подкладки яйца самкой (Crouther, Crouther, 1984). Среди 125 осмотренных гнезд с яйцами коэля с одним яйцом было 120 (96 %) и только пять гнезд с 2-мя яйцами, видимо, разных самок (Brooker, Brooker, 1989; цит. по Р. J. Higgins, 1999). Как правило, подкладка яйца происходит, когда в гнезде хозяина кладка только началась (1—2 яйца). Поскольку сорочьи жаворонки-граллины занимают один и тот же участок в течение нескольких лет, эти пары в течение ряда лет и воспитывают птенцов коэля (Gosper, 1997).

Яйца коэля в Индии имеют окраску, сходную с яйцами врановых. Размер яиц — 30,6×22,9 мм (n=146), 32,7×23,2 мм (n=47) и 32,6×23,1 мм (n=18) (Baker; цит. по W. Makatsch, 1955), 34,11×25,82 мм (n=24, Hoogerwerf; цит. по W. Makatsch, 1955). Средние размеры 24-х яиц из Австралии — 33,0×23,2 мм, пределы — 27,2—36,1×21,6—25,7 мм. Средняя масса яйца — 9,8 г, или 4,4 % от массы самки (Brooker, Brooker, 1989; цит. по Р. J. Higgins, 1999).

В гнезде *Philemon corniculatus* яйца коэля были желтовато-розовыми с коричнево-фиолетовыми крапинками, размеры — 36,3×25,0 мм и 33,7×24,5 мм. Они отличались от яиц хозяина большими размерами и окраской (Makatsch, 1971). В Австралии отмечено значительно большее разнообразие окраски яиц коэля, чем в Индии, так как в Австралии список видов хозяев значительно более разнообразный (семейства *Meliphagidae*, *Oriolidae*, *Paradisaeidae*, *Laniidae* и *Dicruridae*), в то время как в Индии в основном врановые (Stresemann; цит. по W. Makatsch, 1955). Окраска яиц бледно-красная или розовая с пятнами, крапинками и волнистыми линиями серого и каштаново-коричневого цвета, сгущающимися к концу. Встречены также яйца с желтоватым фоном и коричневыми крапинками (Campbell; Beruldsen, 1980; цит. по Р. J. Higgins, 1999).

Кукушонок вылупляется голым, как правило, раньше птенцов хозяина. Инкубационный период составляет 14—15 дней, у видов-хозяев — *Corvus splendens* и *Sphecotheres viridis*, например, насиживание начинается с 1-го яйца и продолжается 16-17 дней (Lamba, 1963; Crouther, Crouther, 1984). Птенец коэля в течение 48—72 часов выбрасывает птенцов хозяина. Если это по каким-либо причинам невозможно, птенец коэля обгоняет в росте птенцов хозяина, перехватывая большую часть приносимой родителями пищи, и часть птенцов, а иногда и весь выводок хозяина, может погибнуть. Обычно в гнезде вырастают кукушонок и 1—2 птенца вороны (Lamba, 1963). Птенец коэля благополучно покидает гнезда сорочьих жаворонков-граллин в возрасте 19—20 дней (Gosper, 1997), в одном из гнезд тиморской фиговой иволги — в возрасте 28 дней (Crouther, Crouther, 1984). После этого приемные родители докармливают слетка еще 21—28 дней.

***Eudynamis taitensis* (Sparrrman) — Длиннохвостый козель.**

Распространение. Населяет леса и кустарниковые заросли Новой Зеландии и островов Океании (Фиджи, Новая Каледония, Зап. и Вост. Самоа, Соломоновы острова, архипелаг Бисмарка) и другие мелкие острова этой части Тихого океана.

Виды-воспитатели. Список воспитателей включает более десяти, в основном открытогнездящихся видов. В Австралии основными воспитателями являются белоголовая и желтоголовая мохуи (*Mohoua novaeseelandiae*, *Mohoua albicilla*) и финшия (*Finschia novaeseelandiae*). Яйца и птенцы козеля найдены также в гнездах *Mohoua ochrocephala*, *Petroica australis*, *Petroica macrocephala*, *Antornis melanura*, *Prothemandera novaeseelandiae*, *Rhipidura fuliginosa*, *Zosterops lateralis*, *Turdus philomelos*, *Carduelis carduelis* (McLean, 1987; Payne, 1997; Higgins, 1999), *Gerygone flaviventris* (Buller; цит. по W. Makatsch, 1955).

Особенности биологии. В гнездо хозяйина самка длиннохвостого козеля откладывает одно яйцо, удаляя яйцо хозяйина. Поверхность яиц козеля гладкая и слегка блестящая. Основной фон светло-кремовый, крапинки красно-коричневые, сгущающиеся к тупому концу. Средние размеры — 23,0×17,4 мм (E. F. Stead; цит. по W. Makatsch, 1955), 23,5×17,0 мм (Payne, 1997), 23,7×17,8 мм (n=8), пределы — 22,5—26,0×17,0—18,0 мм (Stead, 1936; Cunningham, 1949; Stidolf, 1949; Wilkinson, Wilkinson, 1952; все цит. по P. J. Higgins, 1999). Инкубационный период точно не установлен, предположительно около 16 дней. Птенцы длиннохвостого козеля могут выбрасывать птенцов хозяйина. В случае, когда конструкция гнезда не позволяет этого сделать, — растут вместе с птенцами хозяев, но быстрее (Higgins, 1999). Птенцы козеля издают в гнезде такие же трели, как и птенцы хозяев, только трели немного длиннее. Основная и максимальная частота сигналов почти одинакова, активность вокализации всегда возрастает при приближении родителей (McLean, Waas, 1987). Приемные родители кормят их 21 день и около 2-х недель после вылета из гнезда (Payne, 1997).

2.2.1.12. Род *Scythrops* Latham, 1790 — Исполинская кукушка.

***Scythrops novaehollandiae* Lath. — Исполинская кукушка.**

Распространение. Индонезия (о-ва Сулавеси, Флорес, Тимор), Новая Гвинея, архипелаг Бисмарка, Фиджи, с.-в. Австралии. Населяет светлые леса, редколесья с высокими деревьями полуаридных территорий, леса побережий островов.

Виды-воспитатели. Яйца или птенцы исполинской кукушки обнаруживали в гнездах 16-ти видов. По наблюдениям Кейли в Австралии, видами-воспитателями исполинской кукушки являются пять видов из рода *Corvus*, ворона-флейтист (*Strepera graculina*), а также ворона-свистун (*Gymnorhina tibicen*) и филемон (*Philemon yorki*) (Cauley; цит. по W. Makatsch, 1955; Disney, 1963). Видами-воспитателями исполинской кукушки также являются *Corvus macrorhynchos*, *Corvus florensis*, *Corvus enca*, *Corvus orru*, некоторые виды *Cracticus*, *Gymnorhina tibicen*, *Grallina cyano-leuca* (Payne, 1997). Яйца кукушки обнаружены также в гнездах *Cracticus nigrogularis*, *Corvus tasmanicus*, *Corvus mellori*, *Corvus bennetti*, *Corcorax*

melanorhamphos, *Accipiter cirrhocephalus* и *Falco berigora* (Higgins, 1999; Brooker, Brooker, 1999).

Из 90 зарегистрированных случаев паразитизма исполинской кукушки в Австралии 46 (51,1 %) отмечены в гнездах пестрохвостой вороны-флейтиста (*Strepera graculina*), 30 (33,3 %) — в гнездах австралийской вороны (*Corvus coronoides*) и других видов *Corvus*, 12 (13,3 %) — у вороны-свистуна. Среди других 50-ти находок яиц или птенцов исполинской кукушки в Австралии 26 (52 %) отмечены в гнездах пестрохвостой вороны-флейтиста, 16 (32 %) — у австралийского ворона (*Corvus orru*), 6 (12 %) — у австралийской вороны (*Corvus coronoides*), 1 (2 %) — у вороны-свистуна (*Gymnorhina tibicen*) и 1 (2 %) случай — в гнезде австралийской граллины (*Grallina cyanoleuca*) (Goddard; Brooker, Brooker, 1989; цит. по P. J. Higgins, 1999).

По более полным материалам из австралийской базы данных (n=156) доля находок у пестрохвостой вороны-флейтиста снизилась (43,0 %). Суммарно на четыре вида *Corvus* и *Strepera graculina* приходится 87,8 % всех зарегистрированных случаев паразитизма (Brooker, Brooker, 1999).

Особенности биологии. В одно гнездо хозяина кукушка откладывает от 1 до 5 яиц, в 52 % осмотренных содержалось более 2-х яиц (Рауне, 1997). Из 11-ти паразитированных гнезд врановых (*Corvus*) одно яйцо исполинской кукушки — содержало 3 гнезда, два яйца — 2, три — 4, четыре и пять яиц кукушки по одному гнезду, в среднем — 2,55 яиц на гнездо. В гнездах пестрохвостой вороны-флейтиста (*Strepera graculina*) — 1,67 яиц кукушки на гнездо (от 1 до 3-х). По другим данным (n=61), среднее число яиц кукушки на гнездо составило 1,9 (от 1 до 8-ми) (Goddard, Marchant, 1983; Brooker, Brooker, 1989; цит. по P. J. Higgins, 1999). При откладке своего яйца самка исполинской кукушки повреждает или удаляет часть яиц хозяина.

По окраске яйца кукушки более похожи на яйца вороны-флейтиста (*Strepera*) и менее — на яйца ворон рода (*Corvus*). Яйца матовые, с белым или светло-желтовато-коричневым фоном и коричнево-фиолетовыми или красновато-коричневыми крапинками, размеры — 42,5×29,0; 41,0×29,0; 48,0×32,0 мм (Рауне, 1997). По другим данным — 43,7×30,5 мм (n=6), пределы — 40,6—47,0×28,7—32,0 мм (Campbell; цит. по P. J. Higgins, 1999). Масса яйца — 19,4 г, или 3,2 % от массы взрослой самки (Brooker, Brooker, 1989; цит. по P. J. Higgins, 1999).

Птенец вылупляется голым, кожа желто-бронзовая, зев светло-красный. Кукушонок часто растет вместе с птенцами хозяев, но иногда птенцы хозяев исчезают после вылупления кукушонка, однако неизвестно, выбрасывает он их или нет. Птенец кукушки полностью оперяется и вылетает из гнезда в возрасте 17—24 дня, после чего приемные родители кормят слетка еще некоторое время (Рауне, 1997).

2.2.1.13. Род *Tarera* Thunberg — Четырехкрылая кукушка.

Tarera naevia (L.) — Четырехкрылая кукушка.

Распространение. Юг Мексики, Гватемала, Гондурас, Никарагуа, Панама, Колумбия, Эквадор, Сев. Перу, Бразилия, Боливия, Парагвай, сев. Аргентины, Венесуэла и о. Тринидад.

Виды-воспитатели. Список воспитателей включает виды мелких воробьинообразных птиц с шаро- и куполообразными гнездами. Г. Фридманн приводит 13 видов-воспитателей четырехкрылой кукушки: *Phacellodromus rufifrons*, *Phacellodromus ruber*, 6 видов иглохвостых печников: *Synallaxis gujanensis*, *Synallaxis albescens*, *Synallaxis cinnamomea*, *Synallaxis superciliosa*, *Synallaxis frontalis*, *Synallaxis pudica*, *Schoeniophylax phryganophila*, *Phylidor rufus* и *Arundinacola leucocephala* (Friedmann, 1948; цит. по W. Makatsch, 1955). Кроме того, хозяевами кукушки являются некоторые виды родов: *Schoeniophylax*, *Certhiaxis*, *Thryothorus*, *Myiozetetes*, *Arremonops* (Payne, 1997).

Частота паразитизма может быть достаточно высокой. Так, восемь (66,7 %) из 12-ти гнезд *Certhiaxis cinnamomea* в Суринаме содержали яйца или птенцов четырехкрылой кукушки (Haverschmidt, 1961). В зоне Панамского канала в 36,4 % гнезд *Thryothorus rufalbus* обнаружены яйца четырехкрылой кукушки (Morton, Farabaugh, 1979).

Особенности биологии. В гнездо хозяина кукушка откладывает одно яйцо, как правило, на рассвете, когда хозяева отсутствуют. В случаях находок двух яиц кукушки в одном гнезде яйца принадлежали разным самкам. Так, в гнезде *Synallaxis gujanensis* Ф. Хавершмидтом было обнаружено 2 яйца хозяина и 2 подложенных в разное время яйца кукушки. Одно из яиц кукушки было белым (22,2×17,0 мм), а другое — голубовато-зеленым (20,0—16,7 мм) (Haverschmidt, 1961). Другие осмотренные яйца четырехкрылой кукушки были также белыми или голубовато-зеленоватыми (Makatsch, 1971).

Средние размеры яиц — 21,9×16,5 мм (n=13). Продолжительность инкубации — 15—16 дней, у основных хозяев (например *Synallaxis*) — 17—18 дней.

Птенец вылупляется голым. Кожа розоватая, зев оранжево-желтый. Кукушонок, используя острый клюв, калечит птенцов хозяина, начиная с первых суток жизни. Таких птенцов, проявляющих «неадекватные реакции», хозяева-родители, вероятно, сами выбрасывают из гнезда. По наблюдениям Ф. Хавершмидта, в гнезде иглохвостых печников кукушонок вылупился на 15-й день насиживания, а на 18-й день появились птенцы хозяина, но днем позже они исчезли и под гнездом не обнаружены (Haverschmidt, 1961).

Вылет происходит на 18—19-й день, после чего приемные родители кормят слетка еще некоторое время (Payne, 1997).

2.2.1.14. Род *Dromocossyx* Wied — Павлинья кукушка.

***Dromocossyx rufoninus* Pelzein — Павлинья кукушка.**

Распространение. Оседлый вид Венесуэлы, Гайаны, Вост. Эквадора и Перу, Боливии, Бразилии, Парагвая и Сев. Аргентины. Населяет влажные тропические вечнозеленые леса низменностей и предгорий до высоты 1600—1900 м.

Виды-воспитатели. Неунтойфель указывает следующие виды-хозяев павлиньей кукушки: *Todirostrum plumbeiceps*, *Dysithamnus mentalis*, *Myornis auricularis* и *Hemitriccus diops* (Neunteufel; цит. по W. Makatsch, 1971). Видами-воспитателями кукушки также являются некоторые виды *Tyranniidae* и *Formicariidae* (Payne, 1997).

Особенности биологии. Яйца белые с фиолетовыми крапинками, размеры — 21×15 мм. Птенцы хозяев исчезают после вылупления кукушонка (Payne, 1997).

***Dromocossyx phasianellus* (Spix) — Краснохохлая павлинья кукушка.**

Распространение. Юг Мексики, Панама, Колумбия, Венесуэла, Эквадор, Бразилия, Перу, Боливия, Парагвай и сев. Аргентины. Населяет влажные тропические вечнозеленые леса низменностей и предгорий.

Виды-воспитатели. Список воспитателей включает следующие виды: *Thamnophilus doliatus*, *Fluvicola albiventer* (Schonwetter; цит. по W. Makatsch, 1955). Видами-воспитателями кукушки также являются *Rhynchocyclus brevirostris*, *Fluvicola pica* и некоторые виды *Myiozetetes* (Payne, 1997).

Особенности биологии. Яйца матовые, белые с венчиком из красно-коричневых или рыжих крапинок, размеры — 24×16 мм. (Payne, 1997). В. Макач приводит следующие размеры яиц краснохлой павлиньей кукушки из различных коллекций: 25,6×16,9; 25,0×14,5 и 23,3×16,0 мм (Makatsch, 1955).

2.3. ОТРЯД *PICIFORMES* — ДЯТЛООБРАЗНЫЕ.

2.3.1. Семейство *Indicatoridae* — медоуказчиковые.

2.3.1.1. Род *Prodotiscus* Sundevall — Тонкокловый медоуказчик.

***Prodotiscus insignis* (Cassin) — Карликовый тонкокловый медоуказчик.**

Распространение. Оседлый вид с незначительными кочевками. Основной ареал в Западной и Центральной Африке: от Сьерра-Леоне и Либерии через Кот-д'Ивуар, Гану, Того, сев. Нигерии и Камеруна на восток через Центральное Конго и Заир к Судану, Уганде и Центральной Кении. К югу распространен до сев. Анголы и Заира.

Виды-воспитатели. Паразитирует на открытогнездящихся видах мухоловок, славках рода *Apalis*: *A. rufogularis* — белобрюхий апалис (в Анголе) и, вероятно, на белоглазках (род *Zosterops*).

Особенности биологии. Населяет лесные территории. Основу питания составляют виды отрядов *Hymenoptera* и *Diptera*. В желудках также обнаружены следы воска, но, возможно, он попадает в желудок с насекомыми. Яйца белого цвета, не менее 2-х, размеры — 15×12 мм.

***Prodotiscus zambesiae* Shelley — Зеленый тонкокловый медоуказчик.**

Распространение. Оседлый вид с незначительными кочевками. Основной ареал в северной части Южной Африки: от центральной Анголы, Замбии, С.-В. Заира, С.-З. Танзании и С.-В. Намибии. Встречается в некоторых районах Центральной и Ю.-В. Кении, в Центральной Эфиопии.

Виды-воспитатели. Паразитирует на открытогнездящихся видах белоглазок, мухоловок, синиц. Настоящие белоглазки (род *Zosterops*), вероятно, являются основными хозяевами. Среди них как воспитатели

птенцов медуказчика известны: *Zosterops abyssinica* — сомалийская белоглазка, *Zosterops poliogastra* — желтобрюхая белоглазка, *Zosterops senegalensis* — сенегальская белоглазка. Среди других видов-воспитателей отмечены *Nectarinia amethystina* — аметистовая нектарница, *Platysteira peltata*, *Terpsiphone viridis*, *Parus niger*, *Pogoniulus*, *Petronia*.

Особенности биологии. Населяет лесные территории. Основу питания составляют различные виды насекомых и их личинки и паукообразные. Яйца белого цвета, 2 и более, размеры — 15×12 мм.

***Prodotiscus regulus* Sundevall — Тонкоклювый медуказчик**

Распространение. Оседлый вид с незначительными кочевками. Основной ареал в центральной и южной частях континента, но отдельные популяции отмечены в Западной и Восточной Африке: от Гвинеи (лесная часть, гора Нимба), Того, ю.-в. Нигерии к Камеруну, Центральноафриканской республике, ю.-з. Уганды, Руанды и ю.-в. Кении. Далее область распространения проходит через юг Заира, с.-з. Танзании, с.-в. Анголы, Замбию, с.-в. Намибии, с.-в. Ботсваны, Зимбабве и Сев. Мозамбик. Отдельные популяции отмечены в центральном Судане и ю.-з. Эфиопии.

Виды-воспитатели. Паразитирует на закрытогнездящихся видах и видах с шарообразными гнездами (*Petronia superciliaris*, *Camaroptera brachyura*, *Cisticola fulvicapilla* и, вероятно, *C. rufilata* и *Nectarinia senegalensis*, *Apus horus*, *Spreo bicolor*). Среди закрытогнездящихся видов список воспитателей, по косвенным данным, далеко не полный.

Особенности биологии. Населяет лесные территории, островные участки леса в саванне и прибрежные заросли. Основу питания составляют различные виды насекомых и их личинки (отряды: *Lepidoptera* и *Coleoptera*). В желудках также обнаружен воск. По наблюдениям Г. Фридмана, медуказчики поедают воск сами (Friedmann, 1955; цит. по L. L. Short, J. F. M. Horne, 1988). В кладке 5-6 яиц белого цвета.

2.3.1.2. Род *Melignomon* Reichenow — Белохвостый медуказчик.

***Melignomon zenkeri* Reichenow — Белохвостый медуказчик
Зенкера.**

Распространение. Редкий вид. Сведения о распространении отрывочны. Известны находки в лесах юга Камеруна, севера и с.-в. Заира, ю.-в. Центральноафриканской Республики и ю.-з. Уганды.

Виды-воспитатели. Точно не известны. Предположительно воспитателями являются некоторые виды сем. *Capitonidae* — бородатковые.

Особенности биологии. Населяет низменные и горные лесные территории. Основу питания составляют различные виды насекомых и их личинки. В желудках также обнаружен воск, смешанный с фрагментами насекомых. Количество яиц неизвестно.

***Melignomon eisentrauti* Louette — Желтоногий белохвостый
медуказчик.**

Распространение. Редкий вид. Сведения о распространении отрывочны. Известны встречи в лесах Либерии и Ю-З. Камеруна. Отдельные находки зарегистрированы в Гане.

Виды-воспитатели. Точно не известны. Предположительно воспитателями являются некоторые виды дятлообразных.

Особенности биологии. Населяет вечнозеленые и вторичные леса на склонах гор. Основу питания составляют различные виды насекомых, их личинки, а также мелкие фрукты. В желудках также обнаружены фрагменты желтой массы, напоминающей воск или пыльцу. Количество яиц неизвестно.

2.3.1.3. Род *Melichneutes* Reichenow — Лирохвостый медоуказчик.

***Melichneutes robustus* (Bates) — Лирохвостый медоуказчик.**

Распространение. Оседлый вид. Основной ареал в центральной части континента (юг Камеруна, ю-в. Центральноафриканской Республики, сев. Заира, юг Уганды, Габон, Конго, с.-з. Анголы и вост. Заир. Отдельные популяции отмечены в западной Африке: от Гвинеи (лесная часть, гора Нимба), Либерии, Кот-д'Ивуар и Ю.-В. Нигерии.

Виды-воспитатели. Точно не известны. Предположительно воспитателями являются некоторые виды дятлообразных из бородастиков (*Gymnobucco*).

Особенности биологии. Населяет вечнозеленые и вторичные леса на склонах гор. Основу питания составляет пчелиный воск, а также мелкие насекомые и паукообразные.

2.3.1.4. Род *Indicator* Stephens — Медоуказчик.

***Indicator maculatus* (Gray) — Пятнистый медоуказчик.**

Распространение. Эндемичный, оседлый вид. Основной ареал в западной и центральной частях континента. Распространен в светлых лесах и кустарниковой саванне от юга Сенегала, Гвинеи-Биссау, Гвинеи, Сьерра-Леоне к Либерии, Кот-д'Ивуар, Гане, Нигерии, югу Камеруна, Ю.-В. Центральноафриканской Республики, югу Судана, ю.-з. Уганды и Вост. Заиру.

Виды-воспитатели. Точно не известны. Предположительно воспитателями являются некоторые виды дятлообразных: термитовая кампетера (*Campethera nivosa*), бородастики (*Gymnobucco*), среди которых сероголовый гинобукко (*Gymnobucco bonapartei*) наиболее вероятен.

Особенности биологии. Населяет светлые леса саванн и низменностей. Основу питания составляют пчелиный воск, а также мелкие членистоногие, включая паукообразных, жуков, термитов, муравьев, семена. Яйца белые, не менее 2-х. Размеры — 21,5—23,4×17,5—18 мм.

***Indicator variegatus* (Lesson) — Пестролобый медоуказчик.**

Распространение. Эндемичный, редкий, оседлый вид. Основной ареал на юге и востоке центральной части континента. Распространен в лесах Центр. и Южной Эфиопии, юга Судана, Уганды, Центр. Кении, юга Сомали, Заира, Руанды, Танзании, Анголы, Замбии (кроме ю.-з. и с.-в. частей), С.-В. Заира и Мозамбика.

Виды-воспитатели. Паразитирует на закрытогнездящихся видах. Среди достоверно установленных воспитателей *Lybius torquatus* и *Stactolaema whytii*, *Pogoniulus bilineatus*, *Campethera nubica*, *Campethera abingoni*, *Dendropicus griseocephalus*, *Dendropicus goertae*, *Dendropicus fuscescens* (Friedmann, 1955; Makatsch, 1955). Сообщенные, но не обоснованные хозяева: *Apus horus*; *Trachyphonus vaillantii*, *Stactolaema leucotis*;

Petronia superciliaris (Friedmann, 1955). Вероятными воспитателями также являются *Pogoniulus simplex*, *Stactolaema olivacea*, *Lybius melanopterus*, *Campethera cailliautii*, *Dendropicos namaquus*.

Особенности биологии. Населяет светлые леса саванн и низменностей. Основу питания составляют пчелиный воск, пчелы и мед, а также тли, муравьи, жуки, термиты, гусеницы. В кладке 2 и, возможно, более яиц белого цвета. Размеры — 20—22,8×16,5—18,0; средние — 21,3×16,9 мм. Масса — 4,2—4,8. При подкладке своего яйца самка пестролобого медоуказчика обычно не удаляет яйца хозяина, но иногда может выбрасывать часть яиц (Dowsett-Lemaire, 1983; цит. по L. L. Short, J. F. M. Horne, 1988).

***Indicator indicator* (Sparrman) — Большой медоуказчик.**

Распространение. Эндемичный, оседлый вид. Один из наиболее широко распространенных видов медоуказчиков по территории континента. Основной ареал на западе, в центре и на юге континента (за исключением безлесных территорий). Распространен в лесах Сенегала, Гвинеи, Мали, Буркина Фасо, Нигерии, Камеруна, юга Чада и Судана, Зап. и Сев. Эфиопии и Сомали, Центральноафриканской Республики, С.-В. Заира, Анголы, С.-В. Намибии, Ботсваны и юга Мозамбика.

Виды-воспитатели. Паразитирует в основном на закрытогнездящихся видах, а также видах, сооружающих глубокие гнезда. Среди достоверно установленных воспитателей 17 видов ракшеобразных, 9 видов дятлообразных и 13 видов воробьинообразных. Обычными воспитателями птенцов медоуказчика являются *Upupa epops*, *Merops oreobates*, *M. hirundineus*, *M. bullockoides*, *M. nubicus*, *M. pusillus*, *M. orientalis*, *M. superciliosus* и *M. boehmi*.

Другие воспитатели: *Coracias abyssinica*, *Phoeniculus cyanomelas*, *Phoeniculus minor*, *Phoeniculus purpureus*, *Ceyx picta*, *Halcyon leucocephala*, *Halcyon chelicuti*, *Halcyon albiventris*, *Tricholaema leucomelaena*, *Lybius torquatus*, *Trachyphonus vaillantii*, *Jynx ruficollis* (Tarboton, 1976), *Campethera nubica*, *Campethera abingoni*, *Campethera notata*, *Campethera tullbergi*, *Dendropicos goertae*, *Hirundo albigularis*, *Hirundo semirufa*, *Hirundo cucullata* (Skead, 1970), *Riparia cincta*, *Spreo bicolor*, *Lamprotornis nitens*, *Lamprotornis chalybaeus*, *Myrmecocichla formicwora*, *Myrmecocichla aethiops*, *Passer griseus*, *Petronia superciliaris*, *Parus niger*, *Nectarinia senegalensis*. Вероятными хозяевами являются *Dendropicos fuscescens*, *Pogoniulus bilineatus*, *Pogoniulus pusillus*, *Pycnonotus capensis*, *Andropadus importunus*, *Dicrurus adsimilis*, *Laniarius ferrugineus*, *Dryoscopus cubla*, *Oriolus larvatus*, *Monticola rupestris*, *Cinnyricinclus leucogaster* (Short, Horne, 1988).

К этому списку в последние годы добавлена голубая ласточка *Hirundo atrocaerulea* (Berruti, McIntosh, Walter, 1995).

Особенности биологии. Основу питания составляют пчелиный воск, пчелы и их личинки, а также муравьи, жуки, термиты. В кладке 4, возможно до 8-ми яиц белого цвета. Размеры — 22,5—26,0×16,8—20,0 мм. Масса — 5,2 г. Самка откладывает, как правило, одно яйцо в гнездо вида-воспитателя. Но известны находки двух птенцов медоуказчика в одном гнезде. Например, у капской большой ласточки *Hirundo* (*Cecropis*) *cucullata* (Skead, 1970), что может быть и случаем откладки яиц разными самками. Крючкообразный вырост у птенца сохраняется до 14-дневного

возраста. С помощью этого образования птенец медоуказчика прокалывает яйца или наносит раны птенцам хозяев, что ведет к их гибели.

***Indicator minor* Stephens — Малый медоуказчик.**

Распространение. Эндемичный, местами обычный, оседлый вид. Широко распространен по территории Африки, за исключением северной части континента. Встречается в лесах Сенегала, Гвинеи, Мали, Сев. Нигерии, Чада, Сев. и Вост. Судана, Сев. Эфиопии, Сомали, Кот-д'Ивуар; Центр. Ганы, Нигерии и Камеруна, Центральноафриканской Республики, С.-В. Заира, Анголы, Сев. Намибии, С.-В. Ботсваны и Южно-Африканской Республики.

Виды-воспитатели. Паразитирует на закрытогнездящихся видах. Среди достоверно установленных воспитателей *Halcyon chelicuti*, *Merops pusillus*, *Merops oreobates*, *Stactolaema whytii*, *Stactolaema anchietae*, *Stactolaema olivacea*, *Tricholaema leucomelaena*, *Tricholaema diademata*, *Lybius chaplini*, *Lybius leucocephalus* (Stagg, 1973), *Lybius torquatus* (Friedmann, цит. по W. Makatsch, 1955; Cyrus, 1988), *Trachyphonus vaillantii*, *Jynx ruficolis*, *Campethera bennettii*, *Campethera abingom*, *Hirundo albigulans*, *Spreo bicolor*, *Cinnyncinclus leucogaster*, *Petroma superalians* (Short, Horne, 1988).

Вероятными хозяевами также являются *Dendropicos lafresnayi* (Friedmann, цит. по W. Makatsch, 1955), *Stactolaema leucotis*, *Lybius vieillott*, *Dendropicos fuscescens*, *Pogoniulus pusillus*, *Pogoniulus bilineatus*, *Gymnobucco bonapartei*, *Dendropicos gnesecephalus*, *Dendropicos goertae*, *Hirundo cucullata*, *Parus afer*, *Parus niger* (Moyer 1980; цит. по L.L. Short, J.F.M. Horne, 1988).

Главными воспитателями птенцов малого медоуказчика являются виды сем. *Capitonidae* — бородатковые (70 % зарегистрированных случаев в Заире; 69,7 % случаев в Зимбабве 87 % из них приходится на долю ошейниковой либии *Libius torquatus* (Dumont), а также карликовая щурка *Merops pusillus* (Müller) — 9 случаев регистрации в Зимбабве.

Особенности биологии. Населяет леса саванн и низменностей. Основу питания составляют пчелиный воск, взрослые пчелы и другие виды *Hymenoptera* (включая личинок), термиты. В желудках обнаружены фрагменты растений, остатки яиц и птенцов. Участие аэробной липолитической бактерии *Micrococcus* sp. в переваривании воска (Friedmann, Kern, 1956; цит. по L. L. Short, J. F. M. Horne, 1988) в настоящее время по итогам экспериментов ставится под сомнение (A. W. Diamond; цит. по L. L. Short, J. F. M. Horne, 1988).

Самцы малого медоуказчика активно разыскивают гнездящихся бородастиков, следят за ними (иногда даже в негнездовое время), отгоняют от них других самцов медоуказчиков, регулярно держатся около гнезда, где воспитывается их птенец (Short, Horne, 1985).

При подкладке своего яйца самка малого медоуказчика иногда удаляет яйца хозяина (Short, Horne, 1988). Количество яиц в кладке точно не известно. Яйца белого цвета. Размеры — 20,3—22,5×15,5—17,5 мм. Масса — 2,9 г. Инкубационный период короче, чем у птенцов видов хозяев, и составляет 12 дней.

***Indicator conirostris* (Cassin) — Толстоклювый медоуказчик.**

По Л. Шорт и Дж. Хорн, *Indicator conirostris* формирует надвид с *Indicator minor* (Short, Horne, 1988).

Распространение. Эндемичный, редкий, оседлый вид. Встречается в первичных и реже вторичных лесах Либерии, юга Кот-д'Ивуар, Ганы, Нигерии, центра Камеруна, Ю.-З. Центральноафриканской Республики, Сев. Заира, Зап. Уганды и Кении, Габона и Сев. Анголы.

Виды-воспитатели. Паразитирует на закрытогнездящихся видах. Среди достоверно установленных только один вид-воспитатель — сероголовый гимнобукко *Gymnobucco bonapartei*. Вероятными воспитателями также являются *Gymnobucco calvus* и другие виды бородастиков (Irwin, 1988).

Особенности биологии. Населяет темные, галерейные леса предгорий. Основу питания составляют пчелиный воск и насекомые, включая пчел, летающих термитов, жуков. Кроме того, среди пищевых остатков обнаружены семена и волокна растений.

***Indicator exilis* (Cassin) — Крошечный медоуказчик.**

Распространение. Эндемичный, редкий (в некоторых местах обычный) оседлый вид. Встречается в первичных и реже вторичных лесах.

Основной ареал в центре и на западе континента (за исключением безлесных территорий). Распространен в лесах Гвинеи, Сьерра-Леоне, Либерии, Кот-д'Ивуар, Ганы, Ю.-З. Нигерии, Камеруна, Центральноафриканской Республики, Судана, Уганды, Габона, Конго, Заира, Руанды и С.-З. Танзании.

Виды-воспитатели. Паразитирует на закрытогнездящихся видах. Среди достоверно установленных видов-воспитателей — златогузый бородастик (*Pogoniulus bilineatus*). Вероятными воспитателями также являются сероголовый гимнобукко (*Gymnobucco bonapartei*) и другие виды бородастиков (*Pogoniulus*) (Irwin, 1988).

Особенности биологии. Населяет темные, галерейные леса предгорий. Основу питания составляют пчелиный воск и взрослые пчелы, различные виды *Hymenoptera*, паукообразные. Кроме того, среди пищевых остатков обнаружены волокна растений.

Количество яиц в кладке точно не известно. Яйца белого цвета. Размеры (два яйца из яйцевода самки) — 17,2×13,3 и 18,0×13,0 мм.

***Indicator willcocksii* Alexander — Гвинейский медоуказчик.**

Распространение. Эндемичный, редкий, оседлый вид. Встречается в первичных и вторичных лесах. Основной ареал в центре и на западе континента. Распространен в лесах Гвинеи-Бисау, Либерии, Кот-д'Ивуар, Ганы, Центр. Нигерии, Камеруна, Юж. Чаде, Центральноафриканской Республики, Ю.-З. Судане, Центр. Заира, Зап. Уганды.

Особенности биологии. Основу питания составляют пчелиный воск, взрослые пчелы, различные виды муравьев, маленькие личинки моли и другие насекомые.

Сведений по размножению нет. Вероятно, гнездовой паразит.

***Indicator pumilio* Chopin — Короткоклювый медоуказчик.**

Распространение. Эндемичный, редкий, оседлый вид. Встречается в нагорных лесах. Распространен в лесах Вост. Заира, Зап. Уганды, Руанде и Зап. Кении.

Особенности биологии. Основу питания составляют пчелиный воск, взрослые пчелы, различные виды насекомых.

Сведений по размножению нет. Возможно, гнездовой паразит.

***Indicator meliphilus* (Oberholzer) — Восточноафриканский медоуказчик.**

Распространение. Эндемичный, редкий, оседлый вид. Встречается в лесах, включая прибрежные. Основной ареал в южной части континента. Распространен в лесах Вост. Уганды, на зап. и юге Кении, в Сев. Танзании, Центр. Анголе, на юге Заира, в Сев. Замбии, Зимбабве и Центр. Мозамбике.

Виды-воспитатели. Паразитирует на закрыто- и открытогнездящихся видах. Среди достоверно установленных видов-воспитателей — златогузый бородастик (*Pogoniulus bilineatus*). *Petronia superciliaris* отмечена как воспитатель птенцов восточноафриканского медоуказчика в сводке (Maskworth-Praed, Grant, 1970). Беннетова кампетера (*Camptothera bennettii*), указанная как хозяин медоуказчика (Benson, Benson, 1977; цит. по L. L. Short, J.F.M. Horne, 1988), сомнительна из-за большой разницы в размерах паразита и хозяина (Short, Horne, 1988).

Особенности биологии. Количество яиц в кладке точно не известно. Яйца белого цвета. Основу питания составляют пчелиный воск и взрослые пчелы, различные виды насекомых.

***Indicator xanthonotus* Blyth — Индийский медоуказчик.**

Распространение. Афганистан, Зап. Гималаи (Непал), Бирма.

Виды-воспитатели. Точно не известны. Предположительно воспитателями являются некоторые виды дятлообразных.

Особенности биологии. Населяет вечнозеленые леса на склонах гор.

***Indicator archipelagus* Temm. — Малайский медоуказчик**

Распространение. Малайзия, Индонезия (о-ва Суматра, Борнео).

Виды-воспитатели. Точно не известны. Предположительно воспитателями являются некоторые виды дятлообразных.

Особенности биологии. Населяет вечнозеленые леса.

2.4. ОТРЯД PASSERIFORMES — ВОРОБЬИНООБРАЗНЫЕ.

2.4.1. Семейство Icteridae — Трупиаловые.

2.4.1.1. Род *Molothrus* Swainson — Коровий трупиал.

***Molothrus rufoaxillaris* (Cassin) — Крикливый коровий трупиал.**

Распространение. Боливия, Парагвай, Уругвай, Аргентина, Ю.-В. Бразилия.

Виды-воспитатели. По всей территории ареала основным видом-воспитателем птенцов крикливого коровьего трупиала является бурокрылый коровий трупиал (*Molothrus badius*). Первые описания взаимоотношений этих двух видов сделаны еще в конце XIX века (Hudson, 1874; цит. по Н. Friedmann, 1963). В Аргентине в 1973—1980 гг. среди 499 гнезд 33-х видов яйца крикливого коровьего трупиала обнаружены только в 92 % гнезд (n=101) бурокрылого коровьего трупиала (Fraga, 1982). В то же время единичные случаи находок яиц и птенцов крикливого трупиала

ла зарегистрированы также у других видов: *Gnorimopsar chopi*, *Pseudoleistes virescens*, *Furnarius rufus*, *Taraba major*, *Pitangus sulphuratus*, *Mimus satwinius*, *Turdus rufiventris* и *Sicalis pelzelni* (Friedmann, 1963, 1966; Fraga, 1983, 1988, 1996; Mason, 1987).

Доля паразитированных гнезд у основного хозяина может быть высокой. Так, в 1973—1979 гг. в провинции Буэнос Айрес (Аргентина) в 80-ти гнездах бурокрылого коровьего трупиала (*Molothrus badius*) обнаружено 556 яиц и птенцов, среди которых 293 (52,7 %) принадлежали хозяину, а 263 (47,3 %) — крикливому трупиалу. Количество паразитированных гнезд бурокрылого коровьего трупиала в различных местообитаниях составляло 88—100 % (Fraga, 1983). Гнезд коричнево-желтого болотного кассика (*Pseudoleistes virescens*) в Аргентине в 1993—1994 гг. — 5,0 % (17 из 338-ми гнезд) (Mermoz, Reboreda, 1996). В 2-х гнездах (28,6 %, n=7) трупиала Чопи (*Gnorimopsar chopi*) в Аргентине обнаружено по 1 птенцу крикливого трупиала и 2 и 3 птенца хозяина (Fraga, 1996).

Особенности биологии. Наиболее вероятным типом брачных отношений крикливых коровьих трупиалов является моногамия. Так, результаты кольцевания трупиалов в провинции Буэнос Айрес (Аргентина) показали, что по крайней мере в течение сезона пары постоянны (Mason, 1987).

В гнездах хозяев обнаруживали 1—2 яйца крикливых трупиалов, часто вместе с яйцами других паразитических видов трупиалов. Соотношение количества яиц паразита и хозяина в кладках бурокрылого коровьего трупиала приблизительно равное — 0,95:1,00 (Fraga-Guido, 1982). Среди 17-ти гнезд коричнево-желтого болотного кассика (*Pseudoleistes virescens*), содержащих яйца трупиала, в 15-ти (88,2 %) обнаружено по одному и в 2-х — по два яйца паразита. При подкладке своего яйца самка крикливого коровьего трупиала повреждает часть яиц хозяина (Mermoz, Reboreda, 1996). По данным Р. Фраги, доля таких яиц может составлять 40 % (Fraga, 1983).

Яйца крикливого коровьего трупиала и основного хозяина (бурокрылого коровьего трупиала) сходны по размеру и массе, но отличаются формой и окраской скорлупы. Несмотря на это, только яйца, подложенные до начала кладки хозяином (15 %), были выброшены. Все другие яйца паразита были приняты бурокрылым трупиалом, но из подложенных после начала инкубации (35 %) птенцы не выжили. В среднем успешность вылета птенцов крикливого коровьего трупиала составляла 24 % (Fraga, 1983).

Интенсивное паразитирование гнезд бурокрылого трупиала объясняется не только близким родством и общим сходством с видом-паразитом. Этому способствует особое поведение хозяина, повышающее успешность размножения крикливого трупиала. По наблюдениям в пров. Буэнос Айрес (Аргентина), бурокрылый коровий трупиал снимает (и съедает) эктопаразитов (личинки мух *Philornis*, клещей) со своих птенцов и птенцов крикливого трупиала. Паразитирование 5—7 личинок мух на одном птенце обычно вызывает его гибель, чего не отмечалось в гнездах бурокрылого коровьего трупиала. Видимо, такое санитарное поведение хозяина является одной из причин, по которым крикливый коровий трупиал предпочитает паразитировать на этом виде (Fraga, 1984).

***Molothrus bonariensis* (Gm.) — Блестящий коровий трупиал.**

Распространение. Южная Америка. В начале 1900-х годов отмечен на о-вах Тринидад, Тобаго, Гренада. Затем распространился по малым Антильским островам (Барбадос, 1916; Сент-Люсия, 1931; Мартиника, 1948) (Post, Nakamura, Cruz, 1990). На о. Пуэрто-Рико блестящий коровий трупиал проник в 1955 г. (Woodworth, 1997). На о. Гаити — в 1972 году, чему способствовал, по наблюдениям в Доминиканской республике, завоз экзотических птиц (ткачиков, домовых воробьев и др.), которым трупиал подкладывает яйца (Arendt, Mora, 1984; Cruz, Wiley, 1989). В 1982—1993 гг. отмечен на Кубе, Багамских о-вах и Флориде (США). В 1996 г. зарегистрирован на п-ове Юкатан (Мексика) (Kluza, 1998). Тенденция к расширению ареала наблюдается и в настоящее время.

Виды-воспитатели. Список видов, у которых обнаруживали яйца или птенцов блестящего коровьего трупиала, по данным Г. Фридманна, в 1929 году включал 82 вида, а к 1963 году он увеличился до 148 видов (Friedmann, 1963). К середине 80-х годов список включал 201 вид, из которых для 53-х были известны факты выкармливания птенцов блестящего коровьего трупиала (Friedmann, Kiff, 1985; цит. по С. Ortega, 1998). На о. Пуэрто-Рико блестящий коровий трупиал паразитирует в гнездах 17-ти видов (Woodworth, 1997). На о. Сент-Люсия 90% случаев паразитизма приходится на виреона (*Vireo altiloquus*) и *Dendroica petechia* из 4-х зарегистрированных видов-воспитателей (Post, Nakamura, Cruz, 1990). На островах Тринидад и Тобаго за 50—60 лет наблюдений основные воспитатели сохранили свой статус. Как и в 1920—1940 гг., высокий процент паразитированных гнезд отмечен у трех видов (*Agelaius icterocephalus*, *Troglodytes aëdon* и *Sturnella (Leistes) militaris*). На их долю приходится 98,3 % всех зарегистрированных случаев паразитизма блестящего коровьего трупиала. Локальными воспитателями являются *Fluvicola pica*, *Arundinicola leucocephala*, *Thryothorus rutilus* и *Hylophilus aurantiifrons*. Кроме того, для островов зарегистрирован один новый вид-воспитатель — траурный королевский тиранн (*Tyrannus melancholicus*), так что общий список расширился и содержит 23 вида (Cruz, Manolis, Andrews, 1995).

К настоящему времени зарегистрировано 220 видов, в гнездах которых находили яйца или птенцов блестящего трупиала. Для 68-ми видов доказаны факты воспитания птенцов (Friedmann, 1963, 1966; Fraga, 1978, 1988; Perez-Rivera, 1986; Cavalcanti, Pimentel, 1988; Cruz, Manolis, Andrews, 1990, 1995; Post, Nakamura, Cruz, 1990; Piper, 1994; Llanes, de Armas, 1995; Ortega, 1998; Fernández, Mermoz, 2000).

Список видов, в гнездах которых обнаружены яйца или птенцы блестящего коровьего трупиала (подчеркнуты виды, для которых доказано воспитание птенцов трупиала):

<i>Agelaius cyanopus</i>	<u><i>Agelaius icterocephalus</i></u>	<u><i>Agelaius ruficapillus</i></u>
<u><i>Agelaius thilius</i></u>	<i>Agelaius xanthomus</i>	<i>Alectrurus tricolor</i>
<i>Aimophila strigiceps</i>	<u><i>Aimophila (Rhynchospiza) stolzmanni</i></u>	<i>Amblyramphus holosericeus</i>
<i>Anthus correndera</i>	<i>Anthus furcatus</i>	<i>Anthus lutescens</i>
<u><i>Anumbius anumbi</i></u>	<i>Arremon flavirostris</i>	<i>Arremonops conirostris</i>
<u><i>Arundinicola leucocephala</i></u>	<u><i>Asthenes baeri</i></u>	<i>Asthenes dorbignyi</i>
<i>Asthenes hudsoni</i>	<i>Asthenes patagonica</i>	<i>Asthenes sclateri</i>
<i>Atlapetes citrinellus</i>	<u><i>Atlapetes semirufus</i></u>	<i>Basileuterus flaveolus</i>
<i>Basileuterus leucophrys</i>	<i>Cacicus cela</i>	<i>Cacicus chrysopterus</i>

<i>Campylorhynchus fasciatus</i>	<i>Campylorhynchus griseus</i>	<i>Campylorhynchus nuchalis</i>
<i>Campylorhynchus turdinus</i>	<i>Catharus aurantiirostris</i>	<i>Columbina passerina</i>
<i>Columbina picui</i>	<i>Colaptes (Chrysoptilus) melanochloros</i>	<i>Certhiaxis cinnamomea</i>
<i>Conirostrum bicolor</i>	<i>Conirostrum cinereum</i>	<i>Conopias inornatus</i>
<i>Coryphistera alaudina</i>	<i>Coryphospingus cucullatus</i>	<i>Coryphospingus pileatus</i>
<i>Cranioleuca obsoleta</i>	<i>Cranioleuca pyrrhophia</i>	<i>Cranioleuca vulpina</i>
<i>Cyanocopsa cyanea</i>	<i>Cyclarhis gujanensis</i>	<i>Cypsnagra hirundiacea</i>
<i>Dacnis cayana</i>	<i>Dendroica adelaidae</i>	<i>Dendroica petechia</i>
<i>Diuca diuca</i>	<i>Dives dives</i>	<i>Dives dives warszewiczi</i>
<i>Donacospiza albifrons</i>	<i>Dulus dominicus</i>	<i>Elaenia albiceps</i>
<i>Elaenia flavogaster</i>	<i>Elaenia martinica</i>	<i>Emberizoides herbicola</i>
<i>Embernagra platensis</i>	<i>Empidonomus aurantio-atrocristatus</i>	<i>Empidonomus varius</i>
<i>Fluvicola albiventer</i>	<i>Fluvicola pica</i>	<i>Furnarius cristatus</i>
<i>Furnarius rufus</i>	<i>Geothlypis aequinoctialis</i>	<i>Gnorimopsar chopi</i>
<i>Gubernatrix cristata</i>	<i>Gymnomystax mexicanus</i>	<i>Hemithraupis guira</i>
<i>Hylophilus aurantiifrons</i>	<i>Hylophilus poicilotis</i>	<i>Hymenops perspicillatus</i>
<i>Icterus bonana</i>	<i>Icterus cayanensis</i>	<i>Icterus chrysater</i>
<i>Icterus chrysocephalus</i>	<i>Icterus dominicensis</i>	<i>Icterus grace-annae</i>
<i>Icterus icterus</i>	<i>Icterus laudabilis</i>	<i>Icterus nigrogulari</i>
<i>Knipolegus cabanisi</i>	<i>Knipolegus cyanirostris</i>	<i>Limnornis curvirostris</i>
<i>Leptasthenura aegithaloides</i>	<i>Lonchura cucullata</i>	<i>Lonchura punctulata</i>
<i>Loxigilla noctis</i>	<i>Machetornis rixosa</i>	<i>Macroagelaius imthurni</i>
<i>Metriopelia melanoptera</i>	<i>Mimus gilvus</i>	<i>Mimus longicaudatus</i>
<i>Mimus patagonicus</i>	<i>Mimus polyglottos</i>	<i>Mimus saturninus</i>
<i>Mimus thenca</i>	<i>Mimus triurus</i>	<i>Molothrus badius</i>
<i>Muscigralla brevicauda</i>	<i>Myiarchus antillarum</i>	<i>Myiarchus ferox</i>
<i>Myiarchus oberi</i>	<i>Myiarchus tyrannulus</i>	<i>Myiodynastes bairdii</i>
<i>Myiodynastes maculatus</i>	<i>Myospiza (Ammodramus) humeralis</i>	<i>Myiophobus fasciatus</i>
<i>Neothraupis fasciata</i>	<i>Oryzoborus angolensis</i>	<i>Oryzoborus crassirostris</i>
<i>Paroaria capitata</i>	<i>Paroaria coronata</i>	<i>Paroaria gularis</i>
<i>Passer domesticus</i>	<i>Pachyramphus polychopterus</i>	<i>Phacellodomus ruber</i>
<i>Phacellodomus rufifrons</i>	<i>Phacellodomus sibilatrix</i>	<i>Phacellodomus striaticeps</i>
<i>Phacellodomus striatocollis</i>	<i>Phaeoprogne tapera</i>	<i>Pheucticus aureo-ventris</i>
<i>Pheucticus chrysopleus</i>	<i>Phleocryptes melanops</i>	<i>Phrygilus patagonicus</i>
<i>Phrygilus unicolor</i>	<i>Phytotoma rutila</i>	<i>Piezornina cinerea</i>
<i>Piranga flava</i>	<i>Pitangus sulphuratus</i>	<i>Pitylus fuliginosus</i>
<i>Ploceus cucullatus</i>	<i>Polioptila dumicola</i>	<i>Poospiza cinerea</i>
<i>Poospiza hispaniolensis</i>	<i>Poospiza lateralis</i>	<i>Poospiza nigro-rufa</i>
<i>Poospiza torquata</i>	<i>Poospiza melanoleuca (cinerea)</i>	<i>Psarocolius decumanus</i>
<i>Pseudocolopterix flaviventris</i>	<i>Pseudoleistes guirahuro</i>	<i>Pseudoleistes virescens</i>
<i>Pseudoseisura cristata</i>	<i>Pseudoseisura gutturalis</i>	<i>Pyrocephalus rubinus</i>
<i>Pyrope (Xolmis) pyrope</i>	<i>Quiscalus lugubris</i>	<i>Quiscalus niger</i>
<i>Ramphocelus bresilius</i>	<i>Ramphocelus carbo</i>	<i>Rhinocrypta lanceolata</i>
<i>Rhodinocichla rosea</i>	<i>Sakesphorus bernardi</i>	<i>Saltator albicollis</i>
<i>Saltator aurantiirostris</i>	<i>Saltator coerulescens</i>	<i>Saltator similis</i>
<i>Saltatricula multicolor</i>	<i>Satrapa icterophrys</i>	<i>Schistochlamys melanopis</i>
<i>Serpophaga nigricans</i>	<i>Serpophaga subcristata</i>	<i>Sicalis auriventris</i>
<i>Sicalis flaveola</i>	<i>Sicalis luteola</i>	<i>Sporophila caerulescens</i>
<i>Spinus (Carduelis) barbatus</i>	<i>Spinus (Carduelis) magellanicus</i>	<i>Sporophila lineola</i>
<i>Sporophila minuta</i>	<i>Sturnella (Leistes) militaris</i>	<i>Sturnella loyca</i>
<i>Sturnella defillippi</i>	<i>Sturnella (Leistes) superciliaris</i>	<i>Suiriri suiriri</i>
<i>Synallaxis albescens</i>	<i>Synallaxis spixi</i>	<i>Tachycineta leucorrhoea</i>
<i>Tachyphonus rufus</i>	<i>Taraba major</i>	<i>Thamnophilus ruficapillus</i>
<i>Thlypopsis sordida</i>	<i>Thraupis bonariensis</i>	<i>Thraupis episcopus</i>
<i>Thraupis ornata</i>	<i>Thraupis palmarum</i>	<i>Thraupis sayaca</i>
<i>Thryothorus leucotis</i>	<i>Thryothorus rutilus</i>	<i>Thryothorus superciliaris</i>
<i>Tiaris bicolor</i>	<i>Tityra cayana</i>	<i>Troglodytes aedon</i>
<i>Turdus amaurochalinus</i>	<i>Turdus chiguanco</i>	<i>Turdus falklandii</i>
<i>Turdus leucomelas</i>	<i>Turdus nigriceps</i>	<i>Turdus nudigenis</i>
<i>Turdus plumbeus</i>	<i>Turdus rufiventris</i>	<i>Turdus serranus</i>
<i>Tyrannus dominicensis</i>	<i>Tyrannus melancholicus</i>	<i>Tyrannus niveigularis</i>

<i>Tyrannus tyrannus</i>	<i>Tyrannus savana</i> (<i>Muscivora turannus</i>)	<i>Vireo altiloquus</i>
<i>Vireo latimeri</i>	<i>Vireo olivaceus</i>	<i>Xanthopsar flavus</i>
<i>Xenopsaris albinucha</i>	<i>Xiphorhynchus picus</i>	<i>Xolmis cinerea</i>
<i>Xolmis irupero</i>	<i>Zenaida auriculata</i>	<i>Zenaida aurita</i>
<i>Zonotrichia capensis</i>		

Доля паразитированных гнезд потенциальных воспитателей зависит от многих факторов. Одним из них является доступность гнезд для подкладки яйца. У видов, устраивающих открытые гнезда, количество паразитированных кладок выше. Так, в Чили основным видом-воспитателем птенцов блестящего трупиала является обыкновенная диука (*Diuca diuca*). Среди 100 осмотренных гнезд этого вида 72 (72 %) содержали яйца или птенцов трупиала (Goodall, Johnson, Phillippi, 1946; цит. по Н. Friedmann, 1963). В провинции Буэнос-Айрес (Аргентина) яйца и птенцы блестящего коровьего трупиала отмечены у 8-ми видов воробьинообразных. Наибольшая доля паразитированных гнезд зарегистрирована у *Zonotrichia capensis* (66,0 %, n=50; 72,5 %, n=140), чему способствует совпадение периодов гнездования этих видов (перекрываются на 87 %) (King, 1973; Fraga, 1978). В пик размножения рыжегрудой зонотрихии число паразитированных гнезд возрастает до 100 % (King, 1973). Здесь же в 1992 г. 55 из 74-х гнезд коричнево-желтого болотного кассика (*Pseudoleistes virescens*) или 74,3 % были паразитированы и содержали в среднем на гнездо — $1,87 \pm 0,17$ яиц трупиала (Mermoz, Reboreda, 1994). В октябре 1994 — январе 1995 гг. обнаружено 70 гнезд рыжебрюхого дрозда (*Turdus rufiventris*), из которых 34 (48,6 %) содержали яйца блестящего коровьего трупиала (Lichtenstein, 1998). Средняя доля паразитированных гнезд в пяти колониях ржавоголового черного трупиалов (*Agelaius ruficapillus*) в Аргентине составила 48 % (Lyon, 1997). У другого близкородственного вида — желтоголового черного трупиала (*Agelaius icterocephalus*) в 1979—1981 и 1984 гг. на о. Тринидад — 40,3 % (n=377) (Cruz, Manolis, Andrews, 1990). У рыжебрюхого дрозда (*Turdus rufiventris*) 48,6 % гнезд (n=70) содержали яйца блестящего коровьего трупиала (Lichtenstein, 1998). Количество паразитированных блестящим коровьим трупиалом гнезд трех основных видов-воспитателей составило для *Troglodytes aëdon* 31,7 % всех гнезд (n=41); *Sturnella (Leistes) militaris* — 100 % (n=2) и для *Agelaius icterocephalus* 40,6 % (n=377). У случайных воспитателей паразитизм блестящего коровьего трупиала регистрировали в 1—5 % гнезд (Cruz, Manolis, Andrews, 1995). По другим наблюдениям, доля паразитированных гнезд крапивника (*Troglodytes aëdon*) трупиалом составила 21,6 % контролируемых гнезд (n=185) (Kattan, 1997). На о. Пуэрто-Рико количество паразитированных гнезд различных видов, по данным за 1975—1981 гг., составляло: *Dendroica petechia* — 76 %, *Vireo altiloquus* — 82 %, *Myiarchus antillarum* — 85 %, *Agelaius xanthomus* — 95 %, *Icterus icterus* — 100 %, *Icterus dominicensis* — 100 %. В то же время в гнезда *Tyrannus dominicensis*, *Turdus plumbeus*, *Lonchura cucullata*, *Mimus polyglottos*, *Quiscalus niger* блестящие трупиалы подкладывали яйца реже (2—17 % от всех гнезд) (Wiley, 1985). По другим данным, в 1976—1984 гг. среди 948 гнезд, принадлежащих 29 видам птиц из 5 отрядов, яйца или птенцы блестящего коровьего трупиала обнаружены в гнездах 10-ти видов: *Zenaida aurita*, *Columbiana passerina*, *Tiaris bicolor*, *Lonchura punctulata*, *Vireo latimeri*,

Vireo altiloquus, *Mimus polyglottos*, *Tyrannus dommicensis*. *Icterus dominicensis*, *Quiscalus niger*. Общее количество гнезд с паразитическими яйцами и птенцами составило 10,3 % (без голубей — 19,8 %), для наиболее распространенного вида-хозяина — *Icterus dominicensis* — 60,7 % (Perez-Rivera, 1986). Доля паразитированных гнезд эндемичного для Пуэрто-Рико вироона *Vireo latimeri* составляла 73—83 % (Woodworth, 1997).

У видов устраивающих куполо-шарообразные гнезда с маленьким диаметром летка, количество паразитированных кладок ниже. Так, в Аргентине доля паразитированных гнезд (n=217) рыжего настоящего печника (*Furnarius rufus*) составляла 9,2% (Friedmann, 1963). Единичные находки яиц или птенцов блестящего коровьего трупиала отмечены также у представителей родов *Anumbius*, *Synallaxis*, *Cranioleuca*, *Phacellodotus*, устраивающих сходные гнезда.

Важным фактором, влияющим на уровень паразитизма, является активная охрана гнезд хозяевами. Так, доля паразитированных гнезд *Amblyramphus holosericeus* составляла 14,2—15,4 %, что, вероятно, связано с постоянным пребыванием у гнезда (охраной) хотя бы одного из родителей, тогда как у коричнево-желтого болотного кассика (*Pseudoleistes virescens*) этот показатель был 52—74,3 % паразитированных гнезд (Mermoz, Fern6ndez, 1999; Fern6ndez, Mermoz, 2000; Mermoz, Reboreda, 1994, 1999). Еще одним видом, активно охраняющим гнезда, является полосатый кактусовый крапивник (*Campylorhynchus nuchalis*). Доля паразитированных гнезд этого вида блестящим трупиалом составила 16 % от всех осмотренных (Piper, 1994). Одиночно расположенные гнезда желтоголового черного трупиала на о. Тринидад больше подвержены паразитизму (до 76 %), чем гнезда на периферии (50 %) и в центре колонии (24 %), что, вероятно, связано с коллективной защитой гнезд в колонии (Cruz, Manolis, Andrews, 1990).

Доля гнезд с яйцами блестящего коровьего трупиала у одного и того же вида может существенно изменяться в различных биотопах. Так, все гнезда желтоплечего черного трупиала (*Agelaius xanthomus*), расположенные в мангровых зарослях (n=53), содержали яйца паразита, а из 19-ти гнезд, расположенных в более сухих местах, — только 15,8 %. Кроме того, интенсивность паразитирования гнезд в мангровых зарослях была выше, чем в других местах (3,9 и 2,8 яиц на гнездо соответственно) (Post, Wiley, 1977). По другим наблюдениям, здесь же (о. Пуэрто-Рико) количество паразитических яиц в одном гнезде варьировало от 1 до 8, в среднем составляло 2,34 яйца (Perez-Rivera, 1986). У другого вида — *Neothraupis fasciata* — гнезда в естественных биотопах почти не подвергались паразитизму (Cavalcanti, Pimentel, 1988).

В гнездах некоторых видов-воспитателей наблюдается совместный паразитизм симпатрических видов трупиалов. Так, в 4,1 % гнезд коричнево-желтого болотного кассика (*Pseudoleistes virescens*) близ г. Дженерал-Лавалли (Аргентина) в 1993—1994 гг. отмечены яйца двух видов паразитических трупиалов одновременно. В одном гнезде хозяина содержалось от 1 до 5 яиц блестящего коровьего трупиала и 1—2 яйца крикливого коровьего трупиала (Mermoz, Reboreda, 1996). Совместное паразитирование этих двух видов отмечено также в Аргентине и в гнездах бурокрылого коровьего трупиала (*Molothrus badius*). Из 137-ми вылупив-

шихся птенцов 88 (64,2 %) были птенцами хозяина, 44 (32,2 %) и 5 (3,6 %) птенцами паразитических трупялов (*Molothrus rufoaxillaris* и *Molothrus bonariensis*, соответственно) (Fraga, 1983).

Особенности биологии. Наблюдения за окольцованными птицами в провинции Буэнос Айрес (Аргентина) в 1978—1979 гг. показали, что связь между самцом и самкой в период размножения выражена слабо. Взаимоотношения полов в этот период (в отличие от других видов трупялов) имеют скорее промискуитетный характер, нежели моно- или полигамный (Mason, 1987).

Давно известно, что поиск гнезд потенциальных хозяев трупялы осуществляют целенаправленно, путем наблюдений (фиксируя строительство или защиту участка) или выпугивая птиц с гнезд (Hudson, 1920; Hann, 1941; цит. по Н. Friedmann, 1963; Norman, Robertson, 1975; Wiley 1988; Strausberger, 1998 и др.). Обнаруженные гнезда самка трупяла часто проверяет, регистрируя их содержимое, причем наиболее интенсивное посещение гнезд отмечено в день начала кладки видом-воспитателем (Wiley, 1988). Такое поведение проявляется, несмотря на выраженную агрессивность к блестящему коровьему трупялу со стороны потенциальных хозяев. Причем по отношению к самкам агрессивность выше (82 % случаев), чем к самцам (50 %) (Cruz, Manolis, Andrews, 1990). Возможно, отчасти данное обстоятельство способствовало выработке у самок трупялов способности быстро откладывать свои яйца. По имеющимся данным, в гнезда *Quiscalus niger*, *Icterus dominicensis*, *Agelaius xanthomus* и *Agelaius icterocephalus* яйцо было подложено в 13-ти случаях в течение 0,5—2,0 минут. Время, затрачиваемое видами-хозяевами на откладку каждого яйца, составляет от 13-ти до 62-х минут (Wiley, Wiley, 1980; цит. по S. G. Sealy, D. L. Neudorf, D. P. Hill, 1995).

Специальные наблюдения Г. Каттана показали, что самки блестящего коровьего трупяла периодически контролировали гнезда хозяев (крапивника *Troglodytes aëdon*). Особенно часто это происходило в начале и в период окончания строительства гнезда. Каждая самка наблюдала за несколькими гнездами крапивника, что способствовало определенной синхронизации откладки яиц. 47 % яиц были отложены трупялом в незавершенные кладки крапивника, 35 % — еще до начала откладки яиц хозяином, а 18 % — после завершения кладки. Кроме того, самки трупяла отложили еще 82 яйца в 20 пустых брошенных гнезда крапивника (Kattan, 1997). В другом исследовании синхронная откладка яиц трупялом и коричнево-желтым болотным кассиком (*Pseudoleistes virescens*) отмечена в 80 % случаев (Mermoz, Reboreda, 1999).

В гнездах различных видов хозяев обнаруживали одновременно до 20-ти яиц нескольких самок блестящего коровьего трупяла. У коричнево-желтого болотного кассика (*Pseudoleistes virescens*) — 10—17 яиц трупяла, белобрового певчего пересмешника (*Mimus saturninus*) — 14 яиц, отложенных не менее чем семью самками. В другом гнезде пересмешника 14 яиц были отложены 14-ю различными самками трупяла (Ottow, цит. по Н. Friedmann, 1963). Одно из гнезд красногрудого лугового трупяла (*Sturnella militaris*) содержало 19 яиц трупяла, а гнезда настоящего печника (*Furnarius*) — 15, 17, 20, 25, 26 и даже в одном случае —

37 яиц (Friedmann, 1963). Однако почти все эти находки зарегистрированы в брошенных гнездах хозяев. В жилых гнездах отмечено значительно меньшее число яиц блестящего трупиала. Так, в Аргентине в 29-ти гнездах рыжегрудой зонотрихии (*Zonotrichia capensis*) было обнаружено 59 яиц трупиала, в среднем 2,03 яйца на гнездо. 15 (51,7 %) гнезд (из 29-ти) содержали одно яйцо вида-паразита, 4 (13,8 %) — два, 6 (20,7 %) — три, 2 (6,9 %) — четыре и 2 (6,9 %) — пять яиц блестящего коровьего трупиала (Fraga, 1978). По наблюдениям на о. Тринидад, в гнездах желтоголового черного трупиала (*Agelaius icterocephalus*) обнаружено в среднем по годам 1,3—1,49 яйца (максимально до 4-х яиц в одном гнезде) блестящего коровьего трупиала (Cruz, Manolis, Andrews, 1990).

Специальное исследование внешней морфологии яиц блестящего трупиала в 14-ти гнездах хозяев — ржавоголовых черных трупиалов (*Agelaius ruficapillus*) показало, что все самки паразита отложили только по одному яйцу в гнездо. Если в гнезде встречалось несколько яиц трупиала, это были яйца нескольких самок (Lyon, 1997).

Подкладка яиц трупиалом происходит в утренние часы, обычно перед рассветом. Часть яиц хозяина при этом самка удаляет или повреждает. По наблюдениям в Пуэрто Рико, самка блестящего коровьего трупиала перед откладкой своего яйца прокалывала часть уже отложенных в данное гнездо яиц, причем не только вида-хозяина, но и яйца других самок трупиала (Post, Wiley, 1977). В Аргентине самка блестящего трупиала удалила при подкладке в среднем 1,04 яйца зонотрихии (Fraga, 1978). По другим данным — повреждала 55,9 % яиц хозяина (Lichtenstein, 1998). Имеются также наблюдения о расклеивании яиц и самцами блестящего трупиала, и не только в момент подкладки. Например, в Аргентине трупиалы продолжали уничтожать яйца других птиц и после окончания их собственного периода размножения, причем с не меньшей частотой. Хой наблюдал, как самец блестящего трупиала расклевал все яйца (три) в гнезде сине-желтого трауписа (*Thraupis bonariensis*), когда насиживающая птица ненадолго оставила гнездо (Ной, 1961; цит. по Н. Friedmann, 1963).

Средние размеры яиц — 20,3×16,7 мм (Post, Wiley 1977a). Блестящий коровий трупиал откладывает яйца двух окрасочных морф: чисто-белые и беловатые с красно-коричневым крапом. Самки и той и другой морф откладывают яйца в гнезда хозяев не зависимо от окраски их собственных яиц. То есть, абсолютного сходства яиц хозяина и паразита практически никогда не наблюдается. Яйца либо резко отличаются по окраске, либо имеют приблизительное сходство. Тем не менее, большинство видов-воспитателей принимает как белые, так и крапчатые яйца трупиала, что показано наблюдениями и специальными экспериментами. Так, в Аргентине ржавоголовые черные трупиалы (*Agelaius ruficapillus*) всегда принимали натуральные яйца блестящего трупиала различных морф, а также искусственные яйца (Lyon, 1997). Крапивник (*Troglodytes aëdon*), как правило, не дискриминирует яйца паразита и принимает их на любой стадии. Только 6 (4,0 %) из 150-ти яиц трупиала были уничтожены хозяином. (Kattan, 1997).

В то же время для ряда видов характерна либо частичная, либо почти абсолютная дискриминация яиц паразита. Например, в Аргентине ви-

лохвостый королевский тиранн (*Tyrannus savana*) выбрасывает яйца буроголового коровьего трупиаала, а в Бразилии, как показали опыты, принимает яйца паразита, подложенные при инкубации (Cavalcanti, Pimentel, 1988). Такие виды, как белобровый певчий пересмешник (*Mimus saturninus*) и коричнево-желтый болотный кассик (*Pseudoleistes virescens*), выбрасывали яйца трупиаалов только белой окраски (Mason, 1986; Mermoz, Reboreda, 1999). На о. Сент-Люсия только один вид — серый королевский тиранн (*Tyrannus dominicensis*) — дискриминирует часть яиц блестящего трупиаала (Post, Nakamura, Cruz, 1990). В опытах на Багамских островах серый тиранн выбрасывал 80 % подложенных искусственных яиц трупиаала в течение первых 24-х часов, а спустя сутки этот процент увеличивался до 85 (Baltz, Burhans, 1998). Сходные уровни дискриминации зарегистрированы в популяции тиранна в Пуэрто-Рико (87,5 %, Cruz et al., 1985; цит. по М. Baltz, D. Burhans, 1998). Однако на о. Пуэрто-Рико блестящий коровий трупиаал проник в 1955 г., а на Багамские острова — только в 1993 году, поэтому поведение дискриминации яиц паразита так быстро развиться не могло. Вероятно, наблюдаемое в популяции серого тиранна Багамских островов поведение — наследственная черта, которая появилась в ответ на межвидовой гнездовой паразитизм (Baltz, Burhans, 1998).

Другой формой защиты от паразитизма является оставление кладок с паразитическими яйцами. Подобное поведение наблюдали на о. Пуэрто-Рико у *Tiaris bicolor*, *Lonchura punctulata* и *Mimus polyglottos*, которые бросали гнезда после появления в них яиц блестящего трупиаала (Perez-Rivera, 1986).

Птенцы блестящего коровьего трупиаала вылупляются, как правило, раньше птенцов хозяина и их активность при выпрашивании корма выше, чем у птенцов хозяина. Сравнение скорости роста птенцов хозяина в гнездах с паразитическими птенцами и без них в Пуэрто-Рико показало, что в небольших выводках *Agelaius xanthomus* и любых выводках *Quiscalus niger* без птенцов блестящего трупиаала птенцы хозяев росли быстрее, чем в выводках с птенцами паразита. У *Dendroica petechia* таких различий не отмечено (Wiley, 1986). Наблюдениями Г. Лихтенштейн в провинции Буэнос-Айрес (Аргентина) в 1994—1995 гг. было показано, что птенцы блестящего коровьего трупиаала не могут успешно конкурировать с птенцами хозяина (рыжебрюхого дрозда *Turdus rufiventris*), поскольку последние существенно крупнее по общим размерам. Во всех паразитированных гнездах, где в виде эксперимента было оставлено по 1 птенцу хозяина и паразита, в 68,7 % случаев птенцы трупиаала погибли от истощения, тогда как птенцы дрозда успешно покинули гнезда (Lichtenstein, 1998). Последующие специальные наблюдения и видеосъемка за развитием птенцов трупиаала в гнездах рыжебрюхих дроздов показали, что невысокая успешность выкармливания птенцов трупиаала может объясняться не только более крупными размерами птенцов хозяина, но и определенной родителемской дискриминацией. Птенцы трупиаала имеют видимые внешние различия с птенцами хозяев (у дрозда клювные валики и ротовая полость желтые, у трупиаала — красные). Возможно, поэтому, когда оба птенца выпрашивали корм одновременно, дрозды отдавали предпочте-

ние своим, хотя кормили все же и птенцов трупиала (Lichtenstein, 2001).

Итоговая успешность размножения трупиала в гнездах различных видов-воспитателей, как правило, невысока. Часть яиц, отложенных неудачно (в пустые гнезда, сильно насиженные или брошенные кладки), погибает. Часть яиц, как указывалось выше, дискриминируют некоторые хозяева. Не все виды-воспитатели успешно выкармливают птенцов трупиала. Это может быть как по причинам развития поведения дискриминации птенцов паразита хозяином (например, рыжебрюхим дроздом), так и по причинам физической неспособности. Так, изучение развития птенцов хозяина и паразита в гнездах рыжегрудой зонотрихии (*Zonotrichia capensis*) показало, что последняя может выкормить не более 4-х своих или 2-х птенцов трупиала. По наблюдениям в природе, у пары отмечали всегда только одного птенца вида-паразита (King, 1973; Fraga, 1978). Однако основной причиной, снижающей успешность размножения трупиалов, является хищничество. По этой причине на о. Пуэрто-Рико, несмотря на высокий уровень паразитизма гнезд виреона (*Vireo latimeri*) блестящим коровьим трупиалом, лишь из 13—19 % гнезд благополучно вылетают птенцы (и паразита и хозяина) (Woodworth, 1997). Успешность размножения другого вида-воспитателя трупиала — рыжегрудой зонотрихии (по той же причине) — составляет 0,7 слетка на гнездо. Правда, присутствие в гнезде птенцов трупиала сокращает количество слетков хозяина в среднем еще на 0,4 птенца (King, 1973; Fraga, 1978).

На о. Пуэрто-Рико паразитизм блестящего трупиала в гнездах 11-ти видов птиц снижал в среднем успешность размножения хозяев на 41 %. В гнездах с яйцами или птенцами трупиала успешность вылупления была ниже на 12 %, а доля слетков — на 67 % (Willey, 1985). В ряде случаев снижение численности отдельных видов (из числа хозяев блестящего трупиала) связывают с влиянием паразитизма. Так, наблюдаемое с 1950-х гг. резкое сокращение численности желтоплечего черного трупиала (*Agelaius xanthomus*) коррелирует с появлением и ростом численности блестящего коровьего трупиала, паразитизм которого снижает успех размножения хозяина в среднем на 0,39 слетка/гнездо (Post, Willey, 1977). Вместе с тем детальный анализ всех причин гибели показывает, что паразитизм трупиалов (по крайней мере у некоторых видов) не столь существенно влияет на успешность размножения. Наблюдениями на о. Тринидад в 1979—1981 и 1984 гг. установлено, что птенцы желтоголового черного трупиала (*Agelaius icterocephalus*) успешно вылетели из 0,16 и 0,14 % паразитированных и из 0,11 и 0,16% непаразитированных гнезд (по годам, соответственно). По данным исследователей, низкий успех размножения вида-хозяина определяется, в первую очередь, хищничеством (крыс, муравьев, змей, режее луней) (Cruz, Manolis, Andrews, 1990).

***Molothrus aeneus* (Wagler) — Красноглазый коровий трупиал.**

Распространение. Северная граница ареала проходит по юго-западу США (Юж. Калифорния и Аризона, с.-з. Нью Мексико, Юж. Техас и Луизиана). Встречается в Мексике, Центральной Америке (Гватемале, Сальвадоре, Гондурасе, Никарагуа, Коста-Рике, Панаме). В Южной Америке распространен на с.-з. Колумбии.

Виды-воспитатели. Список видов, у которых обнаруживали яйца или птенцов красноглазого коровьего трупиаала, по данным Г. Фридманна в 1963 году включал 52 вида, а к 1966 году увеличился до 56-ти видов (Friedmann, 1963, 1966). В настоящее время общее количество зарегистрированных видов, в гнездах которых находили яйца или птенцов трупиаала, составляет более 80-ти (Friedmann, 1963, 1966; Bowers, Dunning, 1984; Carter, 1986; 1987; Clotfelter, 1995; Ortega, 1998; Brush, 2000; Davies, 2001).

Основными видами-воспитателями птенцов красноглазого коровьего трупиаала являются представители семейств трупиааловых (*Icteridae*) и вьюрковых (*Fringillidae*). По данным Г. Фридманна, среди 76-ти зарегистрированных случаев паразитизма красноглазого коровьего трупиаала до 1929 года 51 (67,1 %) приходился на четыре вида цветных трупиаалов (*Icterus*). К 1963 году из 186-ти случаев на 9 видов цветных трупиаалов приходилось 84 находки, или 45,2 %. Однако некоторое уменьшение доли находок не означает снижения роли цветных трупиаалов как воспитателей птенцов коровьего трупиаала. Автор объясняет это преобладающим желанием исследователей публиковать данные по новым видам-воспитателям (Friedmann, 1963).

Количество паразитированных гнезд хозяев может быть достаточно высоким. Так, из 11-ти осмотренных гнезд рыжешейной овсянки чиапа (*Melospiza kieneri*) 9 (81,8 %) содержало от одного до пяти яиц трупиаала (J. Stuart Rowley; цит. по Н. Friedmann, 1963). В одном из парков г. Мехико из 13-ти гнезд певчей зонотрихии *Zonotrichia (Melospiza) melodia* шесть (46,1 %) содержали яйца (1—3) или птенцов коровьего трупиаала. Всего в 13-ти гнездах содержалось 14 яиц и 6 птенцов воробья, а также 13 яиц и два птенца трупиаала (Dickerman, 1960; цит. по Н. Friedmann, 1963). По наблюдениям М. Картера, на юге Техаса в отдельные годы яйца трупиаала находили во всех без исключения гнездах видов-хозяев (Carter, 1986).

Яйца красноглазого коровьего трупиаала, так же, как и яйца других паразитических трупиаалов, обнаруживали и в гнездах необычных видов-хозяев. Так, на юге Техаса яйцо красноглазого трупиаала было найдено в гнезде желтоклювой американской кукушки (*Coccyzus americanus*) (Clotfelter, 1995). Здесь же отмечен случай выкармливания птенцов красноглазого трупиаала новым видом-воспитателем — западным королевским тиранном (*Tyrannus verticalis*) и 2-й случай успешного выкармливания выводка трупиаала королевским тиранном (*Tyrannus couchii*), обычно дискриминирующим яйца трупиаала (Clotfelter, 1995).

Список видов, в гнездах которых обнаружены яйца или птенцы красноглазого коровьего трупиаала (подчеркнуты виды, для которых доказано воспитание птенцов трупиаала):

<u><i>Agelaius phoeniceus</i></u>	<i>Aimophila humeralis</i>	<i>Aimophila rufescens</i>
<i>Aimophila ruficauda</i>	<i>Amaurospiza concolor</i>	<i>Amblycercus holosericeus</i>
<i>Arremonops conirostris</i>	<u><i>Arremonops rufivirgata</i></u>	<i>Atlapetes albinucha</i>
<u><i>Atlapetes gutturalis</i></u>	<i>Basileuterus rufifrons</i>	<i>Campylorhynchus rufinucha</i>
<i>Cardinalis cardinalis</i>	<i>Cardinalis sinuatus</i>	<i>Cassicus melanicterus</i>
<u><i>Catharus aurantiirostris</i></u>	<i>Catharus gracilirostris</i>	<i>Catharus occidentalis</i>

<i>Coccyzus americanus</i>	<i>Columbina passerina</i>	<i>Cyanocorax yncas</i>
<i>Dendroica chrysoparia</i>	<i>Empidonax fulvifrons</i>	<i>Guiraca caerulea</i>
<i>Habia fuscicauda</i>	<i>Habia rubica</i>	<i>Icteria virens</i>
<i>Icterus galbula (bullockii)</i>	<i>Icterus cucullatus</i>	<i>Icterus graduacauda</i>
<i>Icterus gularis</i>	<i>Icterus parisorum</i>	<i>Icterus pectoralis</i>
<i>Icterus pustulatus</i>	<i>Icterus spurius</i>	<i>Icterus wagleri</i>
<i>Melospiza biarcuatum</i>	<i>Melospiza kieneri</i>	<i>Melospiza leucotis</i>
<i>Mimus gilvus</i>	<i>Mimus polyglottos</i>	<i>Muscivora forficata</i>
<i>Myioborus pictus</i>	<i>Myiodynastes luteiventris</i>	<i>Myiozetetes similis</i>
<i>Pachyrhamphus aglaiae</i>	<i>Parula pitiayumi</i>	<i>Passerina ciris</i>
<i>Pheucticus melanocephalus</i>	<i>Pipilo albicollis</i>	<i>Pipilo erythrophthalmus (maculatus)</i>
<i>Pipilo fuscus</i>	<i>Piranga bidentata</i>	<i>Piranga erythrocephala</i>
<i>Piranga flava</i>	<i>Piranga rubra</i>	<i>Pitangus sulphuratus</i>
<i>Poliophtila albiloris</i>	<i>Psarocolius wagleri</i>	<i>Ramphocelus passerinii</i>
<i>Sporophila torqueola</i>	<i>Thryomanes bewickii</i>	<i>Thryothorus felix</i>
<i>Thryothorus ludovicianus</i>	<i>Thryothorus modestus</i>	<i>Thryothorus pleurostictus</i>
<i>Thryothorus sinaloa</i>	<i>Toxostoma curvirostre</i>	<i>Toxostoma lecontei</i>
<i>Toxostoma longirostre</i>	<i>Turdus grayi</i>	<i>Turdus rufo-palliatus</i>
<i>Tyrannus couchii</i>	<i>Tyrannus forficatus</i>	<i>Tyrannus melancholicus</i>
<i>Tyrannus verticalis</i>	<i>Vireo brevipennis</i>	<i>Vireo olivaceus</i>
<i>Vireo solitarius (plumbeus)</i>	<i>Zenaida asiatica</i>	<i>Zenaida macroura</i>
<i>Zonotrichia (Melospiza) melodia</i>	<i>Zonotrichia capensis</i>	

Особенности биологии. Численность красноглазого коровьего трупиала в период размножения варьирует в зависимости от биотопа. По наблюдениям на юге Техаса (США), она изменялась от 0,14 до 4,29 особей/га и наиболее высокой была в местах концентрации основных видов-воспитателей (*Arremonops rufivirgata* и *Toxostoma longirostre*). Всего в этом районе отмечено 7 видов хозяев трупиала (Carter, 1986).

В южные районы США трупиалы прилетают в середине апреля, а начинают откладывать яйца в начале мая. Во время поисков гнезд самки трупиала могут образовывать группы до 6 особей, однако в сумерках, когда они подкладывают свои яйца, группы не отмечались. По наблюдениям М. Картера, самки красноглазого коровьего трупиала подкладывают свои яйца вне зависимости от числа яиц, уже имеющихся в гнезде хозяина, и степени их насиженности. Причем при подкладке своего яйца самка трупиала повреждает одно из яиц, находящихся в гнезде (обычно протыкает яйцо клювом). В 67 % зарегистрированных случаев было повреждено яйцо хозяина, в 33 % — яйцо другой самки трупиала (Carter, 1986). В одном гнезде за сутки может появиться до 5 яиц паразита, отложенных разными самками. Всего же, по данным М. Картера, в одном гнезде находили до семи яиц трупиала. Другими наблюдениями установлено, что количество яиц паразита в одном гнезде может быть и больше. Так, в трех гнездах кардинала (*Cardinalis cardinalis*) на юге штата Техас (США) было обнаружено от 6-ти до 8-ми яиц красноглазого коровьего трупиала в каждом (Webster, 1963; цит. по Н. Friedmann, 1963). Здесь же было найдено гнездо перуанской разноцветной сойки (*Cyanocorax yncas*), содержащее 11 яиц красноглазого коровьего трупиала (Clotfelter, 1995).

Яйца красноглазого коровьего трупиала имеют равномерную голубоватую окраску без пестрин, то есть практически лишены индивидуальной изменчивости и хорошо отличаются от яиц видов-хозяев.

Птенцы вылупляются через 10—13 суток, как правило, раньше или одновременно с птенцами хозяев. В случаях подкладок яиц в насиженные кладки вылупление птенцов трупиала может происходить и спустя 5 дней после вылупления самого младшего из птенцов-хозяев. В таких случаях они не выживают. Критической для птенцов трупиала является разница в двое и более суток. При вылуплении позднее птенцов хозяина от 1 до 36 часов 77 % птенцов трупиала выживают до вылета из гнезда (Carter, 1986).

***Molothrus ater* (Bodd.) — Буроголовый коровий трупиал.**

Распространение. Северная Америка. До 1800 г. ареал сохранялся в пределах северо-американских прерий. С развитием сельского хозяйства распространился по всей Сев. Америке, в конце XIX в. заселил с.-в. территории Канады, в 50-х годах XX в. распространился на о. Ньюфаундленд, провинцию Онтарио, Квебек и Британскую Колумбию (1955) (Darveau, 1988). Первые доказательства размножения буроголового коровьего трупиала в шт. Флорида (США) были получены из окрестностей г. Пенсакола в 1956—1957 г. (Hoffman, Woofenden, 1986). В эти же годы зарегистрирован в шт. Джорджия, а к 60-м — в шт. Алабама. В настоящее время широко распространен по территории Северной Америки (Центр. и Южная Канада, США и Мексика).

Виды-воспитатели. Количество зарегистрированных видов-хозяев буроголового коровьего трупиала на различных территориях коррелирует с их площадью. На локальных участках это обычно 1—8 видов, для более крупных территорий — десятки. Например, для с.-в. части шт. Иллинойс зарегистрировано 18 видов-хозяев (Strausberger, Ashley, 1997), а в целом для штатов Канзас и Айова (США) — 48 и 61 вид-воспитатель, соответственно (Lowther 1984, 1985; De Geus, Best, 1991). В Сев. Америке буроголовый коровий трупиал паразитирует на 216 видах птиц, из которых 139 выкармливают его птенцов (Rothstein, 1982). Для всего ареала — более 220 видов, для 144 из которых доказаны факты воспитания птенцов трупиала (Friedmann, 1963, 1966; Power, 1966; Taylor, 1966; Hobson, 1974; Rolfs et al., 1974; цит. по P. Lowther, 1984; Klaas, 1975; Platt, 1975; цит. по P. Lowther, 1984; Hill, 1976; Kinp et al., 1976; Wilson, 1976; цит. по P. Lowther, 1984; Rothstein, 1976; Woodward, 1976; Cain, McCuiston, 1977; Elliott, 1978; Petrinovich, Patterson, 1978; Scott, 1977; Middleton, 1977; Woodward, Woodward, 1979; Clark, Robertson, 1981; Linz, Bolin, 1982; Houston, Brown, 1982; Rothstein, 1982; Finch, 1983; Verner, Ritter, 1983; Zimmerman, 1983; цит. по P. Lowther, 1984; Bowers, Dunning, 1984; Lowther, 1984, 1985; Airola, 1986; Crzybowski, Clapp, Marshall, 1986; Murphy, 1986; Miles, 1986; Murphy 1986; Picman, 1986; Briskie, Sealy, 1987; Wolf, 1987; Sedgwick, Knopf, 1988; Marvil, Cruz, 1989; Petit, 1989; Weatherhead, 1989; Briskie, Sealy, Hobson, 1990; Coker, Confer, 1990; Freeman, Gori, Rohwer, 1990; De Geus, Best, 1991; Earley, 1991; Spencer, 1992, цит. по N. Davies, 2001; Hoover, Brittingham, 1993; Robinson et al., 1995; цит. по N. Davies, 2001; Uyehara, Narins, 1995; Kozlovic, Knapton,

Barlow, 1996; Goguen, Mathews, 1996; Braden, McKernan, Powell, 1997; Eckerle, Breitwisch, 1997; Stutchbury, 1997; Sargent et al., 1997; Curson, Goguen, Mathews, 1998; Davis, Sealy, 1998; Messerly, 1998; Rukavina, 1998; Strausberger, 1998; Wilson, Cooper, 1998; Chace, Cruz, 1999; Clotfelter, Yasukawa, 1999; Davis et al., 1999; Morse, Robinson, 1999, цит. по N. Davies, 2001; Friesen, Wyatt, Cadman, 1999; Spautz, 1999; Whitfield, Enos, Rowe, 1999; Winter, 1999; Koons, 2000; Peer et al., 2000; Ward, Smith, 2000; Strausberger, 2001; Ortega, Ortega, 2001; Burhans, Strausberger, Carey, 2001; Hersek et al., 2002).

Как и в случаях с другими поливидовыми облигатными гнездовыми паразитами, яйца буроголового коровьего трупиала обнаруживали в гнездах видов, неспособных выкормить птенцов трупиала: *Anas discors*, *Aythya affinis*, *Buteo regalis*, *Larus californicus*, *Sterna hirundo*, *Bartramia longicauda*, *Phalaropus tricolor*, *Tringa (Actitis) macularia*, *Charadrius vociferus*, *Zenaida macroura*, *Columbina passerina*. Эти случаи можно отнести к поведению «сброса» яйца в гнездо случайного вида. В общем списке эти виды не указаны.

Список видов, в гнездах которых обнаруживали яйца или птенцов буроголового коровьего трупиала:

<i>Acanthis flammea</i>	<i>Agelaius phoeniceus</i>	<i>Agelaius tricolor</i>
<i>Aimophila aestivalis</i>	<i>Aimophila carpalis</i>	<i>Aimophila cassinii</i>
<i>Aimophila ruficeps</i>	<i>Ammodramus bairdii</i>	<i>Ammodramus caudacutus</i>
<i>Ammodramus henslowii</i>	<i>Ammodramus leconteii</i>	<i>Ammodramus maritimus</i>
<i>Ammodramus savannarum</i>	<i>Amphispiza belli</i>	<i>Amphispiza bilineata</i>
<i>Anthus spragueii</i>	<i>Archilochus colubris</i>	<i>Arremonops rufivirgata</i>
<i>Auriparus flaviceps</i>	<i>Bombycilla cedrorum</i>	<i>Bombycilla garrulus</i>
<i>Calamospiza melanocorys</i>	<i>Calcarius mccownii</i>	<i>Calcarius ornatus</i>
<i>Cardinalis cardinalis</i>	<i>Carpodacus mexicanus</i>	<i>Carpodacus purpureus</i>
<i>Catharus fuscescens</i>	<i>Catharus guttatus</i>	<i>Catharus ustulatus</i>
<i>Certhia familiaris</i>	<i>Chamaea fasciata</i>	<i>Chlorura chlorura</i>
<i>Chondestes grammacus</i>	<i>Cistothorus palustris</i>	<i>Coccythraustes vespertinus</i>
<i>Coccyzus americanus</i>	<i>Coccyzus erythrophthalmus</i>	<i>Contopus sordidulus</i>
<i>Contopus virens</i>	<i>Corvus brachyrhynchos</i>	<i>Cyanocitta cristata</i>
<i>Dendroica caerulescens</i>	<i>Dendroica castanea</i>	<i>Dendroica cerulea</i>
<i>Dendroica chrysoparia</i>	<i>Dendroica coronata</i>	<i>Dendroica discolor</i>
<i>Dendroica dominica</i>	<i>Dendroica fusca</i>	<i>Dendroica graciae</i>
<i>Dendroica kirtlandii</i>	<i>Dendroica magnolia</i>	<i>Dendroica nigrescens</i>
<i>Dendroica occidentalis</i>	<i>Dendroica palmarum</i>	<i>Dendroica pennsylvanica</i>
<i>Dendroica petechia</i>	<i>Dendroica pinus</i>	<i>Dendroica tigrina</i>
<i>Dendroica virens</i>	<i>Dolichonyx oryzivorus</i>	<i>Dumetella carolinensis</i>
<i>Empidonax difficilis</i>	<i>Empidonax flaviventris</i>	<i>Empidonax fulvifrons</i>
<i>Empidonax minimus</i>	<i>Empidonax oberholseri</i>	<i>Empidonax traillii</i>
<i>Empidonax virescens</i>	<i>Eremophila alpestris</i>	<i>Euphagus carolinus</i>
<i>Euphagus cyanocephalus</i>	<i>Geothlypis formosa</i>	<i>Geothlypis philadelphia</i>
<i>Geothlypis poliocephala</i>	<i>Geothlypis tolmei</i>	<i>Geothlypis trichas</i>
<i>Guiraca caerulea</i>	<i>Helmiteros vermivorus</i>	<i>Hesperiphona vespertina</i>
<i>Hirundo rustica</i>	<i>Hylocichla mustelina</i>	<i>Icteria virens</i>
<i>Icterus cucullatus</i>	<i>Icterus galbula (bullockii)</i>	<i>Icterus graduacauda</i>
<i>Icterus spurius</i>	<i>Junco hyemalis</i>	<i>Lanius ludovicianus</i>
<i>Limnothlypis swainsonii</i>	<i>Loxia curvirostra</i>	<i>Melanerpes erithrocephalus</i>
<i>Melospiza georgiana</i>	<i>Melospiza lincolni</i>	<i>Melospiza kieneri</i>
<i>Mimus polyglottos</i>	<i>Mniotilta varia</i>	<i>Muscivora forficata</i>
<i>Myiarchus crinitus</i>	<i>Nuttallornis borealis</i>	<i>Oreoscoptes (Toxostoma) montanus</i>
<i>Parula americana</i>	<i>Parus atricapillus</i>	<i>Parus bicolor</i>
<i>Parus carolinensis</i>	<i>Passer domesticus</i>	<i>Passerculus sandwichensis</i>
<i>Passerella iliaca</i>	<i>Passerina amoena</i>	<i>Passerina ciris</i>
<i>Passerina cyanea</i>	<i>Passerina versicolor</i>	<i>Petrochelidon pyrrhonota</i>
	<i>Pheucticus ludovicianus</i>	

<i>Passerina cyanea</i>	<i>Pipilo erythrophthalmus</i>	<i>Pheucticus melanocephalus</i>
<i>Phainopepla nitens</i>	<i>Piranga olivacea</i>	<i>Pipilo fuscus</i>
<i>Pipilo aberti</i>	<i>Polioptila melanura</i>	<i>Piranga rubra</i>
<i>Piranga ludoviciana</i>	<i>Prothonotaria citrea</i>	<i>Poocetes gramineus</i>
<i>Polioptila caerulea</i>	<i>Pyrrhuloxia sinuatus</i>	<i>Psaltriparus minimus</i>
<i>Progne subis</i>	<i>Riparia riparia</i>	<i>Quiscalus quiscula</i>
<i>Pyrocephalus rubinus</i>	<i>Sayornis phoebe</i>	<i>Salpinctes obsoletus</i>
<i>Regulus calendula</i>	<i>Seiurus motacilla</i>	<i>Sayornis saya</i>
<i>Sayornis nigricans</i>	<i>Sialia currucoides</i>	<i>Seiurus noveboracensis</i>
<i>Seiurus aurocapillus</i>	<i>Sitta canadensis</i>	<i>Sialia mexicana</i>
<i>Setophaga ruticilla</i>	<i>Spinus pinus</i>	<i>Sitta carolinensis</i>
<i>Sialia sialis</i>	<i>Spiza americana</i>	<i>Spinus psaltria</i>
<i>Spinus lawrencei</i>	<i>Spizella pallida</i>	<i>Spizella atrogularis</i>
<i>Spinus (Carduelis) tristis</i>	<i>Sporophila torqueola</i>	<i>Spizella passerina</i>
<i>Spizella breweri</i>	<i>Sturnus vulgaris</i>	<i>Sturnella magna</i>
<i>Spizella pusilla</i>	<i>Thryothorus ludovicianus</i>	<i>Tachycineta bicolor</i>
<i>Sturnella neglecta</i>	<i>Toxostoma longirostre</i>	<i>Toxostoma bendirei</i>
<i>Thryomanes bewickii</i>	<i>Turdus migratorius</i>	<i>Toxostoma rufum</i>
<i>Toxostoma curvirostre</i>	<i>Tyrannus vociferans</i>	<i>Tyrannus tyrannus</i>
<i>Troglodytes aëdon</i>	<i>Vermivora luciae</i>	<i>Vermivora celata</i>
<i>Tyrannus verticalis</i>	<i>Vermivora ruficapilla</i>	<i>Vermivora peregrina</i>
<i>Vermivora chrysoptera</i>	<i>Vireo bellii</i>	<i>Vermivora virginiae</i>
<i>Vermivora pinus</i>	<i>Vireo gilvus</i>	<i>Vireo brevipennis</i>
<i>Vireo atricapillus</i>	<i>Vireo modestus</i>	<i>Vireo griseus</i>
<i>Vireo flavifrons</i>	<i>Vireo philadelphicus</i>	<i>Vireo nanus</i>
<i>Vireo huttoni</i>	<i>Wilsonia canadensis</i>	<i>Vireo solitarius</i>
<i>Vireo olivaceus</i>	<i>Xanthocephalus</i>	<i>Wilsonia citrina</i>
<i>Vireo vicinior</i>	<i>xanthocephalus</i>	<i>Zonotrichia (Melospiza)</i>
<i>Wilsonia pusilla</i>	<i>Zonotrichia leucophrys</i>	<i>melodia</i>
<i>Zonotrichia albicollis</i>		

Дополнительные сведения о видах-воспитателях и особенностях биологии буроголового коровьего трупиала изложены в главе 4.

2.4.1.2. Род *Scaphidura* Swainson — Большой трупиал.

Scaphidura (Psomocolax) oryzivora (Gm.) — Большой трупиал.

Распространение. Мексика, Центральная Америка, частично Южная Америка (Колумбия, Венесуэла, Тринидад и Тобаго, Вост. Боливия, Парагвай, С.-В. Аргентина, и Юж. Бразилия).

Виды-воспитатели. Яйца и птенцов большого трупиала находили в гнездах 7-ми видов-хозяев: черных каскиков *Cacicus cela* и *Cacicus haemorrhous*, оропендул *Psarocolius (Gymnostinops) montezuma*, *Psarocolius decumanus*, *Psarocolius viridis*, *Psarocolius (Zarhynchus) wagleri* и перуанской разноцветной сойки *Cyanocorax yncas* (Friedmann, 1963, 1966; Fleischer, Smith, 1992; Webster, 1994).

Особенности биологии. В одном гнезде вида-воспитателя находили обычно 1—2 яйца большого трупиала. Из 10 гнезд, содержащих два или более яиц трупиала, в шести (60 %) они были отложены двумя и более самками, в четырех гнездах — одной самкой (Fleischer, Smith, 1992). В Бразилии зарегистрирован случай обнаружения 6-ти яиц в одном гнезде желтопоясничного черного каскика (*Cacicus cela*), но осталось неизвестным число самок, отложивших эти яйца (Kuschel, 1996; цит. по Н. Friedmann, 1963). В Панаме доля паразитированных гнезд желтопоясничного черного каскика была выше, чем гнезд каштаноголовой оропендулы (*Psarocolius (Zarhynchus) wagleri*) (54,2 и 25,8 %, соответственно, $p < 0,05$). Кроме того, интенсивность паразитизма (доля гнезд с более чем одним яйцом трупиала) была также выше у желтопоясничного чер-

ного кассика (37,5 %), чем у каштановоголовой оропендулы, — 3,2 % (Fleischer, Smith, 1992).

По размерам яйца большого трупиала несколько крупнее, чем у видов-хозяев, в среднем — 35,79×24,86 мм (n=31) (Fleischer, Smith, 1992).

Особенности взаимоотношений больших трупиалов с видами-воспитателями подробно описаны Нейлом Смитом по наблюдениям в Панаме (Smith, 1968; цит. по Э. Пианка, 1981). Здесь хозяева трупиала (три вида оропендул и черный кассик) гнездятся в смешанных колониях с высокой численностью (иногда около двухсот пар). В одних колониях (А) большие трупиалы откладывали в гнездо с завершенной кладкой только одно яйцо, сходное по окраске с яйцами хозяев. Несмотря на это, часть яиц трупиала была выброшена хозяевами. Доля гнезд хозяев, содержащих птенца большого трупиала, составляла в среднем 28 %. В других колониях (В) большие трупиалы откладывали в гнездо хозяина по 2—3 яйца, причем как в пустые, так и с начатыми кладками, часто на виду у птиц-хозяев. Эти яйца отличались окраской от яиц хозяина, но последние принимали их. С помощью специальных экспериментов Н. Смит установил, что в этих колониях птицы принимали даже резко отличные по окраске яйца. Доля гнезд хозяев, содержащих птенцов большого трупиала, была выше (в среднем — 73 %). Общий средний уровень паразитизма составлял 42,1 % от всех обследованных гнезд (Fleischer, Smith, 1992).

Несмотря на столь различное поведение хозяев и степень паразитированных трупиалом гнезд, итоговые показатели размножения были приблизительно сходные. Число птенцов хозяев, благополучно вылетающих из гнезд в колониях (А), составило в среднем 0,39, а в колониях (В) — 0,43 птенца на гнездо. Соответствующие средние показатели для большого трупиала в этих колониях составили 0,76 и 0,73 птенца на гнездо. И поскольку ни одна из тактик поведения трупиалов не имеет явных преимуществ в воспроизводстве потомства, они сосуществуют обе.

Следует упомянуть еще одну особенность размножения оропендул и кассика в этих колониях, которую и сам Н. Смит, и впоследствии многие экологи рассматривают как пример сложных межвидовых взаимосвязей, включающих гнездовой паразитизм, протокооперацию и комменсализм. Одним из факторов гибели птенцов оропендул и кассика является паразитизм оводов (*Philornis*), так как их личинки, проникая в тело и питаясь тканями птенца, вызывают его гибель. Как установил Н. Смит, в колониях, расположенных возле больших поселений пчел и ос, паразитизм оводов развит гораздо слабее (колонии А), чем в колониях (В), где пчел и ос нет. Точно не установлено, каким образом пчелы или осы обеспечивают защиту птенцов, но предполагается, что они ловят оводов. Однако даже в колониях (В), не защищенных пчелами и осами, птенцы хозяев из гнезд хотя бы с одним птенцом трупиала были редко заражены паразитическими личинками (8,5 % случаев), тогда как в гнездах без птенца трупиала — сильно (90 %). Нейл Смит объясняет эту ситуацию тем, что птенцы большого трупиала развиваются быстрее и активно чистят перо своих партнеров по гнезду, поедая яйца и личинок оводов. Этот пример, таким образом, демонстрирует сложные взаимосвязи между гнездовым паразитизмом, протокооперацией и комменсализмом (Smith, 1968; цит. по Э. Пианка, 1981).

В то же время другими исследованиями очевидность протокооперации большого трупяла и видов-хозяев ставится под сомнение. По наблюдениям в Коста-Рике, оропендула-Монтецума (*Psarocolius montezuma*) проявляла такую высокую агрессивность к большому трупялу, что самкам трупяла удавалось подложить яйцо в гнездо только в 7-ми случаях (8,4 %) из 83-х посещений колонии оропендул (Webster, 1994). Это при том, что время, необходимое на подкладку яйца самкой большого трупяла, составляет в среднем 30 секунд (S. K. Robinson; цит. по S. Sealy, D. Neudorf, D. Hill, 1995). Подобная агрессивность оропендул по отношению к большому трупялу отмечена и еще более ранними наблюдениями (Skutch, 1954; цит. по Н. Friedmann, 1963). Кроме того, Скатч однажды видел, как большой трупял отложил яйцо в гнездо оропендула-Монтецума, а уже через несколько минут самка оропендулы вынесла в клюве и выбросила это яйцо (Skutch, 1954; цит. по Н. Friedmann, 1963).

Н. Давиес считает маловероятным, чтобы маленький птенец трупяла имел навыки удалять личинок оводов с тела других птенцов (Davies, 2001). Специальные наблюдения и видеосъемка, проведенная Габриэлой Лихтенштейн в гнездах бурокрылого коровьего трупяла (*Molothrus badius*), показали, что личинок оводов удаляют взрослые птицы, а не птенцы. Для птенцов это чересчур трудная задача, так как требуется ловкое и очень точное клевание, чтобы извлечь личинку из-под кожи (Lichtenstein 1997; цит. по N. Davies, 2001). Сходного мнения придерживаются и другие исследователи (Fraga, 1984; Robinson, 1988; цит. по N. Davies, 2001).

2.4.2. Семейство Ploceidae — ткачиковые.

П/семейство Viduinae — Вдовушки.

Первые доказательства гнездового паразитизма у вдовушек получены А. Робертсом в 1907 году для доминиканской вдовушки (*Vidua macroura*) в Южной Африке. Впоследствии паразитизм обнаружен и у других видов рода, а также у кукушкового ткача (*Anomalospiza imberbis*) (Roberts, 1917; van Someren, 1918; цит. по Н. Friedmann, 1960).

В настоящей работе мы рассматриваем состав рода *Vidua* по списку Р. Говарда и А. Мура, включающему 10 видов, среди которых 6 видов - монотипические и для 4-х видов описано 18 подвидов (Howard, Moore, 1984). В последние годы ряд подвидов вдовушек рассматривается как самостоятельные виды, увеличивая количество видов в роде до 20-ти (Payne, 1997; цит. по N. Davies, 2001).

2.4.2.1. Род *Vidua* Cuvier — Вдовушка.

Vidua chalybeata (Müller) — Красноногая вдовушка.

Распространение. Населяет территории севернее зоны экваториальных лесов Гвинеи-Бисау, Гвинейской республики, Сьерра-Леоне, Ганы, Нигерии, Сев. Камеруна, Судана, С.-В. Конго, Сев. Эфиопии, Сомали, Кении, Уганды. На юге континента встречается в Юж. Анголе, Замбии, Сев. Родезии, ЮАР, Мозамбике.

Виды-воспитатели. Основными воспитателями птенцов красноногой вдовушки являются бронзовокрылая амадина (*Lonchura (Spermestes)*

cucullata) и обыкновенный амарант (*Lagonosticta senegala*) (Friedmann, 1960). Для подвида *V.c. amauropteryx* (по Г. Фридманну — самостоятельный вид) в качестве хозяев отмечены *Euplectes orix* и *Estrilda angolensis* (Friedmann, 1960). В Зимбабве и Замбии основным видом-воспитателем птенцов красноногой вдовушки является коричневый амарант (*Lagonosticta nitidula*) (Payne et al., 2002).

Особенности биологии. Общее соотношение полов в популяции на севере Ганы составляло 1:1,2 (самцы-самки). Однако 47 % самцов были годовалыми особями, не имеющими территорий и брачного наряда. То есть реальное соотношение полов среди размножающихся особей составило 1:2 в пользу самок (Shaw, 1984).

По наблюдениям М. Мореля, в Сенегале среди 374 кладок обыкновенного амаранта 133 (35,6 %) содержали от 1 до 6-ти яиц красноногой вдовушки. Доля кладок с 1—2 яйцами была наибольшей (81,9 %) (Morel, 1973; цит. по R. Payne, 1977b). В Замбии среди кладок обыкновенного амаранта, осмотренных Р. Пейном, 41,9 % содержали 1 или 2 яйца вдовушки (Payne, 1977b).

Размер кладки красноногой вдовушки составляет от 1 до 4-х яиц, в среднем — 2,98. Анализ фолликулов 50-ти самок, отловленных в сезон размножения, показал, что ими отложено (за последние 10 дней) от 0 до 6-ти яиц, в среднем — 2,78 яиц (Payne, 1977b).

Яйца чисто-белые, сходные с яйцами хозяев, но несколько крупнее и более округлые. Размеры — 13,4—13,7×10,7—10,9 мм, другая выборка — 14,4—14,7×10,9—12,0 мм (Olsen, 1958; цит. по Н. Friedmann, 1960). В гнездах *Lagonosticta nitidula* в Зимбабве и Замбии яйца красноногой вдовушки были крупнее, в среднем — 15,8×12,6 мм (n=21) (Payne et al., 2002).

Доля благополучно вылетевших птенцов вдовушки из гнезд обыкновенного амаранта, по наблюдениям М. Мореля в Сенегале, составила 16,6 — 20,0 % (при подкладке 1—4-х яиц в кладку хозяина). В 11-ти случаях, когда вдовушками было подложено более четырех яиц в гнездо хозяина, ни один птенец не вылупился, так как все гнезда погибли по различным причинам (Morel, 1973; цит. по R. Payne, 1977b).

***Vidua funerea* (Tarragon) (*Hypochera purpurascens* Reichenow) — Белоногая вдовушка.**

Распространение. Восточная Африка от Эфиопии и Сомали до Конго, Анголы, Замбии, Танзании, Родезии, Мозамбика.

Виды-воспитатели. Основными воспитателями птенцов белоногой вдовушки являются *Estrilda senegala* и *Estrilda astrild* (Friedmann, 1960), в Танзании — *Lagonosticta rubricata* (Nicolai, 1967). Одна из кладок бархатного ткача *Euplectes sp.* содержала три яйца белоногой вдовушки. В Вост. и Юж. Африке для подвида *V. f. purpurascens* в качестве хозяев вдовушки отмечены *Lagonosticta zhodopareia* (Payne et al., 1993), *Lagonosticta senegala* (Stjernstedt, 1992) и *Lagonosticta rhodopareia* (Davies, 2001). У другого подвида (*V.f. codringtoni*) в Вост. и Юж. Африке воспитателем является *Hypargos niveoguttatus* (Payne et al., 1993). Обитающий в Анголе подвид (*V.f. nigerrima*) паразитирует на *Lagonosticta rhodopareia* (Nicolai, 1967).

Особенности биологии. Размер кладки белоногой вдовушки составляет от 1 до 4-х яиц, в среднем — 2,96 яиц. Анализ фолликулов 44-х

самок, отловленных в сезон размножения, показал, что ими отложено (за последние 10 дней) от 0 до 5-ти яиц, в среднем — 2,32 яиц (Payne, 1977b). Яйца чисто-белые, сходные с яйцами хозяев.

***Vidua wilsoni* (Hartert) — Вильсонова вдовушка.**

Распространение. Нигерия, Камерун, Судан, Эфиопия.

Виды-воспитатели. Как воспитатель птенцов вдовушки отмечен крапчатый амарант (*Lagonosticta rufopicta*) (Stjernstedt, 1992). В Сьерра-Леоне видом-хозяином вдовушки (подвид *camerunensis*) является красноспинный астрильд (*Euschistospiza dybowskii*) (Payne, Payne, 1995). Подвид (*nigeriae*) в Сев. Камеруне подражает песне *Ortygospiza atricollis*. Популяция вдовушек в Сьерра-Леоне подражает песне своего вида-хозяина красноспинного астрильда (*Eustichospiza dybowskii*). Песенная мимикрия включает как распространенные песенные элементы и фразы, так и основные признаки песенной организации (вводные и конечные слоги, повторение определенных слогов и др.) (Payne, Payne, 1995). В то же время у подвида вдовушки (*V.w. camerunensis*) существуют популяции, которые, вероятно, не являются специализированными по подражанию какому-либо одному виду-хозяину (Payne, 1994). Различные популяции (*V.w. camerunensis*) в Западной Африке подражают песням пяти различных выюрковых ткачиков (*Estrildidae*): *Lagonosticta rubricata*, *L. virata*, *L. rara*, *Clytospiza monteiri*, *Euschistospiza dybowskii* (Payne et al., 2002).

Особенности биологии. Размер кладки Вильсоновой вдовушки составляет 2—4 яйца, в среднем — 3,43. Анализ фолликулов 6-ти самок, отловленных в сезон размножения, показал, что ими отложено (за последние 10 дней) от 2 до 4-х яиц, в среднем — 2,5 яйца (Payne, 1977b). Яйца чисто-белые, сходные с яйцами хозяев.

***Vidua hypocherina* (Verreaux et Verreaux) — Блестящая вдовушка.**

Распространение. Восточная Африка (Эфиопия, Сомали), Кения, Уганда, Танзания.

Виды-воспитатели. Основным хозяином является *Estrilda erythronotos*, возможно, также *Lonchura cucullata* (Friedmann, 1960). В Южн. Кении яйца блестящей вдовушки были найдены в гнездах *Estrilda erythronotos* и *Estrilda charmosyna* (Nicolai, 1989).

Особенности биологии. Размер кладки блестящей вдовушки составляет 3—4 яйца, в среднем — 3,33. По фолликулам трех самок, отловленных в сезон размножения, выяснено, что за последние 10 дней каждая из них отложила одно или два яйца, в среднем — 1,67 (Payne, 1977b). Яйца белые.

***Vidua fischeri* (Reichenow) — Вдовушка Фишера.**

Распространение. Восточная Африка от Эфиопии и Сомали до Уганды, включая Эритрею, Кению, Юж. и Центр. Танзанию.

Виды-воспитатели. Два яйца вдовушки обнаружены в гнезде фиалкового астрильда (*Granatina (Uraeginthus) ianthinogaster*) с 4-мя яйцами хозяина (Benson, 1947; цит. по Н. Friedmann, 1960). В окрестностях Найроби (Кения) также зарегистрирован случай воспитания птенца вдовушки в гнезде фиалкового астрильда (Someren, Cunningham, 1973). В Танзании (Вост. Африка) в 1966—1969 гг. степень паразитирования гнезд астрильда составила 73 % (Nicolai, 1969).

Особенности биологии. Размер кладки вдовушки Фишера, по наблюдениям Р. Пейна, составляет 3,0 яйца. Анализ фолликулов 5-ми самок в сезон размножения показал, что ими отложено по два яйца (Payne, 1977b). Яйца чисто-белые.

***Vidua (Nurochera) incognita (Nicolai)* — Вдовушка Николаи.**

Распространение. В. Ангола, Юж. Заир, С. Замбия.

Виды-воспитатели. Зарегистрированным воспитателем является коричневый амарант (*Lagonosticta nitidula*) (Stjernstedt, 1992).

Особенности биологии. Яйца белые.

***Vidua regia (L.)* — Королевская вдовушка.**

Распространение. Родезия, Юж. Ангола и Мозамбик.

Виды-воспитатели. Основной вид-воспитатель птенцов королевской вдовушки — *Granatina granatina* (Mors, 1925; Neunzig, 1929; Roberts, 1939; все цит. по Н. Friedmann, 1960). Яйца или птенцы вдовушки также зарегистрированы в гнездах *Prinia flavicans*, *Sporopipes squamifrons*, *Ploceus velatus*, *Ortygospiza atricollis*, *Pytilia melba*, *Estrilda angolensis*, *Granatina granatina* (Friedmann, 1960).

Особенности биологии. Размер кладки королевской вдовушки составляет в среднем 3,09 яиц. Анализ фолликулов 10-ти самок, отловленных в сезон размножения, показал, что за последние 10 дней ими отложено от 0 до 5-ти яиц, в среднем — 2,70 яиц (Payne, 1977b).

***Vidua macroura (Pall.)* — Доминиканская вдовушка.**

Распространение. Кустарниковая саванна от Западной до Восточной Африки.

Виды-воспитатели. Основным видом-хозяином вдовушки является волнистый астрильд (*Estrilda astrild*). Из 77-ми случаев паразитизма у 18-ти видов 41 (53,2 %) зарегистрирован в гнездах этого астрильда (Friedmann, 1960).

Общий список видов-воспитателей птенцов доминиканской вдовушки включает около 30 видов. Среди них: *Prinia subflava*, *Cisticola fulvicapilla*, *Ploceus cucullatus*, *Coliuspasser ardens*, *Lonchura fringilloides*, *Lonchura cucullata*, *Estrilda rubricata*, *Estrilda rara*, *Estrilda senegala*, *Estrilda melanotis*, *Estrilda troglodytes*, *Estrilda rhodopyga*, *Estrilda subflava*, *Estrilda paludicola*, *Estrilda erythronotos*, *Estrilda melpoda*, *Poliospiza striolata*, *Emberiza flaviventris*, *Sporopipes squamifrons*, *Amblyospiza albifrons*, *Diatropura progne* (Friedmann, 1960).

В Северо-Западной Эфиопии птенцов вдовушки воспитывают три вида цистикол: *Cisticola brunnescens*, *Cisticola cantans* и *Cisticola galactotes* (Cheesman, Sclater, 1935; цит. по Н. Friedmann, 1960). В. Макач указывает *Estrilda massaica* и *Estrilda delamerei* как воспитателей птенцов вдовушки (Makatsch, 1955).

Особенности биологии. Территория самцов, по наблюдениям в Гане в 1978 г., составляет в среднем 6300 м² (от 3000 до 12000 м²). Общее соотношение полов 1:1,2 в пользу самок, однако почти 47 % самцов — это годовалые не размножающиеся птицы, не имеющие брачного наряда и не претендующие на территорию. Реальное соотношение полов среди размножающихся особей — 1:2 в пользу самок. Брачные отношения, ве-

роятно, близки к промискуитету, но некоторые самки спариваются только с определенными самцами (Shaw, 1984).

Размер кладки доминиканской вдовушки составляет в среднем 3,11 яиц. Анализ фолликулов 32-х самок, отловленных в сезон размножения, показал, что за последние 10 дней ими отложено от 0 до 5-ти яиц, в среднем — 2,35 яиц (Payne, 1977b).

В 32-х (72,7 %) случаях в гнездах *Estrilda astrild* с 2—7-ю яйцами обнаружено одно яйцо доминиканской вдовушки. В шести случаях — два яйца, в двух — три и в трех — пять яиц вдовушки (Friedmann, 1960). Яйца белые. Размеры яиц — 14,5—16,6×11,0—12,2 мм.

***Vidua paradisaea* (L.) — Райская вдовушка.**

Распространение. Восточная и Южная Африка от Вост. Судана до юга Анголы и ЮАР.

Виды-воспитатели. Зарегистрировано более десяти видов мелких ткачиковых, воспитывающих птенцов райской вдовушки. Среди них: *Pytilia melba*, *Pytilia afra*, *Pytilia hypogrammica*, *Passer melanurus*, *Passer griseus*, *Quelea cardinalis*, *Euplectes orix*, *Euplectes capensis*, *Amadina fasciata*. Возможными воспитателями также являются *Pytilia phoenicoptera* и *Ploceus velatus* (Friedmann, 1960).

В Трансваале (ЮАР) райская вдовушка паразитирует в гнездах *Pytilia melba*. При этом встречается только в пределах ареала хозяина, что подтверждает мнение об одном хозяине (Payne, 1967).

В Танзании (Вост. Африка) в 1966—1969 гг. степень паразитирования гнезд *Pytilia melba* и других видов-хозяев райской вдовушкой составила 87—95 % (Nicolai, 1969).

Особенности биологии. Размер кладки райской вдовушки составляет 3—4 яйца, в среднем — 3,42. Анализ фолликулов 26-ми самок, отловленных в сезон размножения, показал, что ими отложено от 0 до 6-ти яиц, в среднем — 2,39 яиц (Payne, 1977b). Яйца чисто-белые, размеры — 17,7—19,5×13,0—14,0 мм. Птенцы вдовушки находятся в гнездах хозяина до 16-дневного возраста.

***Vidua orientalis* (Heuglin) — Широкохвостая райская вдовушка.**

Распространение. Населяет кустарниковую саванну Сенегала, Гвинеи, Сьерра-Леоне, Того, Чада, Эфиопии, Сев. Камеруна, юга Судана, Анголы, Кении и Мозамбика.

Виды-воспитатели. Основными воспитателями птенцов широкохвостой райской вдовушки являются пестрая (*Pytilia melba*) и краснолицая (*Pytilia hypogrammica*) пителии (Serle, Morel, Yartwig, 1977; Nicolai, 1977). В Трансваале (ЮАР) вдовушка паразитирует на гнездах желтоспинной пителии (*Pytilia afra*) (Payne, 1967).

Особенности биологии. Размер кладки широкохвостой райской вдовушки составляет в среднем 3,0 яйца. Анализ фолликулов трех самок показал, что за последние 10 дней ими отложено 1—2 яйца, в среднем — 1,67 (Payne, 1977b). По наблюдениям в Гвинее, в одном из гнезд краснолицей пителии было одно яйцо райской вдовушки, в 2-х — по 4 яйца (Nicolai, 1977).

Яйца белые, как и у хозяев. Инкубационный период яиц широкохвостой райской вдовушки составляет 11,75 дней, птенцы в гнезде остаются

14 дней, полностью самостоятельны через 26—27 дней. (Nicolai, 1977). У основного воспитателя (*Pytilia hypogrammica*) продолжительность насиживания 12 дней, птенцы в гнезде 16—18 дней, полностью самостоятельны через 36 дней.

2.4.2.2. Род *Anomalospiza* Shelley — Кукушковый ткач.

Anomalospiza imberbis (Cabanis) — Кукушковый ткач.

Распространение. Населяет открытые участки саванны Сьерра-Леоне, Гвинеи, Кот-д'Ивуар, Зап. Камеруна, Юж. Судана, Эфиопии, Кении, Уганды, Ю.-В. Конго, Анголы, Родезии, Мозамбика и ЮАР.

Виды-воспитатели. Видами-воспитателями кукушкового ткача являются более 10 видов мелких ткачиловых. В Северо-Западной Эфиопии птенцов ткача воспитывают три вида цистикол: *Cisticola galactotes*, *Cisticola cantans* и *Cisticola brunnescens* (Cheesman, Sclater, 1935; цит. по Н. Friedmann, 1960). В Южной Родезии другие виды цистикол: *Cisticola natalensis*, *Cisticola juncidis*, *Cisticola aridula*, *Cisticola eximia* и *Prinia subflava*. В ЮАР — *Prinia flavicans*, в Кении — *Cisticola chiniana*, *Cisticola tinniens* (Friedmann, 1960).

Возможными хозяевами кукушкового ткача, для которых требуются дополнительные подтверждения, являются *Ortygospiza atricollis*, *Passer rufocinctus*, *Quelea cardinalis* (Friedmann, 1960).

Особенности биологии. В гнездо хозяина самка ткача подкладывает обычно одно яйцо. Однако находки двух и более яиц ткача в одном гнезде хозяина позволяют предположить, что самка может откладывать более одного яйца в одно гнездо. Известны также случаи откладки в одно гнездо хозяина нескольких яиц разными самками ткача (Friedmann, 1960). При подкладке своего яйца самка ткача, возможно, может удалять или повреждать яйца хозяина. В одном случае в гнезде *Cisticola natalensis* обнаружено одно треснувшее яйцо хозяина вместе с целыми яйцами паразита, но доказательств причастности к этому самки ткача не получено (Friedmann, 1960). Размер кладки кукушкового ткача составляет в среднем 2,91 яиц. Анализ фолликулов 8-ми самок, отловленных в сезон размножения, показал, что ими отложено (за последние 10 дней) от 0 до 5-ти яиц, в среднем — 3,13 яиц (Рауне, 1977b).

Окраска яиц сложная. Фон беловатый, розовый или бледно-голубой. Рисунок — крапинки и точки красновато-коричневые или коричнево-фиолетовые. В целом сходна с окраской яиц хозяев, но некоторые отличия все же имеются. Размеры яиц — 17,0—18,0×12,75—13,0 мм (Friedmann, 1960), средняя масса — 1,59 г (Рауне, 1977b). Птенцы кукушкового ткача имеют покровительственную окраску, сходную с птенцами воспитателей (цистиколы). Хотя специальной мимикрии зева, как у птенцов вдовушек и птенцов их хозяев, нет. В гнезде, где развивается птенец кукушкового ткача, собственные птенцы хозяев обычно не выживают (Friedmann, 1960).

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

В главе приводятся современные сведения о наиболее существенных моментах биологии обыкновенной кукушки как типичного гнездового паразита. Несмотря на внешне описательный характер главы, в каждом разделе мы старались проанализировать и выделить наиболее важные особенности репродуктивного поведения кукушки, связанные со спецификой ее размножения. Общие вопросы эволюции гнездового паразитизма рассмотрены отдельно в главах 5 и 8.

3.1. ТЕРРИТОРИАЛЬНЫЕ СВЯЗИ, СООТНОШЕНИЕ ПОЛОВ И ВЗАИМООТНОШЕНИЯ САМОК И САМЦОВ КУКУШКИ В ПЕРИОД РАЗМНОЖЕНИЯ.

3.1.1. К вопросу о соотношении полов у обыкновенной кукушки.

Для обыкновенной кукушки характерно численное преобладание самцов. А. Н. Промптов и Е. В. Лукина (1940) указывают, что при одной самке держатся 2—4 самца. На численное преобладание самцов указывают многие авторы. Однако А. С. Мальчевским (1954) при наблюдениях за кукушками в сосновых борах Воронежской области отмечено, что в районе наблюдений держались 2—3 самки и столько же (не больше) самцов. По данным отловов кукушек в предгорьях Западного Тянь-Шаня, на одну самку приходится два самца (Гаврилов, Гисцов, 1985). Расчет полового соотношения кукушек, проведенный по данным Силя (Seel, 1977) для Британских островов за 1949—1972 гг., показывает, что в апреле на одну самку приходится 1,86 самца ($n=20$), в мае — 1,63 ($n=169$), июне — 1,50 (45), июле — 2,0 (15), в среднем за все время — 1,68 ($n=249$). В монографии А. С. Мальчевского (1987) приводятся данные по половому соотношению отловов кукушек на юго-восточном побережье Ладоги (по сообщению С. П. Резвого). За 1964—1984 гг. среди 193 отловленных взрослых птиц 98 (50,8 %) оказались самцами, а 95 — самками. 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 (различие достоверно, $p<0,001$). То есть на одну самку приходится в среднем 1,42 самца.

Следовательно, численное преобладание самцов над самками у обыкновенной кукушки существует, но оно не так велико, как считали преж-

* При анализе данных из различных источников мы старались исключить сведения, связанные с возможной избирательностью сбора материала.

де. Мнение о значительном преобладании самцов, вероятно, было основано на их относительно большей заметности (голосовая активность).

На основании данных о численном преобладании самцов считали, что для обыкновенной кукушки свойственна полиандрия. В ряде работ это утверждение ставится под сомнение (Löhr, 1979; Мальчевский, 1987). Вероятно, взаимоотношения полов у кукушки достаточно свободные: каждая самка может спариваться в течение сезона с несколькими самцами, а каждый самец — с несколькими самками (Мальчевский, 1987).

Попытаемся рассмотреть вопрос взаимоотношения полов у кукушки с использованием сведений о прилете и территориях размножения самцов и самок.

3.1.2. Территориальные связи кукушки. Возврат на территорию рождения или предыдущего размножения.

В литературе имеются указания на возврат кукушек (после зимовки) к местам предыдущего размножения. Так, А. Н. Промптов и Е. В. Лукина (1940) наблюдали самца, который держался три лета подряд на одной территории. Он отличался от других своеобразным голосом. Одна из самок также в течение четырех сезонов (1937—1940) размножалась в одном месте. В Беловежской пуще (Польша) с мая 1976 г. регистрировали самца кукушки, в песне которого отсутствовал первый слог. Самца с такой песней слышали в 1977, 1980 и 1981 гг. и предполагается, что это одна и та же особь (Tomiałojc, 1987). Подобные наблюдения приводят Штимминг (1927, цит. по: Промптов, Лукина, 1940) и Ц. З. Доржиев, Г. М. Хабаева (1984). В то же время имеются и другие сведения, что один район использовался ежегодно новыми самками кукушки (Groebbels, 1957). Однако более обоснованные документально сведения о территориальном консерватизме обыкновенной кукушки дают результаты мечения.

В Польше от 69 кукушек, окольцованных в 1933—1952 гг., получено четыре возврата (5,8 %). Молодая птица, окольцованная в июле 1932 г., встречена в июне 1939 г. в 13 км от места кольцевания; другая птица встречена через 3 года в соседней области (Michocki, 1965). Смет (De Smet, 1973) приводит в своей работе подробные сведения о 174 возвратах колец от кукушек. Он делает вывод о том, что молодые и взрослые птицы обычно возвращаются на прежнюю территорию на следующий год. Нами проведены расчеты (по опубликованным возвратам, De Smet, 1973) для категории птиц, окольцованных птенцами в гнездах различных видов и встреченных в последующие годы в гнездовое время (май-июль): 62,5 % отмечены на расстоянии до 50 км от места кольцевания. Только в трех случаях (18,8 %, n=16) кукушки встречены в 325, 810 и 1060 км, для других 13-ти случаев среднее расстояние обнаружения составило 43,3 км от места кольцевания. Для кукушек, окольцованных в возрасте летных птенцов (n=9), среднее расстояние в последующие годы составило 17,1 км (семь случаев). В двух случаях птицы встречены 15 апреля и 4 мая в 2200 и 2050 км, но это может быть и задержка весенней миграции. Для взрослых кукушек (возраст при кольцевании более года) расстояние обнаружения в последующие годы летом составило 11,6 км (n=5).

В работе Р. Пейна (Payne, 1977c) содержатся сведения о восьми возвратах молодых кукушек (данные Британского орнитологического трес-

та). Птицы встречены через 1—4 года в гнездовое время в 3—249 км от места кольцевания (в среднем — 99 км), из них 75 % встреч были на расстоянии менее 100 км. Вывод о возврате взрослых кукушек к местам предыдущего размножения сделан также Д. Силом (Seel, 1977) на основе анализа 280 возвратов колец. У молодых птиц, указывает автор, наряду с возвращением наблюдается и расселение. На 60 молодых кукушек, помеченных крыломметками, два самца вернулись на следующий год, а один из них встречался затем и в последующие годы (Seel et al., 1981). Данные о возвращении кукушек на территорию предыдущего размножения или рождения, основанные на кольцевании, приводят также Д. Глю и К. Гертнер (Glue, 1986; Gärtner, 1987).

В Белоруссии молодой кукушонок, окольцованный 21.05.1951 в Беловежской пуще, пойман в 1955 г. (до 28 мая) в 100 км от места кольцевания (Брестская обл., Каменецкий р-н) (картотека Центра кольцевания АН РФ). Два случая поимок взрослых кукушек на месте кольцевания через год и два года отмечены на орнитологической станции Гумбарыцы (Ленинградская область) (сообщение Фетисова С. А.). В Нижне-Свирском заповеднике самка кукушки, окольцованная 13.06.1980, была поймана 25.05.1985, что дало основание А. С. Мальчевскому (1987) предположить, что все промежуточные годы она размножалась здесь же.

Следовательно, взрослые кукушки, 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.

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). Эти два момента представляют интерес для последующих рассуждений. На других особенностях весенней миграции кукушек мы здесь не останавливаемся, так как подробно эти сведения для европейской и частично азиатской территорий России рассмотрены нами ранее (Нумеров, 1993).

3.1.3. Индивидуальные территории самцов и самок в период размножения.

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, площадь не превышает 1 км², часто — меньше. В определенной степени площадь и конфигурация территории самки кукушки зависит от плотности населения специфического вида-воспитателя, хотя еще в большей степени от плотности гнезд вида-воспитателя зависит продуктивность (число отложенных яиц) самки кукушки. Размеры участков самок кукушки, паразитирующей на гнездах белой трясо-

гузки в Окском заповеднике, по нашим данным, находились в пределах 0,5—0,8 км². Максимальное расстояние между гнездами трясогузок с яйцами одной самки кукушки составило 1700 м. Однако нужно иметь в виду, что трясогузки здесь гнездятся в основном в обрывах сильно меандрирующей реки Пры (на 1 км по прямой приходится в среднем 2,0 км берега). Сходное максимальное расстояние между гнездами тростниковой камышевки с яйцами одной самки кукушки приводит Т. Марбо (Marbot, 1959). По его данным, размер участка одной самки составляет 0,5 км². В районе Кембриджа (Юж. Англия) максимальное расстояние между гнездами тростниковой камышевки с яйцами одной самки кукушки составило 1 км, по площади на участке 1,5 км² держалось 6 самок (Wyllie, 1975). Участок, контролируемый одной самкой кукушки (вид-воспитатель – степной конек), по конфигурации охватывал опушку леса и составлял по протяженности около 2,0 км (Мельников, 1991). По наблюдениям Н. П. Кныша (2000), размеры участков самки кукушки, паразитирующей в гнездах жулана, составил около 0,5 км² и болотной камышевки — от 0,043 до 0,11 км².

О размерах территорий самцов кукушки сведения более противоречивы. Так, на участке (30 га) Савальского лесничества (Воронежская область), по наблюдениям Н. П. Кадочникова (1956), держалось две самки и, по-видимому, два самца. В низменных частях Оберлаузица (ю.-в. Германии) один самец занимал участок 2—2,5 км. В среднем на 1 км² встречались 3—4 самца (Becker, Dankhoff, 1973). В Центр. Франции специальными точечными учетами установлено, что в молодом лесу один самец кукушки занимал участок около 1 км², в старовозрастных насаждениях — 0,68 км² (Lovaty, 1979). По наблюдениям в Дангнесе (Англия), в 1975—1980 гг. на 2,5 км² отмечено три самца и три самки кукушки (Riddiford, 1986), в районе Кембриджа на 1,5 км² — два самца (Wyllie, 1975). В западном Забайкалье территория, которую занимал один из самцов, составляла около 3 км² (Доржиев, Хабаева, 1984).

Видимо, территория одного самца может частично перекрываться территорией других самцов и включать территорию одной самки и частично территории других самок. Территории отдельных самок тоже могут перекрываться, что особенно часто отмечается в местах высокой концентрации гнезд вида-воспитателя (доказано находками яиц нескольких самок в одном гнезде). В то же время на основной территории каждая самка, по-видимому, держится с одним самцом и оба защищают этот участок гнездовой территории. По наблюдениям Н. Ридифорда, существуют и не территориальные самки вне «гнездовых пар», которые контактируют и спариваются с территориальными самцами. Если у них специализация на определенном «хозяине» совпадает с таковой самки, имеющей гнездовую территорию, она не допускается до таких гнезд и вынуждена подкладывать яйца другим видам (Riddiford, 1986).

Такая сложность территориальных отношений определяет и своеобразие брачных взаимоотношений у кукушки. Э. Чанс указывал, что число самцов и самок на участке наблюдений было приблизительно равным. А брачные отношения он характеризовал как смешанные (и полиандрия и полигиния) (Chance, 1922).

Видимо, окончательную ясность в вопрос взаимоотношения полов у кукушки можно будет внести, используя генетические методы. Первые их результаты показывают преобладание моногамии! Так, методом ДНК-дактилоскопии проанализировано происхождение 9 птенцов кукушки из гнезд тростниковой камышевки (Англия) и 12 птенцов из гнезд дроздовидной камышевки (Япония). Все птенцы кукушки из гнезд тростниковой камышевки происходили от одного самца и одной самки. Кукушата из гнезд дроздовидной камышевки также являлись потомками моногамных самок, но для одного самца зарегистрирована полигиния (Jones et al., 1997). Сходный тип брачных отношений отмечен и для хохлатой кукушки (*Clamator glandarius*). Генетическими методами недавно было показано, что 70 (89,7 %) из 78 случаев спариваний хохлатых кукушек могут характеризоваться как моногамия, остальные случаи — как полигиния (Martínez et al., 1998).

На основании рассмотренных материалов по соотношению полов, территориальным и брачным связям обыкновенной кукушки можно заключить следующее:

- численное преобладание самцов над самками у обыкновенной кукушки существует, но оно не так велико, как считали прежде (1:1,42). Мнение о значительном преобладании самцов, вероятно, было основано на их относительно большей заметности (голосовая активность);
- взрослые кукушки, 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;
- 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, прием яиц кукушки) на этих (новых) территориях — подкладке яиц и другим видам. И при успешном воспитании птенца кукушки этим видом — установлению новых связей 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;
- территория одного самца может частично перекрываться территорией других самцов и включать территорию одной самки и частично — 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»;

- сложность территориальных связей определяет и своеобразие брачных взаимоотношений у кукушки. Мнение о характерной для обыкновенной кукушки полиандрии несостоятельно;

- доказанными в настоящее время являются две формы брачных отношений: моногамия и полигиния;

- учитывая особенности территориальных отношений, нам представляется, что, кроме моногамии и полигинии, у кукушки может встречаться и факультативная полиандрия. Сочетание различных форм брачных отношений позволяет обеспечить высокий уровень оплодотворения яиц (см. раздел успешность размножения), что является очень важным, так как самка кукушки откладывает только одно яйцо в гнездо вида-воспитателя.

3.2. ПОВЕДЕНИЕ САМОК ОБЫКНОВЕННОЙ КУКУШКИ ПРИ ПОИСКЕ ГНЕЗД ВИДОВ-ВОСПИТАТЕЛЕЙ И ПОДКЛАДЫВАНИИ В НИХ СВОЕГО ЯЙЦА.

3.2.1. Поиск гнезд и подкладка яиц.

Процесс поиска подходящих для откладки яиц гнезд вида-воспитателя кукушкой, на наш взгляд, происходит в несколько этапов. Первоначально кукушка «ориентируется» на самих птиц. Причем целенаправленно самка наблюдает за поведением одного (основного) вида-воспитателя. По данным А. С. Мальчевского (1987), самка кукушки определяет место расположения гнезда не только по внешнему виду птиц, но и по голосу. В нескольких случаях наблюдали, как в ответ на тревожные сигналы горихвосток, вызванные приближением человека к их гнезду, почти сразу же появлялась самка кукушки. Она сидела, скрываясь, в стороне и наблюдала за происходящим. Аналогичную реакцию кукушки удавалось вызвать и проигрыванием тревожных сигналов вида-воспитателя на магнитофоне. В процессе разыскивания гнезд, например горихвостки, кукушка не обращает никакого внимания на поведение других птиц, даже если они гнездятся в непосредственной близости. Это еще раз указывает на то, что каждая самка кукушки изначально связана с совершенно определенным видом-воспитателем (Мальчевский, 1987).

По нашим наблюдениям, визуальные регистрации кукушки в середине мая — июне чаще всего происходили в местах расположения гнезд белой трясогузки. С момента начала постройки гнезда видом-воспитателем кукушка продолжает следить за трясогузками и, по наблюдениям, даже «наведывается» к гнезду. Активность птиц в это время способствует быстрому определению кукушкой мест расположения гнезд. По мнению А. С. Мальчевского, совпадающему с нашим, то, что кукушка находит гнездо вида-воспитателя, главным образом, в период его постройки, можно рассматривать как одно из важных приспособлений к гнездовому паразитизму. Это позволяет самке кукушки четко синхронизировать процесс откладки яиц. Ее яйцо попадает, как правило, в незавершенную кладку хозяина, что обеспечивает вылупление кукушонка первым (подробнее см. раздел 3.3.1.).

Появление в гнезде хозяина первых яиц играет главную роль в стимуляции откладки яйца кукушкой. Особенно убедительно и хорошо это иллюстрирует ситуация с двумя гнездами одной пары белых трясогузок, наблюдавшейся нами в Окском заповеднике. Одно гнездо было полностью готово, но трясогузки (по неизвестной причине) не приступили к откладке яиц, а начали строить рядом другое. Один раз при посещении этого участка мы наблюдали вылетевшую из ямы (где находились оба гнезда трясогузки) кукушку, но оба гнезда были по-прежнему пусты. Еще через сутки трясогузки начали откладку яиц во втором гнезде, и в момент, когда в нем было два яйца, кукушка подложила свое. Близость гнезд друг к другу (2,5 м) не привела к ошибке со стороны кукушки, она подложила свое яйцо именно в гнездо с яйцами трясогузки.

Мы неоднократно наблюдали агрессивное отношение к кукушке со стороны трясогузок и других (даже не воспитывающих ее птенцов) видов птиц. В одной из таких ситуаций самка кукушки подлетела к предполагаемому месту гнезда (трясогузки заканчивали постройку) «на виду» у птиц. Она две минуты находилась у гнезда, а обе трясогузки сидели в 10 м от нее и тревожно покрикивали. Когда же кукушка улетала от гнезда, трясогузки начали ее с криком преследовать. Другую подобную ситуацию описывает А. С. Мальчевский (1987): «Если птицы замечают кукушку и начинают нападать на нее, она продолжает невозмутимо сидеть на том же месте. Порой птицы клюют ее, садятся ей на спину. Кукушка и в этом случае обычно не улетаёт. Она лишь изредка открывает рот, пугая птиц, или стряхивает их резким движением с себя. В конце концов птицы привыкают к виду неподвижно сидящей кукушки и возвращаются к своим делам».

Приведенные факты, по нашему мнению, убедительно показывают, что виды-воспитатели хорошо «знают» кукушку и не путают ее с ястребом-перепелятником. Внешнее сходство окраски кукушки и ястреба-перепелятника рассматривается некоторыми исследователями как своеобразная окрасочная «ястребиная» мимикрия. Н. Курода считает, что «ястребиная» мимикрия кукушек, развитая преимущественно у паразитических видов, выработалась как адаптация, облегчающая поиск гнезд (птицы обращались в бегство, демаскируя гнезда) (Kuroda, 1966). Приведенные выше примеры поведения хозяев при виде кукушки этого не подтверждают. Специальное исследование реакции тростниковых камышевок на чучело ястреба-перепелятника, кукушки и сойки проведено И. Даквортом (Duckworth, 1991). Реакция камышевок на кукушку в период откладки яиц и при насиживании была самой агрессивной, птицы подлетали к чучелу ближе всего. К чучелу ястреба камышевки приближались с осторожностью. После вылупления птенцов агрессивная реакция на чучело ястреба и сойку по-прежнему проявлялась, а чучело кукушки камышевки практически игнорировали, то есть птицы четко отличали кукушку от ястреба и сходство их окраски, возможно, с одной стороны, уменьшает хищничество на самой кукушке, с другой, обусловлено одними и теми же факторами отбора на повышение незаметности (Duckworth, 1991).

Н. П. Кныш (2000) следующим образом описывает тактику поиска гнезда вида-воспитателя кукушкой: «... 2.07.1981 г. самка больше часа

(с 17³⁰ до 18⁴⁵) держалась у пруда — тихо сидела на нижних ветвях ольхи, слетала к береговому обрывчику, где пару дней назад белые трясогузки завершали строительство гнезда, и внимательно осматривала его. Прохожие трижды вспугивали кукушку, но она всякий раз возвращалась. При нашем осмотре гнезда выяснилось, что оно промокло и затянулось илом во время вчерашнего ливня и хозяева оставили его. Сопоставление этих событий дает повод предположить, что кукушка следила за постройкой гнезда, держала его на примете и ждала яйцекладки у трясогузок». В более редких случаях процесс разыскания гнезд кукушкой, по наблюдениям Н.П. Кныша, происходил по-другому: «9.06.1979 г., в 14⁰⁰ кукушка медленно, на очень малой высоте, летала вдоль травянистых склонов насыпи отстойников, зависала в коротком трепещущем полете у кустиков, заглядывала внутрь их, чем возбудила сильное беспокойство у белых трясогузок, серых славок и других мелких птиц. Несомненно, ее активность была направлена на поиск подходящего гнезда» (Кныш, 2000).

Неоднократно нам приходилось наблюдать кукушек, «обследующих» берега реки Пры, где гнездится основная масса белых трясогузок в районе Окского заповедника. Именно к такому способу часто прибегали и мы с целью обнаружения гнезд трясогузок (наиболее эффективен до начала насиживания).

Длительные затаивания на месте и наблюдения за потенциальными видами-воспитателями отмечены у кукушек, паразитирующих на гнездах тростниковых (Marbot, 1959) и болотных (Gärtner, 1987) камышевок. А поскольку камышевки гнездятся обычно в зарослях тростников, отмечена четкая зависимость между высотой дерева, с которого кукушка наблюдает за участком тростниковых зарослей, и процентом паразитированных гнезд. В Браунау (Верх. Австрия) в 1981—1983 гг. из 521 гнезда тростниковой камышевки с яйцами кукушки оказались 19 (3,64 %), в основном расположенные по окраине тростниковых зарослей вблизи опушки прибрежного леса. С низких деревьев гнездо для подкладки яйца выбиралось кукушкой ближе, с высоких — дальше. Высота деревьев 6—20 м (в среднем — 11,2 м), расстояние до гнезда — 1—17 м, в среднем — 8,5 м (Erlinger, 1984). Сходную ситуацию наблюдали и в Ю.-В. Чехии, где из 605 гнезд тростниковых камышевок с яйцами кукушки обнаружено 80 (13,2 %), расположенных в прибрежной зоне. Доля паразитированных гнезд заметно снижалась по мере удаления от присад, что связано с возможностью визуального обнаружения кукушками гнезд (или строящих гнездо пар) камышевок (Øien et al., 1996; Clarke et al., 2001; Stokke et al., 2002). В то же время обнаруженное исследователями увеличение плотности гнездящихся пар камышевок, а также более раннее заселение удаленных от присад участков, вероятно, можно рассматривать как элементы антипаразитарного поведения тростниковых камышевок.

Как правило, кукушка откладывает свое яйцо непосредственно в гнездо вида-воспитателя. Время, которое необходимо на подкладку, составляет всего несколько секунд. Специальная фотосъемка процесса откладки яйца кукушкой показала, что яйцо было отложено за 10 секунд (Pike, 1959). При съемках другого фильма о кукушке зафиксировано шесть случаев откладки яиц самкой за 4—16 сек., в среднем — 8,8 секунды (Seel, 1973).

В гнездо сорокопуга (*Lanius bicephalus*) кукушка отложила свое яйцо за 2 сек. (Furumaya, 1977), в гнезда горной трясогузки и черногрудой красношейки — за 7—10 сек. (Родионов, 1969), лугового чекана — за 4 сек. (Дерим-Оглу, Леонов, 1974), дубровника — за 22 сек. (Шкатулова, 1970), в гнезда тростниковых камышевок (несколько случаев) — до 9 сек. (Wyllie, 1975), в гнездо степного конька — за 2 секунды (Мельников, 1991).

Специальные наблюдения и видеозапись откладки яиц кукушкой в гнезда тростниковых камышевок показали, что продолжительность процесса подкладки яйца составляет 7—158 секунд, в среднем — 41,2 секунды ($n=14$). В случае присутствия камышевок возле гнезда средняя продолжительность была меньше — 36,9 секунды, по сравнению с случаями, когда хозяева отсутствовали (52,0 сек.). При других случаях посещения (наблюдения, поедание яиц) гнезд камышевок кукушка находилась возле них от 7 и 65 секунд, в среднем — 27,6 секунды (Moksnes et al., 2000). В данном исследовании имеется некоторое расхождение по времени (в сравнении с другими наблюдениями), но увеличенную продолжительность пребывания кукушки у гнезде отмечали только когда самка подала более чем одно яйцо. В случаях же типичной откладки самка хватала одно яйцо хозяина, откладывала собственное и улетала — процесс занимал в среднем 12,6 секунд (Moksnes et al., 2000).

То есть во время подкладки яйца самка кукушки стремится максимально сократить время пребывания в гнезде хозяина, что является важным элементом паразитического поведения, обеспечивающего успех в приеме яйца.

Описаны также случаи откладки яйца на землю и последующего его перенесения в клюве. Конкретный случай наблюдал В. Лёш (Lösch, 1969): кукушка перенесла свое яйцо в гнездо белой трясогузки в клюве, но поместила его не в лоток, а рядом с ним. Другой случай описан Р. Каревой: подкладка яйца в гнездо певчего дрозда (Kareiva, 1972). Имеется также ряд указаний на возможную подкладку яйца клювом (исходя из условий расположения гнезда) в гнезда зарянки и белой трясогузки (Промптов, 1941). По нашим наблюдениям, было три случая, когда расположение гнезд белой трясогузки исключало иной способ откладки яйца, кроме перенесения его в клюве.

Г. Лёрль (Löhr, 1979), анализируя многочисленные наблюдения различных авторов, пришел к выводу, что до сих пор нет ни одного точно доказанного случая подкладки яйца кукушкой клювом (откладка на землю, а затем перенос в гнездо). Большинство исследователей, по его мнению, видели кукушку с яйцом хозяина в клюве, а не с ее собственным. Этот автор приводит серию фотографий, демонстрирующих изъятие яйца вида-воспитателя кукушкой и последующее его проглатывание (рис. 1, а—е).

В этом же убеждают и наблюдения А. С. Мальчевского (1954). Во всех случаях яйца кукушки в гнездах горихвосток (гнездились в скворечниках) появлялись только после расширения летного отверстия гнездовья исследователями, причем иногда вечером того же дня. В другом случае, описываемом К. Кайзеветтером, попытки кукушки отложить яйцо в гнездо горихвостки, расположенное в скворечнике, в течение 5-ти часов оказывались неудачными до тех пор, пока наблюдатель не убрал стенку скво-

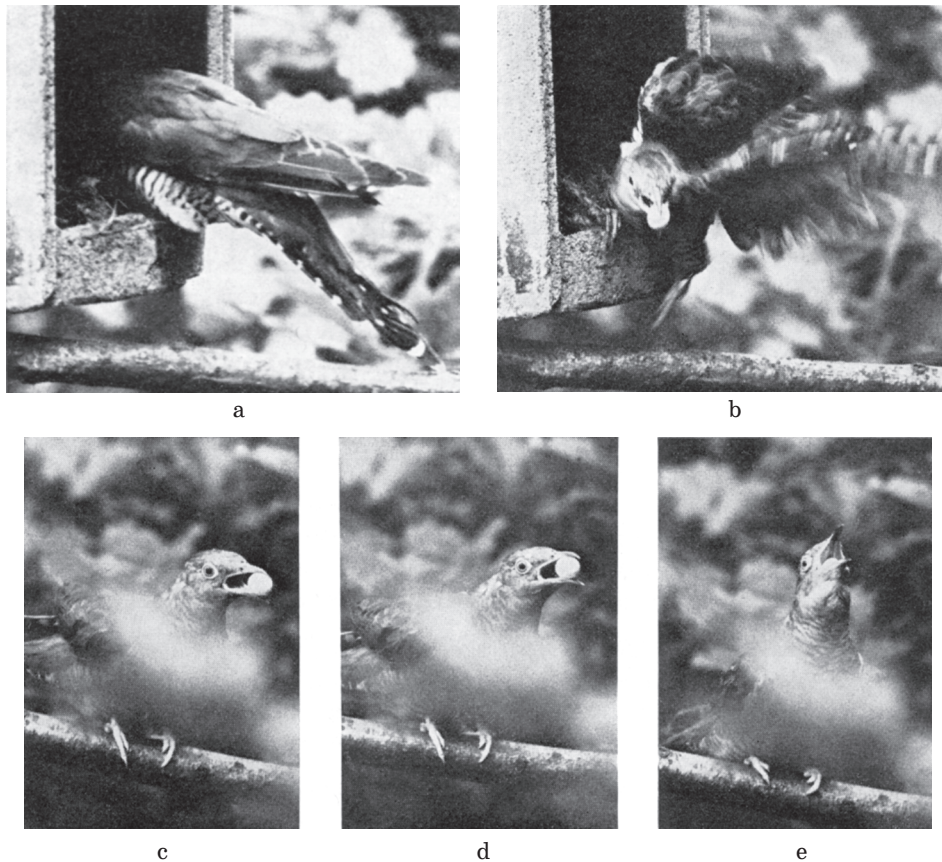


Рис. 1. Самка кукушки похищает и проглатывает яйцо из гнезда (по Н. Löhr, 1979). Cuckoo female steals and swallows host's egg (from N. Löhr, 1979).

речника, открыв доступ к гнезду. После этого кукушка отложила яйцо непосредственно в гнездо в течение 15 секунд, забрав одно яйцо хозяина (Kiesewetter, 1979).

Из приведенных наблюдений, по нашему мнению, следуют по крайней мере два важных вывода. Первый — самка кукушки «знала» о размножающейся паре горихвосток в данном месте, но возможности отложить яйцо не имела, так как не могла пролезть в летное отверстие скворечника, а подложить клювом была не способна. Второй — самка кукушки постоянно следит за гнездами потенциальных воспитателей (даже за недоступными для откладки яйца). И тут же использует изменившиеся условия (доступ к гнезду), откладывая яйцо.

В литературе имеются указания на возможную согласованность действий самца и самки при откладке яйца (Hejl, 1955; Paulussen, 1957; Gensbøl, 1962; Kuroda, 1966; Furumaya, 1977). Описан своеобразный способ полета кукушки, напоминающий полет хищных птиц (чередование энергичных взмахов крыльями с планированием и парением). Предполагается, что основное назначение «полета хищника» у кукушки — максимальное уменьшение поступательной скорости, облегчающее высматри-

вание гнезд хозяев с воздуха (Ash, 1965). Ю. И. Мельников (1991) наблюдал, как кукушки на бреющем полете (0,5—1,5 м от земли) обследовали территорию, выпугивая птиц из гнезд, т.е. использовали как раз тот способ поиска гнезд, существование которого отрицает А. С. Мальчевский (1987). Наши наблюдения, касающиеся взаимоотношений самки и самца кукушки, ближе к мнению А. С. Мальчевского. Самцы в период размножения всегда отличались демонстративным поведением (постоянно громко куковали, открыто летали), в то время как самки вели значительно более скрытный образ жизни. Несколько раз мы наблюдали, как на крик самки слетались сразу два самца, причем поведение самки было очень своеобразным. Издавая крик (клекот) на вершине дерева, самка сразу слетала вниз в крону, будто «пряталась». А через несколько секунд точно на место, где она сидела, подлетали один или даже два самца. Создавалось впечатление, что самец нужен был самке только для оплодотворения очередного яйца. Самцы всегда настолько активно преследовали самку, что, казалось, она «пытается скрыться» от них. В других ситуациях видеть самца и самку вместе нам не приходилось. Возможно, в ситуации, наблюдаемой Ю. И. Мельниковым, поведение кукушек было обусловлено особенностями территории и способом гнездования основного вида-воспитателя — степного конька.

Самка кукушки подкладывает свое яйцо, как правило, в незавершенные кладки вида-воспитателя, то есть до начала относительно непрерывного насиживания. Из 734-х достоверно известных случаев в 630-ти (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 (Кадочников, 1956; Paulussen, 1957; Родионов 1969; Дерим-Оглу, Леонов, 1974; Wyllie, 1975; Кныш, 1977, 2000; Нумеров, 1978а; Носков и др., 1981; Левин, Губин, 1982; Kiesewetter 1979; Pikula, Beklova, 1981; Gärtner, 1982; Rose, 1982; Davies, Brooke, 1988; Moksnes et al., 2000, и другие).

Для открытогнездящихся видов (камышевки, славки, коньки и др.) среднее число яиц в гнезде в момент подкладки составило 2,06±0,07 (n=377), что составляет 95,9 % всех зарегистрированных случаев. Для закрытого и полужакрытого гнездования (горихвостки, белой трясогузки, зарянки и др.) эти показатели составляют 2,70±0,35 яйца на гнездо (n=37) и 78,4 %. 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±0,07.

По наблюдениям Я. Вилли, 67,4 % яиц кукушки были отложены в гнезда тростниковых камышевок в момент, когда они содержали одно или два яйца хозяина (Wyllie, 1975). Анализ 289 случаев подкладки яиц кукушкой в гнезда различных видов в Чехословакии показал, что в момент подкладки в гнезде хозяина находилось в среднем 3,33±0,10 яйца. В пустые гнезда кукушки отложили 20 яиц (6,9 % от всех случаев), в незавершенные кладки с 1—4 яйцами — в 188 случаях (65,1 %), в кладки с 5—7-ю яйцами — 81 случай (28,0 %) (Pikula, Beklova, 1981). В Южной Моравии гнезда тростниковой камышевки в момент подкладки

яйца кукушкой содержали одно (7,1 % случаев), два (50,0 %), три (35,7 %) и четыре (7,1 %) яйца хозяина. Однако это распределение не всегда отражало точную динамику откладки яиц хозяином, так как в некоторых случаях кукушка изымала яйца камышевки за несколько дней до откладки своего (Moksnes et al., 2000).

В гнезда основного вида-воспитателя кукушка откладывает яйца, как правило, в более ранние сроки, чем в гнезда других видов. Среднее число яиц в гнезде белой трясогузки (основной вид) в момент подкладки яйца кукушкой составило, по нашим наблюдениям, $2,05 \pm 0,37$ ($n=22$), в гнездах других видов — 3,6 ($n=3$). Сходная ситуация отмечена на Украине, где среднее число яиц в гнезде болотной камышевки (основной вид) в момент подкладки яйца кукушки составило $2,31 \pm 0,28$ ($n=29$), для других видов (жулан, тростниковая камышевка, садовая и серая славки, серая мухоловка, чечевица) — 3,06 (16) яйца (Кныш, 2000). То есть постоянные наблюдения, которые ведет самка кукушки за гнездами основного вида-воспитателя позволяют ей максимально точно синхронизировать момент откладки яйца. Яйцо подкладывается в кладку воспитателя в основном до откладки 3-го яйца хозяином. За гнездами других видов самка кукушки специальных наблюдений не ведет и подбрасывает яйца на любой стадии, чаще всего, когда ощущается недостаток подходящих гнезд основного вида-воспитателя.

Большинство авторов указывают, что кукушка подкладывает свое яйцо во второй половине дня (Chance, 1922; Шкатулова, 1970; Дерим-Оглу, Леонов, 1974; Wyllie, 1975; Furumaya, 1977; Нумеров, 1978а; Davies, Brooke, 1988; Кныш, 2000; Moksnes et al., 2000 и др.). Специальные наблюдения Э. Чанса за откладкой яиц кукушкой в гнезда лугового и лесного коньков в 1920 году показали, что из 14-ти случаев, когда время откладки было известно, в 12-ти (85,7 %) были точно отложены после полудня, в основном в 15—16 часов. Для двух оставшихся указано время откладки до 17 час. 45 мин. и 15 час. 55 мин. (Chance, 1922). В литературном обзоре, сделанном Я. Вилли (Wyllie, 1981, цит. по А.С. Мальчевскому, 1987), анализируется время подкладки кукушками 120 яиц. В 96 случаях (80 %) яйцо было отложено между 16 часами и сумерками, в 19 случаях — между 14 и 16 часами и только 5 случаев (4,2 %) подкладки яиц отмечено в первой половине дня. По данным наблюдений и видеорегистрации, подкладки яиц кукушкой в гнезда тростниковых камышевок установлено, что в 14-ти случаях откладка происходила в период между 14:39—20:00 часами, в среднем в 18:09. Семь других посещений гнезд камышевок — кукушками (без подкладки яиц) отмечены между 11:37 и 19:12 часами, в среднем в 16:02 (Moksnes et al., 2000). Нам представляется, что это время выбрано не случайно. Наши наблюдения за белыми трясогузками показали, что до начала относительно непрерывного насиживания (начиная с 4-го яйца) птицы находятся в гнезде или в непосредственной близости от него в основном в первой половине дня, поздно вечером и ночью. Кукушка же подкладывает свое яйцо во второй половине дня, когда вероятность «столкновения» с хозяевами гнезда минимальна. В известных нам (по времени) 12-ти случаях откладки яиц кукушкой в 11-ти (91,6 %) яйцо было отложено после 14-ти часов (Нумеров, 1978а, неопуб. данные).

Сходную ситуацию поведения тростниковой камышевки у гнезда наблюдали Н. Девис и М. Брук (1988). Они оценивали время пребывания самки камышевки в гнезде по температуре кладки («теплые» яйца свидетельствовали о недавнем отсутствии самки). По их данным, доля «теплых» кладок камышевки с одним, двумя и тремя яйцами до полудня составляла: 42,8, 81,8 и 95,4%, а после полудня: 10,7, 60,9 и 76,2 % (соответственно, 1—3 яйца). Очевидно, что присутствие самки камышевки в гнезде, содержащем 1—2 яйца, меньше по времени в послеполуденные часы. Это время чаще всего и использовали кукушки для подкладки своего яйца (Davies, Brooke, 1988).

При подкладке своего яйца в гнездо вида-воспитателя самка кукушки может изымать одно или несколько яиц хозяина — «подкладка в обмен», а также может подкладывать яйцо и дополнительно к кладке. И тому, и другому в литературе имеется масса подтверждений. В наших наблюдениях за взаимоотношениями кукушки с белой трясогузкой (Окский заповедник) и с дроздовидной камышевкой (Воронежская область) кукушка всегда подкладывала яйцо «в обмен». Такое же поведение кукушки отмечали и в других местах (Wyllie, 1975; Davies, Brooke, 1988; Moksnes et al., 2000). 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 $1,25 \pm 0,04$ ($n=222$).

К. Гертнер (Gärtner, 1981), наблюдавший подкладку и изъятие яиц кукушкой в гнездах болотной камышевки в Германии, высказал предположение, что самка кукушки изымает тем больше яиц хозяина, чем их больше в гнезде. Нами проанализировано 222 случая подкладки яйца «в обмен» у различных видов, когда в гнезде хозяина было 2—6 яиц (Шкатулова, 1970; Wyllie, 1975; Нумеров, 1978а, неопубл. данные; Kieseewetter 1979; Gärtner, 1981, 1982; Garling, 1988; Шураков, 1989; Мельников, 1991; Нечаев, 1991; Кныш, 2000, 2001; Moksnes et al., 2000, и другие). Выяснено, что число изъятых кукушкой яиц составляет: когда в кладке хозяина одно яйцо — 0—1 яйца, в среднем — $0,73 \pm 0,09$; когда два яйца — 1—2 яйца, в среднем — $1,23 \pm 0,05$; когда три яйца — 1—3, в среднем — $1,31 \pm 0,07$; когда четыре — 1—3, среднее — $1,38 \pm 0,13$; пять, — 1—4, $2,00 \pm 0,37$; и когда в кладке хозяина было шесть яиц — 2—3, в среднем — $2,50 \pm 0,50$ (рис. 2). В связи с результатами этих материалов обратим внимание на еще один интересный факт. Когда в гнезде хозяина находилось 1—4 яйца, то есть до начала относительно непрерывного насиживания у многих видов хозяев кукушки, самка изымала в среднем 1,21—1,3 яйца. Когда же подкладка происходила в завершенные кладки (5—6 яиц), самка кукушки забирала в среднем 1,9—2,5 яйца (рис. 2.). Такое поведение представляется целесообразным, учитывая последующее время вылупления кукушонка и птенцов воспитателя.

Таким образом, кукушка при подкладке своего яйца «в обмен» изымает яиц хозяина тем больше, чем больше их в кладке. Корреляция средняя, достоверная: $r = 0,409$, $p < 0,001$; $Y = 0,671 + 0,228x$, где Y — количество изъятых яиц, x — количество яиц хозяина в момент подкладки.

Интересно отметить, что иногда яйцо хозяина изымается кукушкой за 1—2 дня до откладки своего (26 случаев) (Gärtner, 1981). Подобные случаи

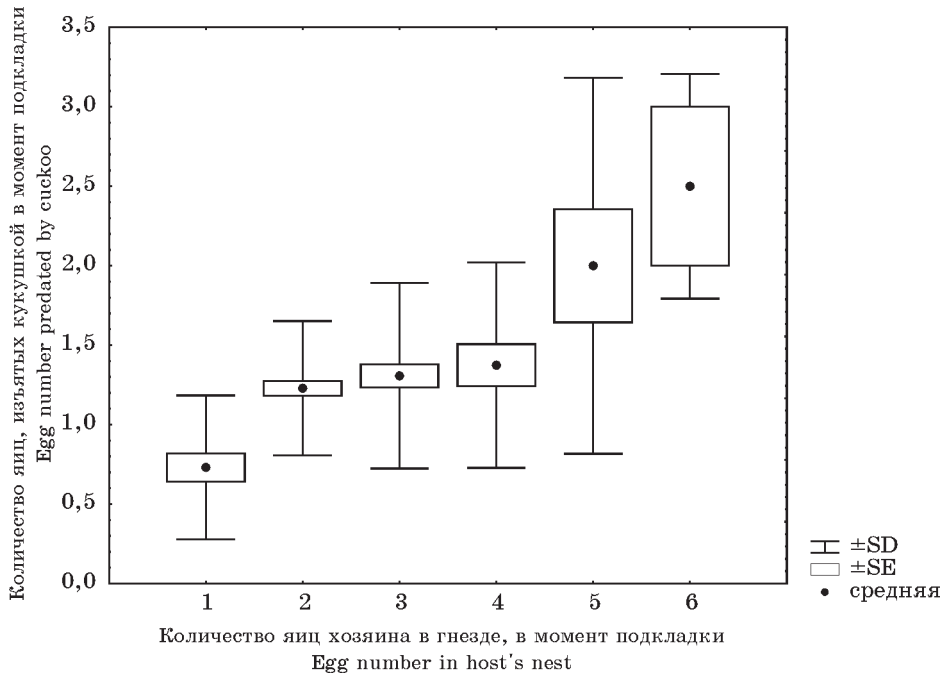


Рис. 2. Среднее количество яиц хозяина, изъятых кукушкой в момент подкладки своего яйца. Mean egg number of the host, predated by cuckoo female at the moment of laying its egg.

отмечены и другими исследователями (Moksnes et al., 1993, 2000). Н. П. Кныш (2000) отметил, что в 3-х гнездах болотной камышевки кукушка похитила 1, 1 и 2 яйца, соответственно, за 4, 2 и 0,5 дня до откладки своего яйца (а затем еще по яйцу в момент откладки своего в двух из этих гнезд).

Учитывая эти наблюдения, можно предполагать, что часть случаев зафиксированной откладки яиц кукушкой дополнительно к кладке хозяина является случаями отсроченной откладки «в обмен».

Поведение, связанное с изъятием яиц хозяина кукушкой при подкладке своего яйца, воспринимается и описывается исследователями как общеизвестный факт. Более того, поедание яиц кукушкой рассматривается многими исследователями просто как дополнительное питание (подробный анализ см. в разделе 3.3.2.). Однако, на наш взгляд, такое поведение самки кукушки имеет определенный биологический смысл и является элементом общей стратегии поведения при подкладке яйца. По нашему мнению, подкладка яйца кукушкой «в обмен» облегчает его прием видом-воспитателем, особенно в случаях отличия по окраске (Нумеров, 1978а, 1993).

В разделе 3.1.3. мы указывали, что участки различных самок могут перекрываться. В каждом конкретном случае особенности размещения и количество гнезд вида-воспитателя определяют конфигурацию этих участков и степень их перекрытия. Факты находок двух и трех яиц различных самок кукушки в одном гнезде неоспоримо свидетельствуют об этом. Доля таких находок невелика, и причин, объясняющих данную ситуа-

цию, несколько. С одной стороны, участки, видимо, перекрываются не всегда, а только в местах высокой концентрации гнезд хозяина. С другой — самка кукушки при подкладке своего яйца может изъять яйцо самки предшественницы, а не яйцо хозяина. Кроме того, вылупившийся первым кукушонок, как правило, выбрасывает и яйца (птенцов) хозяина и яйцо кукушки (если оно есть в кладке). Поэтому опубликованные цифры находок двух и более яиц кукушки в одном гнезде следует рассматривать как минимальные. Часть подобных случаев не регистрируется исследователями в силу позднего обнаружения гнезд.

Доля кладок горихвостки, содержащих два яйца кукушки, по наблюдениям А. С. Мальчевского (1954, 1987) и Н. П. Кадочникова (1956, 1960), в Воронежской области составила 16,0 % (n=25). В Латвии два яйца кукушки в одном гнезде горихвостки обнаружены в 4,9% случаев (n=143) (Vilks, 1972). В Венгрии в 1940—1944 гг. в гнездах дроздовидной камышевки — в 32,9 % случаев обнаружения более одного яйца кукушки (Molnar, 1944; цит. по L. Brooker, M. Brooker, 1990). Я. Вилли в течение шести лет наблюдений за гнездами тростниковой камышевки в Англии обнаружил 6 (3,5 %) таких случаев из 170 гнезд (Wyllie, 1981; цит. по N. Davies, M. Brooke, 1988). В другом месте у этого же вида в 1985—1986 гг. из 44-х кладок два яйца кукушки содержали 6 (13,6 %) (Davies, Brooke, 1988). Интересно отметить, что все шесть случаев находок кладок тростниковой камышевки с двумя яйцами кукушки отмечены Дависом и Бруксом в 1985 году, когда доля паразитированных кукушкой гнезд (22,5 %) была в 2,5 раза выше, чем в 1986 году (9,1 %) (Davies, Brooke, 1988). Среди 74-х гнезд тростниковой камышевки с яйцами кукушки в Чехии и Австрии семь содержали два яйца кукушки одновременно (Oien et al., 1996). По нашим наблюдениям, случаи находок двух яиц кукушки в одном гнезде белой трясогузки отмечены в 1973 и 1975 гг. Именно в эти годы наблюдался наиболее интенсивный паразитизм кукушки (42,4 и 36,1 %, соответственно). В среднем доля гнезд, паразитированных кукушкой в районе Окского заповедника в период с 1955 по 1983 гг., составила 26,2 %, а доля гнезд с двумя яйцами кукушки — 4,2 %.

Из 10 видов-воспитателей в Сумской области (Украина) только в гнездах болотной камышевки Н. П. Кнышем (2000) обнаружены по два и по три яйца кукушки в одном гнезде. Два яйца встречены в 3-х гнездах (6,8 %, n=44) болотных камышевок и в одном — три (2,3 %) яйца разных самок кукушек. Именно у этого вида здесь наблюдается наибольший процент паразитированных гнезд кукушкой, в среднем 22,68 %, у других 9-ти видов он составляет 1,79—7,41 %. Случаи обнаружения кладок болотной камышевки с 2—3 яйцами кукушки отмечены только в 1998—2000 гг. (за 20 лет наблюдений), когда общая доля гнезд с кукушкой (29,41 %) превышала среднюю многолетнюю в 1,3 раза (Кныш, 2000).

По материалам коллекционных сборов яиц кукушки, в гнездах 10-ти распространенных видов-воспитателей (n=1541) средняя доля кладок с двумя яйцами в одном гнезде составила 7,2 %, с тремя яйцами кукушки — 0,8 % (Makatsch, 1955, 1971). Наиболее высокая интенсивность паразитизма отмечена у дроздовидной камышевки, черноголовой славки, белой трясогузки и серого сорокопуга (табл. 4).

Таблица 4

Соотношение общего числа находок гнезд с 1, 2 или 3-мя яйцами кукушки (по объединенным данным W. Makatsch, 1955, 1971).
Ratio of host's nests with 1, 2, or 3 eggs of cuckoo (generalized data W. Makatsch, 1955, 1971)

Вид-воспитатель Host-species	Всего с яйцами кукуш- ки Total nests	С одним яйцом кукушки Nests with one eggs of cuckoo		С двумя яйцами кукушки Nests with two eggs of cuckoo		С тремя яйцами кукушки Nests with three eggs of cuckoo	
		абс.	% %	абс.	% %	абс.	% %
<i>Motacilla alba</i> Белая трясогузка	117	98	83,8	17	14,5	2	1,7
<i>Lanius collurio</i> Обыкновенный жулан	257	237	92,2	20	7,8	-	-
<i>Lanius excubitor</i> Серый сорокопуд	40	33	82,5	5	12,5	2	5,0
<i>Phoenicurus phoenicurus</i> Обыкновенная горихвостка	63	62	98,4	1	1,6	-	-
<i>Troglodytes troglodytes</i> Крапивник	45	44	97,8	1	2,2	-	-
<i>Erithacus rubecula</i> Зарянка	37	36	97,3	1	2,7	-	-
<i>Acrocephalus arundinaceus</i> Дроздовидная камышевка	171	129	75,4	34	19,9	8	4,7
<i>Acrocephalus scirpaceus</i> Тростниковая камышевка	393	387	98,5	6	1,5	-	-
<i>Sylvia atricapilla</i> Черноголовая славка	56	45	80,4	11	19,6	-	-
<i>Sylvia borin</i> Садовая славка	362	347	95,8	14	3,9	1	0,3

Таким образом, в подавляющем большинстве гнезд видов-воспитателей кукушки обнаруживали одно яйцо (92,1 %), средняя доля кладок, содержащих яйца двух различных самок, составляет 7,1 %, трех самок кукушки — 0,8 % всех паразитированных кладок. Эти цифры (напомним — минимальные) характеризуют интенсивность паразитизма и долю перекрывающихся индивидуальных участков различных самок кукушки.

Исключительно интересным является вопрос о возможном избирательном изъятии определенных яиц хозяина кукушкой при подкладке своего. К сожалению, для каких-либо обобщений опубликованных материалов по этому вопросу пока недостаточно. Тем не менее, в двух случаях, когда яйца трясогузки были помечены нами по порядку откладки, кукушка из 2-х яиц изъяла первое по порядку откладки и из 4-х яиц также первое. В гнезде трясогузки, за которым наблюдал С. А. Шураков (1989), из 2-х яиц кукушка забрала первое. Похожую ситуацию наблюдал Н. П. Кныш (1977) в гнездах жулана. Кукушки откладывали яйца, когда в гнездах жулана было от 3-х до 6-ти яиц. В четырех случаях кукушка изъяла первое яйцо, в двух — третье. Предварительный расчет вероятностей показал, что первое яйцо кукушка забирала чаще, чем это можно

было ожидать теоретически (случайно). Несмотря на это, трактовать эти случаи как целесообразную поведенческую тактику, видимо, преждевременно. В тоже время совершенно очевидно, что кукушонок будет всегда иметь преимущества (в выбрасывании яиц и птенцов хозяина), если вылупится первым. Однако оставался открытым вопрос: может ли самка кукушки различать яйца хозяина по порядку откладки, тем более, что время затрачиваемое ею на подкладку, составляет секунды? Нам удалось установить возможный механизм опознавания порядка откладки яиц птицами. По крайней мере, человеческий глаз различает таким способом свежие и насиженные яйца уверенно. Методика основана на способности птиц видеть изображение и в ультрафиолетовой части светового спектра, которую человек не видит. Для примера мы освещали ультрафиолетовой лампой яйца домашней курицы, отложенные в день осмотра, три дня и 16 дней до осмотра (рис. 3 b, c, d). Как видим, различия оказались значительными. Наблюдалась флюоресценция отдельных участков скорлупы. Она практически отсутствовала в первые сутки (отдельные редкие точки), увеличивалась до отдельных пятен через трое суток и через две недели видна была на всей поверхности яйца (рис. 3). Природу флюоресценции необходимо исследовать дополнительно, но предварительно можно предположить, что она, видимо, связана с бактериями, размножающимися с течением времени на поверхности скорлупы.

Таким образом, механизм быстрого определения свежих и отложенных ранее яиц у птиц существует в силу специфики их зрения. Учитывая это, можно предположить, что изъятие кукушкой самых старых (отложенных первыми) яиц не случаен и имеет направленный характер.

Отмечены также случаи изъятия второй самкой кукушки яйца, подложенного первой самкой. Подобные случаи зарегистрированы при наблюдении за кукушками, паразитирующими на гнездах тростниковых камышевок (Wyllie, 1975; Gehring, 1979; Davies, Brooke, 1988) и болотных камышевок (Кныш, 2000). Для объяснения этих случаев как проявления внутривидовой конкуренции у различных самок кукушек доказательств пока недостаточно. Если бы все самки делали это целенаправленно, доля гнезд

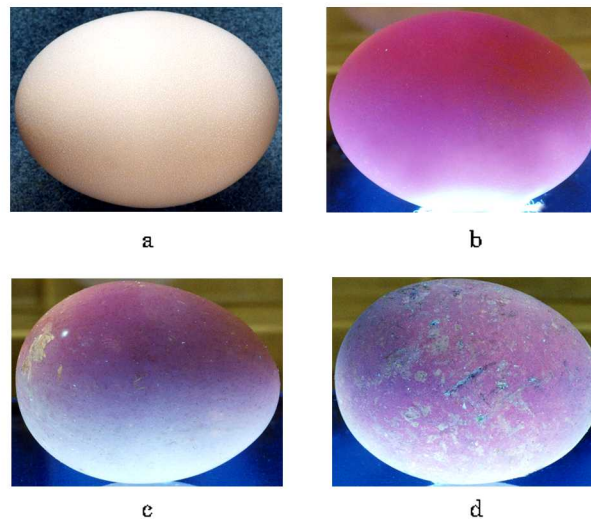


Рис. 3. Внешний вид яйца курицы при обычном освещении (a) и освещении ультрафиолетовой лампой (b–d). Свежее яйцо (a, b), яйцо через три дня (c) и через 16 дней (d). View of chicken egg in day light (a) and in UV-light (b–d). Just laid egg (a, b), the same egg in 3 days (c), and in 16 days (d).

с двумя и более яйцами разных самок была бы значительно меньше (или же они отсутствовали бы совсем).

Таким образом, 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;
- согласованность действий самки и самца кукушки при откладке яйца требует дополнительных наблюдений и подтверждений;
- в гнезда основных видов-воспитателей кукушка откладывает яйцо, когда в нем находится 1—3 яйца, т.е. в незавершенную кладку. 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»). Чем больше яиц хозяина в гнезде, тем больше их может изъять кукушка;
- 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.

Описанная тактика поведения позволяет кукушкам:

- обнаруживать практически все гнезда вида-воспитателя на участке самки и подкладывать яйца во все доступные гнезда, четко синхронизируя процесс откладки;
- обеспечивать максимальный успех в приеме яйца (даже не мимикрирующей окраски) видом-воспитателем;
- создавать наиболее благоприятствующие условия вылупившемуся кукушонку.

3.2.2. Промежутки между откладкой очередных яиц.

Минимальный промежуток между откладкой очередных яиц у самки обыкновенной кукушки составляет 2 дня. Интервал в 2—3 дня отмечается в 56 % случаев, а в 2—4 дня — в 69 % (Warnke, Wittenberg, 1958; Marbot 1959; Blaise, 1965; Wyllie, 1975; Нумеров, 1978а; 1993; Gehringer, 1979; Мальчевский, 1987; Кныш, 2000). Наряду с этим отмечены случаи, когда очередное яйцо сносилось через 10—16 дней. По наблюдениям Э. Чанса, кукушка откладывает яйца «своеобразными кладками» — 5 яиц с промежутком в 2 дня, затем следует более длительный перерыв (Chance, 1922). Это же отмечает и Р. Пэйн (Payne, 1974), изучавший откладку яиц у паразитических кукушек по фолликулам яичника. По нашим наблюдениям, в 1972—1982 гг. в Окском заповеднике самки кукушки откладывали яйца с такими интервалами: 3-2-2-2-5-2-4-7-9-8 дней; 2-2-2-3-4-3 дня; 10-2-5 дней; 3-9 дней; 2-2-2-2-10 дней. В гнезда тростниковых камышевок в местечке Нешатель (Франция) в 1974 году (8 яиц): 2-4-2-2-3-6-2 дней, в 1975 (9 яиц): 4-2-2-3-2-2-4-4 дней, в 1976 году (11 яиц): 2-5-(1)-2-2-(1)-2-3-2-2 (Gehringer, 1979). В двух случаях в 1976 году указана откладка яиц через сутки, что, вероятно, является ошибкой, так как, по данным автора, в этом году 4 даты были рассчитаны от времени вылупления птенца. В гнезда жулана самка кукушки отложила яйца двумя сериями: первые два через 2-е суток, затем последовал перерыв 15 дней и еще три через 2 и 3 дня (Кныш, 2000). В гнезда болотных камышевок откладка яиц кукушкой происходила также сериями: 29 и 30.05 — 11.06 — 20 и 22.06 — 2.07; другой самкой: 27.05, 30.05 и 1.06 — 7, 9 и 12.06 — 18, 20, 23 и 25.06 — 3.07. (Кныш, 2000).

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

3.2.3. Количество яиц, откладываемых одной самкой за сезон.

Теоретически, учитывая промежутки в откладке очередных яиц (двое суток) при продолжительности периода размножения 40—50 или 60 дней, самка кукушки могла бы отложить максимально 20—25 или 30 яиц, соответственно. В эксперименте, проведенном в 1922 году Эдгаром Чансом, когда гнезда луговых коньков с яйцом кукушки разоряли, вынуждая коньков строить новое, одна самка кукушки отложила 25 яиц за 49 дней (с 11 мая по 28 июня). То есть в эксперименте подтверждена теоретическая максимальная продуктивность кукушки. Но в естественной природной обстановке на участке размножения кукушки невозможна такая концентрация гнезд вида-воспитателя, да еще и начинающих свою кладку (отдельные пары) через двое суток на протяжении всего пе-

риода размножения. Период начала откладки яиц может быть растянут, но всегда имеются пики (периоды массовой откладки яиц) соответствующие количеству циклов размножения вида. В естественной ситуации подобная плодовитость, как правило, недостижима.

Теоретически с учетом еще и более длительных перерывов между сериями («кладками») при той же общей продолжительности периода размножения самка могла бы отложить 10—13 или 16 яиц.

Вернемся к эти цифрам позже, а пока рассмотрим результаты реальных полевых исследований плодовитости отдельных самок кукушки, откладывавших яйца в гнезда тростниковой и болотной камышевок, обыкновенной горихвостки, белой трясогузки и жулана (Кадочников, 1956; Мальчевский, 1954, 1987; Warnke, Wittenberg, 1958; Marbot, 1959; Blaise, 1965; Wyllie, 1975; Нумеров, 1978а, неопубл.; Gärtner, 1982, Brooke, Davies, 1987; Davies, Brooke, 1988; Кныш, 2000). Анализ этих литературных данных позволил установить число яиц (за сезон) у 88-ми самок кукушки.

Среднее число за сезон составило $5,06 \pm 0,37$ яйца 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-ти яиц (89,8 %) и большинство самок (63,6 %) — пять и менее яиц.

На участках наиболее интенсивной откладки яиц кукушками (в гнезда основных воспитателей) число яиц одной самки за сезон может быть больше. Так, по наблюдениям Я. Вилли (1975), среднее число яиц одной самки кукушки, паразитирующих на тростниковой камышевке, составило 8,0 ($n=18$). По данным М. Брука и Н. Девиса, для кукушек, паразитирующих на луговом коньке и лесной завирушке, среднее число яиц самки за сезон составляло 8,21 ($n=29$) (Brooke, Davies, 1987). Видимо, столь высокая плодовитость кукушек, паразитирующих на указанных видах, объясняется чрезвычайно высокой концентрацией их гнезд с кладками на «гнездовых участках» самок кукушек. В гнезда белой трясогузки в районе Окского заповедника, несмотря на плодовитость отдельных самок (два случая по 11 яиц), в среднем одна самка откладывала 4,8 яиц ($n=22$). Кстати, оба случая откладки по 11 яиц отмечены на участке с наибольшей концентрацией гнезд трясогузки (Нумеров, 1978а, с, неопубл. данные).

Как было указано выше, теоретически с учетом еще и более длительных перерывов между сериями («кладками») самка кукушки могла бы отложить 10—16 яиц. С другой стороны, исходя их массы тела самки можно ориентировочно определить массу кладки (Дольник, 1971; Blueweiss et al., 1978; цит. по Дольник, 2001). При средней массе самок кукушки в мае-июне 106 г (Seel, 1977) расчетная масса кладки составит 30,1—39,1 г (по двум формулам, различающимся степенными показателями), а число яиц (при средней массе каждого 3,3 г) — 9,1—11,9, соответственно. Полученная 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. Наиболее часто подобное наблюдается в конце периода размножения и иногда — в самом начале. Поэтому в гнезда основного воспитателя попадает большинство яиц самки кукушки, но не все. Косвенно регулярность откладки яиц подтверждают многочисленные случаи добычи самок кукушки с готовым к откладке яйцом в яйцевом. А. С. Мальчевский упоминает эти факты из фаунистических работ также в связи с коротким периодом инкубации яйца кукушки (см. раздел 3.5.1.).

Учитывая изложенное выше, можно заключить, что физиологические возможности самки кукушки, как правило, значительно превышают число подходящих гнезд для откладки яиц. И, возможно, самка их откладывает, но не все попадают в кладки основного вида-воспитателя, отчего и значительно реже регистрируются исследователями.

3.3. СРОКИ РАЗМНОЖЕНИЯ КУКУШКИ И ВИДОВ ПТИЦ — ЕЕ ВОСПИТАТЕЛЕЙ.

3.3.1. Синхронизация периодов размножения.

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 (Мальчевский, 1954; Кадочников, 1956; Нумеров, 1978а, 1982). В странах Западной Европы ежегодная продолжительность периода откладки яиц приблизительно та же. В Южной Англии, например, — 50 дней (Wyllie, 1975), однако начало откладки яиц кукушкой может происходить раньше в силу более раннего размножения ее видов-воспитателей (Gehring, 1979; Rose, 1982). По наблюдениям Н. П. Кныша (2000) первые яйца кукушки откладывают в среднем 25 мая, а последние — 28 июня. Средняя продолжительность периода откладки яиц составляет $33 \pm 1,5$ дня (30—38 дней). По совокупным данным за все годы наблюдений — 52 дня (Кныш, 2000). То есть особенности сроков начала кладок в отдельные годы могут существенно сдвигать сроки размножения, что сказывается на увеличении продолжительности совокупного периода. Например, по многолетним данным наблюдений в Чехословакии, наиболее ранняя откладка яиц кукушкой отмечена 19.04, а наиболее поздняя — 9.07, общая продолжительность периода составляет 81 день, хотя ежегодно период размножения не превышает 60 дней (Pikula, Beklova, 1981).

Сроки и продолжительность периода гнездования основных видов-воспитателей в различных точках ареала определяют параметры размножения кукушки. Так, раннее начало гнездования тростниковой камышевки, гнездящейся во Франции, определяет и более раннюю откладку яиц этому виду кукушкой (рис. 4, 1). В Германии, Бельгии и Голландии камышевки начинают кладку в более поздние сроки, и начало размножения кукушки также более позднее (рис. 4, 2).

Периоды размножения обыкновенной кукушки и всех основных видов ее хозяев четко взаимосвязаны. Однако всегда наблюдается некоторое запаздывание в начале размножения кукушки что естественно, учи-

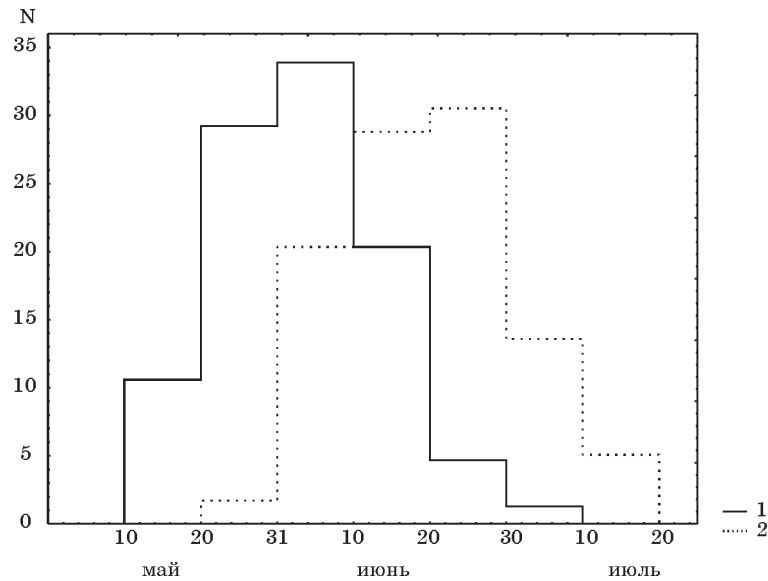


Рис. 4. Откладка яиц кукушкой в гнезда тростниковой камышевки во Франции (1) и в Германии, Бельгии и Голландии (2) (по материалам W. Makatsch, 1971). Egg laying by the Cuckoo in nests of Reed Warblers in France (1), Germany, Belgium and Holland (2) (Data from W. Makatsch, 1971).

тывая особенности поведения самки при подкладке своего яйца (см. 3.2.1.). В гнезда основного вида-воспитателя кукушка откладывает яйца, как правило, в более ранние сроки, чем в гнезда других видов, что также объясняется ее поведением и «ориентацией» на основной вид. Иллюстрацией сказанного могут быть данные о сроках размножения лугового конька и откладки яиц кукушкой в Англии (Rose, 1982). На рис. 5 представлены данные из работы Л. Розе, обработанные нами.

Поскольку данные объединены за ряд лет, реальная сезонная продолжительность периодов размножения преувеличена. Тем не менее, четко заметны «запаздывание» начала откладки яиц кукушкой, растянутость периода откладки яиц, одновременное окончание и общая взаимосвязь процессов. Подобный вид гистограмм характерен для всех видов с растянутым периодом размножения или гнездящимся дважды в сезоне. Но у раногнездящихся видов с относительно коротким периодом размножения гистограммы выглядят несколько иначе. По наблюдениям А. Клудо (цит. по W. Makatsch, 1971), основная масса (83,5 %) свежих кладок серого сорокопута встречается в период с 10.04. по 20.05., откладка яиц кукушкой в эти гнезда наблюдается с 20.04. (рис. 6), то есть уже с 20.05. все свежие кладки сорокопута (возможно повторные) на 100 % паразитируются кукушкой.

В Южной Моравии (Чехословакия), по наблюдениям К. Хюдека, кукушка подкладывает яйца в гнезда дроздовидной и тростниковой камышевок. Но предпочитаемым видом-воспитателем является дроздовидная камышевка, так как она начинает гнездиться раньше и имеет более растянутый общий период размножения (Hudec, 1975).

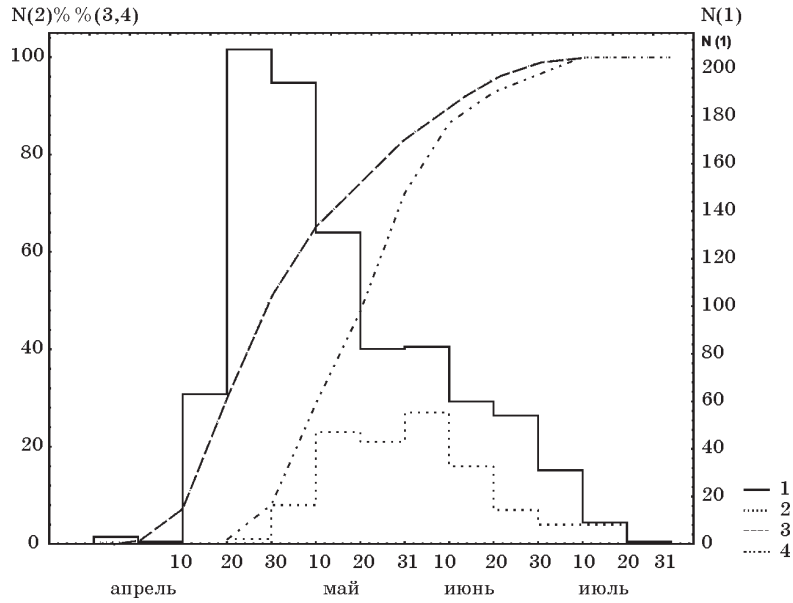


Рис. 5. Появление гнезд лугового конька (1), откладка яиц кукушкой (2) и динамика этих процессов (3, 4) по десятидневкам (по материалам L. Rose, 1982). Dynamics of appearance of nests of Meadow Pipit (1), egg laying by cuckoo (10-days cycle) (Data from L. Rose, 1982).

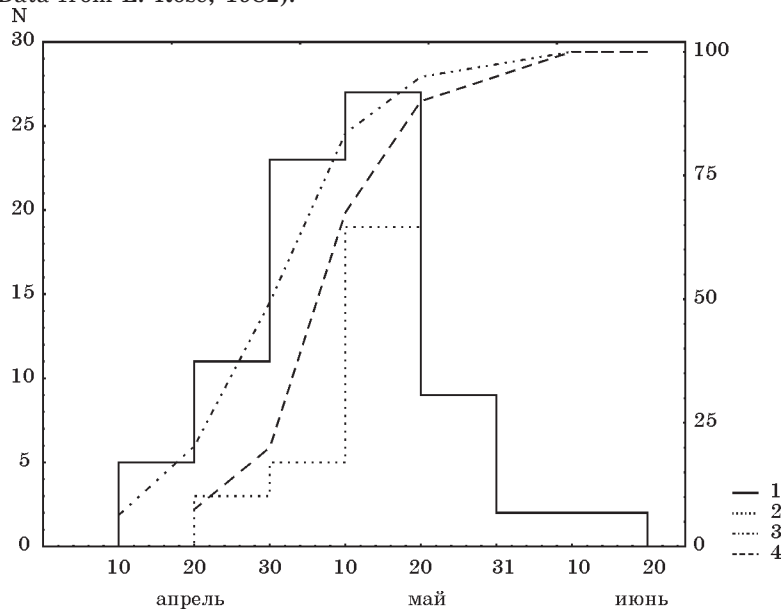


Рис. 6. Появление гнезд серого сорокопута с началом кладки по десятидневкам (1), откладка яиц кукушкой (2) и динамика этих процессов (3, 4) по десятидневкам (по материалам А. Клудо, из W. Makatsch, 1971). Dynamics of appearance of nests of Northern Shirke (1), egg laying by cuckoo (2) and cumulate line (3, 4) (10-days cycle) (Data A. Claudon from W. Makatsch, 1971).

В целом синхронизация периодов размножения — один из важнейших элементов взаимоотношений вида-паразита и вида-хозяина, выработанных в процессе эволюции. Специально этот вопрос изучен нами на примере взаимоотношений белой трясогузки и кукушки. Анализ взаимосвязи сроков и интенсивности размножения этих двух видов проведен по материалам наблюдений в 1972—1980 гг. в районе Окского заповедника (юго-восточная часть Мещерской низменности). Белые трясогузки прилетают в район заповедника в конце марта — начале апреля. Средняя дата прилета за 40 лет — 31 марта (Сергеева, 1958; Нумеров, 1982; материалы заповедника). Достаточно четко взаимосвязан с прилетом трясогузки по годам и прилет кукушки ($r=0,75\pm 0,01$, $p<0,001$), что обусловлено общим ходом весенних фенологических процессов. Появление кукушки ежегодно регистрировалось по первому кукованию, обычно в середине — конце апреля. Средняя многолетняя дата — 23 апреля. Разница в сроках появления обоих видов изменяется по годам от 13 до 37 суток и составляет в среднем 24,6 суток.

Первые кладки белых трясогузок появляются уже в первой декаде апреля, однако к массовой откладке яиц они приступают обычно в конце мая — начале июня. Разница между датой первой встречи и откладкой первого яйца изменяется по годам от 16 до 41 суток, в среднем составляет 34,1 суток. Период размножения белой трясогузки сильно растянут, гнезда с первым яйцом встречаются в районе исследований до середины июля. Средняя продолжительность этого периода составляет 70 дней. На рис. 7 изображено появление кладок белой трясогузки с первым яйцом в течение сезона размножения. Кумулята (кривая 3) показывает долю гнезд с первым яйцом, появившихся к данному периоду. Как видим, половина всех гнезд с кладками в сезоне появляется до 31 мая (рис. 7, кривая 1).

Период между прилетом и откладкой первых яиц у обыкновенной кукушки длится по годам от 9 до 47 дней, в среднем — 33 дня. Изменения продолжительности этого периода по годам у белой трясогузки и кукушки взаимосвязаны ($r=0,80$, $p<0,05$). Первые яйца откладываются кукушкой обычно в начале — середине мая, время массовой откладки яиц приходится на третью декаду мая — конец июня (рис. 7А). Анализ гистограмм 1 и 2 показывает высокую степень их взаимосвязи ($r=0,91$, $p<0,001$), что свидетельствует о четкой взаимообусловленности откладки яиц обоими видами. Однако если характер гнездования трясогузки определяется рядом внешних факторов, то откладка яиц кукушкой зависит от размножения трясогузки. Расчеты корреляций по гистограммам отдельных лет отражают как сильную взаимосвязь хода откладки яиц обоими видами: $r=0,71$; $0,84$; $0,95$ (1977, 1973, 1972), так и умеренную: $r=0,44$; $0,45$; $0,49$ (1978, 1979, 1980), а в некоторые годы даже отрицательную: $r= -0,46$; $-0,58$ (1974, 1975). Все это, на наш взгляд, свидетельствует о наличии дополнительных факторов, влияющих на ход откладки яиц кукушкой.

Наблюдения и анализ гистограмм появления кладок белой трясогузки с первым яйцом и откладки яиц кукушкой позволили установить, что интенсивность нарастания количества гнезд трясогузки с первым яйцом в отдельные годы была более высока, чем в другие. В качестве

3.3. Сроки размножения кукушки и видов птиц — ее воспитателей

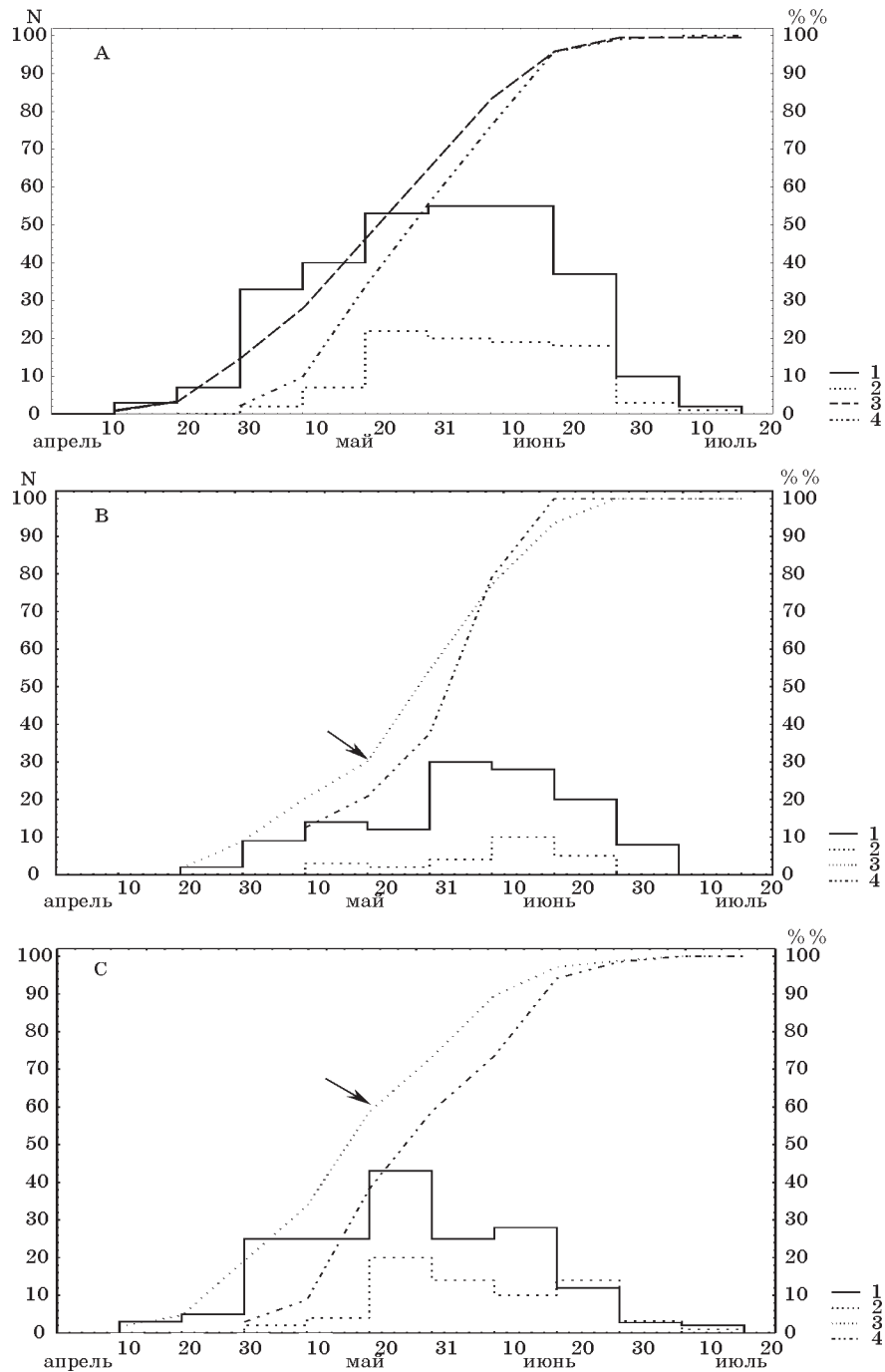


Рис. 7. Динамика появления кладок белой трясогузки с первым яйцом (1), откладка яиц кукушкой (2) и кумуляты этих процессов (3,4, соответственно). А — 1972—1980 гг.; В — 1972, 1974, 1978—1980 гг.; С — 1973, 1975—1977 гг. Dynamics of appearance of nests of Pied Wagtail (1), and egg laying by cuckoo (2) and cumulate line (3, 4) (10-days cycle).

критерия нами использована дата появления 50 % всех гнезд в сезоне белой трясогузки. Наиболее четко выявилось значение десятидневки (20—31 мая). То есть если к этому периоду (в сумме) количество гнезд превышало 50 % всех за сезон, размножение шло по одному «сценарию», если нет — совершенно по другому. Сгруппировав годы по этому признаку, мы выяснили, что они резко различаются также и по числу отложенных кукушкой яиц. В 1972, 1974, 1978—1980 годах к последней декаде мая обнаружено только 30,7 % гнезд с кладками от общего числа. Средний ежегодный уровень паразитизма кукушки за эти годы составил 21,4 % (рис. 7В). В 1973, 1975-1977 годах нарастание числа гнезд трясогузки с началом кладки шло интенсивнее. К тому же периоду появилось 57,7 % всех гнезд и, соответственно, число гнезд с подложенными яйцами кукушки было выше — 40,0 % (рис. 7С).

Доля паразитированных гнезд по десятидневкам в первом случае составляла 16,7—34,6 %, во втором достигала 116,7 % (рис. 7С, 20—30 июня). То есть число гнезд трясогузки с первым яйцом в этот период было 12, а кукушки отложили 14 яиц (не только во все гнезда с начатыми кладками, но и в два гнезда со слегка насиженными яйцами).

Все это свидетельствует о том, что существует период в размножении трясогузки, который определяет более или менее интенсивное размножение кукушки в данном году. Проанализировав взаимосвязь интенсивности начала откладки яиц по десятидневкам и общего хода размножения в данном году, выяснили, что количество кладок, отложенных трясогузкой, в период 20—31 мая имеет четкую достоверную корреляцию ($r=0,82—0,91$, $p<0,01$) и с общим числом гнезд трясогузки в сезоне, и с интенсивностью размножения кукушки в этом году.

Таким образом, особенности репродуктивного периода обыкновенной кукушки обуславливаются особенностями размножения основного вида-воспитателя. В то же время наблюдаются и общие закономерности: растянутость периодов откладки яиц, характерное «запаздывание» начала откладки яиц кукушкой, одновременное окончание размножения и общая взаимосвязь процессов. В размножении видов-воспитателей существует период, который определяет ход последующей откладки яиц кукушкой. Вероятно, здесь имеет место явление стимуляции размножения, точнее гонадостимуляции. Число овулирующих фолликулов самки кукушки зависит от «степени раздражения», полученного ею в начальный период яйцекладки. Раздражителем в данном случае выступают свежие кладки вида-воспитателя. Стимулом же к откладке каждого конкретного яйца для самки кукушки служат яйца белой трясогузки, а не вид пустого свежего гнезда. Этот вопрос нами уже обсуждался (см. выше).

3.3.2. Разорение гнезд видов-воспитателей кукушкой как особая форма репродуктивного поведения.

В ряде исследований установлено, что кукушка может разорять гнезда видов-воспитателей, съедая или выбрасывая яйца или птенцов (Промптов, Лукина, 1940; Makatsch, 1955; Левин, Губин, 1982; Гуреев, 1989, и др.). Анализ желудков кукушек показал наличие остатков скорлупы яиц ряда видов воробьиных (Судиловская, 1951; Гаврилов, Родионов, 1965). Г. Е. Королькова (1963) по наблюдениям в дубравах Воронежской облас-

ти указывает, что в 15 % желудков кукушек содержались остатки птичьих яиц. Ф. Хейлем (Hejl, 1955) описан случай, когда кукушка съела двух птенцов белой трясогузки, а остальных выбросила из гнезда. Я. Вилли (Wyllie, 1975) приводит описание девяти случаев разорения кукушкой гнезд тростниковой камышевки, в семи из которых кукушка полностью уничтожила содержимое гнезда (1—4 яйца, в одном случае — двух птенцов), в двух случаях часть яиц была оставлена в гнезде. Всего из 72 гнезд камышевки 15 % были разорены кукушкой (Wyllie, 1975). О. В. Митропольский, Г. П. Третьяков и Э. Р. Фоттелер (1981) наблюдали разорение гнезда желтоголовой трясогузки. Самка кукушки извлекла из гнезда яйцо, отлетела на несколько метров и проглотила яйцо.

В районе Гамбурга кукушка изъела из 69 гнезд болотной камышевки, с общим числом яиц в них 157, 87 яиц (55,4 %), или в среднем по 1,26 яиц из каждого гнезда (Gärtner, 1981). Причем в части гнезд (в среднем 18,7 %) кукушка изымала одно или несколько яиц, но своих не откладывала. В некоторые годы число таких гнезд достигало 28,6 % (1978, 1980 гг.) и 29,2 % (1979 г.). По наблюдениям К. Гертнера (Gärtner, 1981), кукушка съедала яйца не всегда, часть яиц просто выбрасывала. Ф. Герингер (Gehring, 1979) приводит данные о 135 случаях (в 1975—1976 гг.) изъятия яиц тростниковой камышевки кукушкой. Всего было изъято 258 яиц (от одного до четырех), или 1,91 яйца в среднем за один раз. Интересно отметить два момента по приведенным в этой работе графикам откладки яиц камышевкой и изъятия их кукушкой по дням: 1) после откладки последнего в сезоне яйца кукушкой изъятие яиц камышевки продолжалось еще 7 дней в 1974 г., 3 дня — в 1975 и 18 дней — в 1976 г. Это свидетельствует о том, что поедание яиц кукушкой не всегда обусловлено откладкой своего яйца. Об этом же свидетельствует и тот факт, что в 1976 г. кукушкой съедено 132 яйца, а отложено 11 яиц; 2) количество яиц, изъятых кукушкой из гнезд в 1975 и 1976 гг., оказалось почти равным (126 и 132, соответственно), а число гнезд камышевок в 1976 г. было на 182 % больше, чем в 1975 г.

В гнездах тростниковых и болотных камышевок кроме того, что самки кукушки забирали яйцо хозяина при подкладке своего, они уничтожали почти в 4 раза больше кладок этих видов в других гнездах (Schulze-Hagen, 1992). Б. Гарлинг, анализируя случаи подкладки 240 яиц кукушкой в Европе, указывает, что самка в 78,9 % случаев изымает (съедает) из гнезда часть яиц вида-воспитателя (Garling, 1988). В окрестностях г. Севилья (Испания) наблюдали поедание кукушкой яиц и птенцов тугайного соловья (*Cercotrichas galactotes*), где данный вид является основным воспитателем птенцов кукушки. Причем хищничество отмечено в основном в гнездах соловья без яиц кукушки. Большинство разоренных гнезд были расположены вокруг гнезд с яйцами кукушки (Alvarez, 1994). В Сумской области (Украина), по наблюдениям Н. П. Кныша, кукушка изъела 29 (7,4 %) яиц из 25 гнезд болотной камышевки с незаконченными кладками. По данным за 1970—1998 гг., в установленных случаях она погубила 11,7 % потомства болотной камышевки, в 1999 г. — 16,7 % (Кныш, 1999). Из гнезд жулана кукушка выбросила яйца (не съела), два нашли под гнездом (Кныш, 1977).

Таким образом, изъятие яиц (поедание, выбрасывание) из гнезд видов-воспитателей кукушкой при подкладке своего яйца и разорение кладок этих видов — явление обычное и отмечено в различных точках ареала кукушки. Рассмотрим варианты объяснений такого поведения кукушек. По мнению В. Тиде, яйца птиц — обычная пища кукушки, особенно весной. В отдельных случаях кукушки поедали целые кладки, например, желтой трясогузки, завирушки, чеканов, коньков. Наблюдениями установлен факт охоты кукушек на мышей, птенцов мелких птиц, например, славок, пеночек, коньков, дроздов, юрков (Thiede, 1987). По мнению Ф. Герингера, экстенсивное потребление кукушкой яиц вида-воспитателя — явление вторичное и следует из первопричины: «поддерживать» во время размножения гнезда воспитателя с кладками. Это явление случайное, происходящее вследствие разорения гнезда (Gehring, 1979). Я. Вилли считает, что это не только добавочное питание, но и попытка вынудить хозяев построить новое гнездо и таким образом привести в соответствие циклы размножения. Он высказал также предположение, что разорение кладок необходимо самке кукушки и для того, чтобы другие самки не отложили свое яйцо на ее территории (Wyllie, 1975). Причиной разорения гнезд хозяев кукушкой К. Гертнер считает мотивацию синхронизировать и продлить собственный сезон размножения, так как, разоряя гнездо хозяев, кукушка вынуждает их откладывать повторные кладки (Gärtner, 1987).

А. С. Мальчевский считает, что стремление кукушки разорять гнезда мелких птиц многие исследователи преувеличивают. Возможно, что эта черта поведения характерна для отдельных особей, но не для вида в целом. Бывает это крайне редко, если не считать поедания одного или двух яиц, взамен которых кукушка подкладывает свое яйцо. При вольерном содержании поедание яиц неразмножающимися кукушками — явление более обычное (Мальчевский, 1987). Ссылаясь на наблюдения Г. Лёрля (Löhr, 1979), А. С. Мальчевский оценивает действия кукушки как пример обычного хищничества.

Нам представляется, что этот аспект поведения самок кукушек более сложный, чем кажется на первый взгляд. Рассмотрим подробнее результаты исследований поведения кукушек в вольерах. Например, наблюдения Г. Лёрля (1979) показывают, что кукушки (содержащиеся в неволе) поедали яйца других птиц (потенциальных хозяев), даже когда они не предпринимали попыток подложить свое яйцо, а также поедали яйца, подложенные экспериментатором в искусственное гнездо. Одна самка проглотила 65 яиц в течение одного сезона размножения в птичьей вольере. Самцы яиц никогда не поедали (Löhr, 1979). Задолго до Г. Лёрля подобные эксперименты и наблюдения за кукушками, выращенными и содержащимися в неволе, провели Е. В. Лукина и А. А. Меженный (1955). Их результаты показали, что поедание яиц канарейки (гнездила в той же вольере) происходило регулярно в течение всего лета. Кукушки извлекали яйцо канарейки из гнезда и всегда его съедали. Когда же исследователи стали подкладывать яйца канарейки в кормушку, где содержался корм для нее, **кукушка ни разу не делала никаких попыток взять яйцо в клюв** (выделено мной — А.Н.), «вместо этого она ударяла по нему

клювом, от чего яйцо разбивалось, а затем или отбрасывала его прочь от кормушки, или оставляла на месте, но больше уже на него не реагировала и начинала есть творог, желток или мучных «червей». Если же после этого мы клали новое канареечное яйцо **в гнездо**, местоположение которого мы неоднократно меняли, кукушка вынимала его оттуда своим особым приемом, а затем ловко проглатывала целиком» (Лукина, Меженный, 1955). Следует обратить внимание на два важных, по нашему мнению, момента: 1) яйцами «интересовались» только самки, 2) яйцо целенаправленно изымалось только из гнезда, даже если местоположение последнего менялось. То есть исключительно как «пищевой объект» яйцо самками кукушек не воспринимается. Кроме того, средняя калорийность насекомых составляет: 22,61 (яйца) — 23,24 (имаго) кДж/г сухой массы. Калорийность яиц птенцовых птиц — 21,73 кДж/г сухой массы (Дольник, Дольник, Постников, 1982). Значит, каких-либо энергетических преимуществ питание птичьими яйцами не дает.

Еще один интересный аспект поведения кукушек, связанный с разорением гнезд, рассмотрен в исследовании Н. Дависа и М. Брука (Davies, Brooke, 1988). По их данным, 72 гнезда (41,1 %) тростниковых камышевок (без яиц кукушки) из 175-ти были разорены на стадиях откладки яиц и насиживания по сравнению с девятью (22,5 %) из 40 гнезд с яйцами кукушки ($p < 0,05$). Гибель паразитированных гнезд от хищников и с птенцами кукушки была ниже, чем выводков камышевки. Это, по мнению авторов, свидетельствует о том, что основными разорителями гнезд были сами кукушки и то, что гнезда камышевок с яйцами кукушки были лучше укрыты, чем непаразитированные гнезда. Возможно, кукушка выбирала для подкладки своих яиц более «безопасные» гнезда (Davies, Brooke, 1988). В Испании наблюдали поедание кукушкой яиц и птенцов тугайного соловья (*Cercotrichas galactotes*) в основном в гнездах соловья без яиц кукушки и расположенных вокруг гнезд с яйцами кукушки (Alvarez, 1994). По нашим наблюдениям, гибель яиц по причине разорения кладок белой трясогузки с яйцом кукушки составляет 16,7%. В гнездах белой трясогузки «без яйца кукушки» этот показатель составляет 24,8 % ($n=247$). По данным детальных многолетних наблюдений Н. П. Кныша, в Сумской области (Украина) за гнездами болотной камышевки гибель кладок по причине разорения составляла 23,2—45,0 % ежегодно, в среднем — 37,3 % от числа отложенных яиц. Гибель яиц в кладках, содержащих яйца кукушки, составила только 8,2 %, а с учетом уничтожения яиц другими самками кукушки — 16,3 %, что значительно ниже, чем в первом случае (Кныш, 1999, 2000).

Таким образом, полное или частичное разорение кукушкой гнезд вида-воспитателя связано не только с получением ею добавочного питания потому что:

- при подкладке своего самка 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;
- выигрыша в калорийности нет.

Мы склонны считать, что в данном случае имеем дело с особой формой поведения самки кукушки. Рассматривать это явление только как «добавочное питание» — слишком поверхностно. В литературе приводятся множество подтверждений тому, что после разорения гнезда вид-хозяин выстраивал новое и в эту (повторную) кладку кукушка откладывала свое яйцо (Makatsch, 1955; Промптов, Лукина, 1940; Wylie, 1975; Нумеров, 1978с и др.). Таким образом, кукушка не только использует подходящие кладки, но и активно вмешивается в гнездовой цикл своих жертв, вызывая у них повторную овуляцию (Промптов, Лукина, 1940. С. 85).

Считать, что самки кукушки разоряют гнезда «осознанно», «для продления своего сезона размножения» или «приведения в соответствие циклов размножения», или «для снижения внутривидовой конкуренции», 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», поедание яйца и подкладка через день-два (отсроченная подкладка «в обмен») закрепились отбором как имеющие 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.

Нельзя полностью исключать и эффект «дополнительного питания» — он, безусловно, есть. Возможно, комплекс эволюционно положительных моментов изъятия (поедания) яиц видов-хозяев и отсутствие давления отбора (негативных последствий), с другой стороны, повлияли на широкое распространение такого поведения у самок кукушки.

3.4. МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЯИЦ ОБЫКНОВЕННОЙ КУКУШКИ.

3.4.1. Размеры, масса и вариабельность яиц одной самки.

Яйца обыкновенной кукушки непропорционально малы и составляют 3,1 % от массы взрослой птицы. Наиболее представительные выборки данных по размерам яиц имеются для номинального подвида *C. c. canorus*. Средние размеры яиц для Западной Европы — 22,73×16,34 мм (n=1117) (Makatsch, 1976) и 22,2×16,6 мм, объем — 3,129 см³ (n=1944) (Moksnes, Røskoft, 1992). Наши расчеты по обобщенным данным* для трех подвидов

* Использованы сведения о размерах яиц из следующих источников: Makatsch (1955, 1971, 1976), Vilks (1972, письм. сообщение), Pikula, Beklova (1981), Gärtner (1982), Ковшарь, Левин (1982), Erlinger (1984), Балацкий (1991, 1992), Нумеров и др. (1995), Петросян, Петросян (1997), Петросян, Заболотный (1998), Ильюх, Хохлов (1999), Балацкий, Бачурин (1999), Кныш (2000) и сведения из фаунистических работ.

показали, что номинальный подви́д откладывает относительно маленькие яйца (3,118 см³, два других — 3,275 и 3,510 см³). На рис. 8 показаны средние значения объема яиц (см³) обыкновенной кукушки трех указанных подви́дов.

Возможно, в данном случае имеет место эффект широтного распределения подви́дов (географическая изменчивость). Область распространения номинального подви́да — центральные и северные части Европы и Азии. Подви́ды *C.c. bangsi* и *C.c. subtelephonus* населяют более южные территории (Португалия, Испания, С.-З. Африка и Средняя Азия, Иран, Афганистан; Сев. Пакистан, соответственно). В то же время попытки анализа географической изменчивости для номинального подви́да (*C.c. canorus*) не показали какой-либо четкой зависимости ($r=0,05-0,13$) ни по широте, ни по долготе (рис. 9). Не выявил значимой корреляции объема яиц и географических координат ($r=0,267$) и анализ оологических коллекций Западной Европы (Moksnes, Røskaft, 1995).

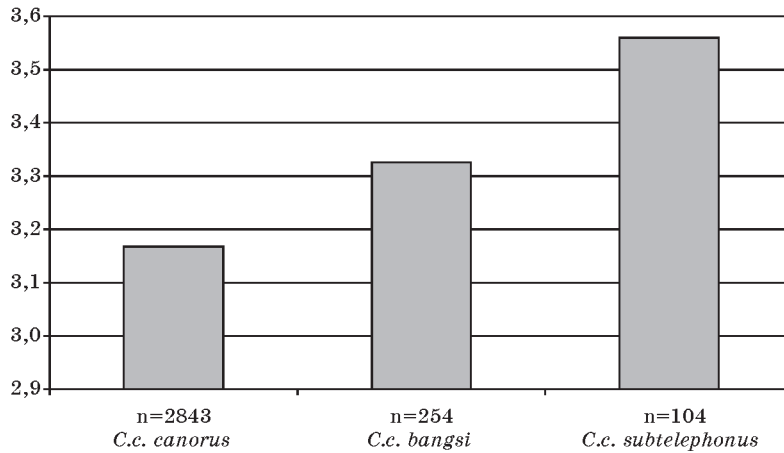


Рис. 8. Средние значения объема яиц (см³) обыкновенной кукушки трех подви́дов (*C. c. canorus*, *C.c. bangsi* и *C.c. subtelephonus*). Mean volume of eggs of three subspecies of Common Cuckoo (*C. c. canorus*, *C.c. bangsi* и *C.c. subtelephonus*).

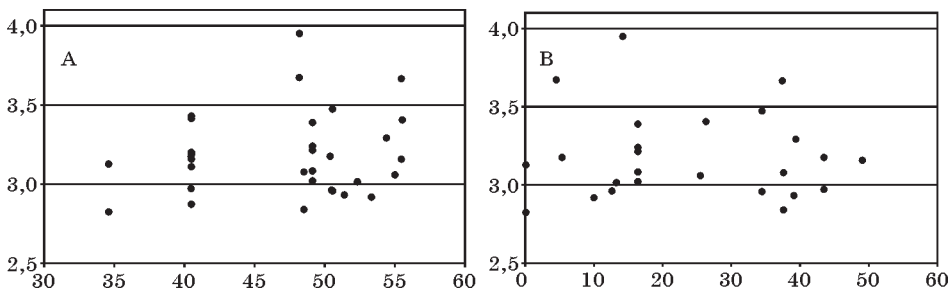


Рис. 9. Изменчивость объема яиц обыкновенной кукушки (номинальный подви́д) в зависимости от широты (А) и долготы (В) территории размножения. Variability of egg' volume of Common Cuckoo (nominal subspecies) depends on latitude (А) and longitude (В) of reproduction area.

Мы предположили, что, возможно, существует более выраженная связь размеров яиц кукушки с размерами яиц видов-воспитателей и, соответственно, от распределения отдельных рас кукушки зависит общая изменчивость. Для проверки данного предположения мы провели соответствующие расчеты размеров яиц кукушки у семи ее обычных воспитателей (обыкновенная горихвостка, белая трясогузка, зарянка, жулан, болотная, тростниковая и дроздовидная камышевки). Обобщенные сведения длины, диаметра и объема яиц (по средневзвешенным данным) представлены на рис. 10.

Как видим, яйца кукушки, обнаруженные в кладках закрытогнездящихся видов (горихвостка, трясогузка, зарянка), оказались очень сходными. В то же время яйца из кладок открытогнездящихся (жулан, камышевки) сильнее варьировали у различных видов. Самые крупные яйца кукушки обнаружены в гнездах тростниковой камышевки. Однако яйца кукушки у этого вида, обнаруженные в Австрии, и по линейным размерам и по объему ($3,95 \text{ см}^3$) были существенно крупнее таковых из Германии ($2,96\text{—}3,01 \text{ см}^3$) или юга России ($2,84 \text{ см}^3$). Средние из восьми точек ареала отличались друг от друга на $7,0\text{—}28,1\%$. Объемы яиц кукушек, откладывающих различные по окраске яйца, у одного и того же вида (горихвостки) и на одной территории разнились в пределах $9,8\text{—}16,9\%$ (Латвия и С.-З. Африка), то есть и внутри рас кукушки, паразитирующих на одних и тех же видах, наблюдается вариабельность яиц, соизмеримая с географической или хронологической.

Нами проведен специальный анализ размеров 78-ми яиц обыкновенной кукушки, найденных в гнездах белой трясогузки в районе Окского заповедника. По окраске эти яйца могут быть отнесены к четырем основным морфам (известна для 81 яйца). Первая наиболее часто встречающаяся ($43,3\%$) морфа окраски яиц кукушки условно может быть названа

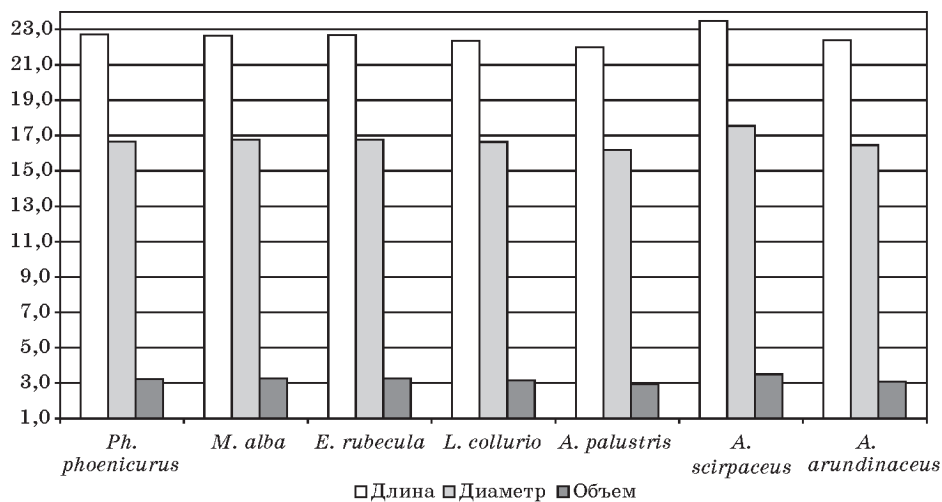


Рис. 10. Средние значения длины, диаметра (мм) и объема яиц (см^3) обыкновенной кукушки из гнезд семи обычных видов-воспитателей. Mean length, diameter (mm) and volume (см^3) of eggs from nests of seven main hosts.

Таблица 5
 Морфологическая характеристика яиц обыкновенной кукушки (Россия и сопредельные страны)
 The morphological characteristics of egg of Common Cuckoo (former USSR territory).

Территория Territory	Длина (мм) Length (mm)	Диаметр (мм) Diameter (mm)	Объем (см ³) Volume (cm ³)	Индекс формы Shape index		Количество данных (n)	Масса (г) Mass (g)	Количество данных (n)
				V ₁	V ₂			
Эстония, Латвия, Литва, Беларусь Estonia, Latvia, Lithuania, Byelorussia	22,80±0,07 (21,7-25,5)	16,80±0,05 (15,7-18,1)	3,29±0,03 (2,77-4,07)	73,7±0,16 (68,7-80,0)	35,7±0,30 (25,0-45,7)	96	3,62±0,08 (3,15-4,40)	17
Украина, Молдавия Ukraine, Moldova	22,29±0,09 (19,1-24,3)	16,43±0,08 (13,8-18,25)	3,09±0,04 (1,99-4,10)	73,7±0,28 (67,1-87,1)	35,8±0,50 (14,8-49,1)	117	3,20±0,05 (2,11-4,09)	87
Центральная часть Европей- ской территории России Center of European part of Russia	22,85±0,09 (19,8-25,4)	16,78±0,07 (14,9-18,4)	3,29±0,04 (2,49-4,15)	73,5±0,27 (66,5-82,7)	36,3±0,50 (20,9-50,3)	103	3,49±0,13 (3,10-4,25)	10
Юг России, Кавказ, Закавказье The south of Russia, Caucasus, Transcaucasia	22,30±0,17 (20,9-25,6)	16,32±0,11 (15,1-18,0)	3,05±0,06 (2,43-3,99)	73,3±0,38 (66,8-80,9)	36,7±0,71 (23,5-49,7)	43	3,09±0,07 (2,33-4,14)	32
Поволжье, Урал, Западная Сибирь Volga Region, Ural, West Siberia	22,25±0,15 (20,0-25,6)	16,43±0,11 (14,4-18,3)	3,07±0,06 (2,17-4,37)	73,8±0,39 (66,9-80,8)	35,6±0,72 (23,8-49,3)	55	3,26±0,07 (2,50-3,60)	17
Средняя Сибирь, Забайкалье Middle Siberia, Transbaikalia	23,64±0,18 (21,1-25,65)	17,53±0,11 (16,8-18,8)	3,72±0,07 (3,11-4,42)	74,2±0,47 (69,8-80,7)	34,8±0,82 (24,1-43,3)	27	3,72±0,05 (3,41-3,93)	10
Дальний Восток Far East	23,41±0,28 (21,3-25,0)	17,46±0,24 (15,4-19,0)	3,64±0,12 (2,58-4,60)	74,9±0,95 (66,7-80,0)	33,8±0,72 (25,0-50,0)	18	3,80 (2,70- 4,80)	3
Средняя Азия Central Asia	23,32±0,15 (20,4-24,9)	17,19±0,10 (15,1-18,1)	3,53±0,06 (2,37-4,11)	73,8±0,35 (68,3-79,5)	35,7±0,63 (25,7-46,3)	55	3,67±0,09 (3,16-4,40)	13
Восточная Европа East Europe	22,59±0,05 (19,0-25,6)	16,62±0,04 (13,8-18,4)	3,20±0,02 (1,99-4,15)	73,6±0,13 (66,5-87,1)	36,0±0,25 (14,8-50,3)	359	3,24±0,04 (2,11-4,40)	146
Азиатская часть России и Средняя Азия The Asian part of Russia and Central Asia	23,05±0,09 (20,0-25,65)	17,04±0,07 (14,4-19,0)	3,43±0,04 (2,17-4,60)	74,0±0,23 (66,7-80,8)	35,4±0,42 (23,8-50,0)	155	3,51±0,05 (2,50-4,40)	40

«вьюрковой» (по общему сходству). Вторая — «коричневая» (22,2 %), третья (12,3 %) приблизительно сходна с окраской яиц серой мухоловки и четвертая (12,3 %) сходна окраской с яйцами трясогузки «светлой» морфы. В 9,9 % случаев найдены яйца с промежуточной окраской (I и II морфы) (табл. 6). Наиболее крупными оказались яйца третьей морфы (3,46 см³), однако различия оказались несущественными, в пределах 4,9—10,1 %. Лишь яйца гибридной морфы (по сравнению с третьей) имели достоверно меньшую длину и объем ($p < 0,05$).

Таблица 6

Морфологическая характеристика яиц обыкновенной кукушки различных морф из гнезд белой трясогузки

Морфа (описание в тексте) Egg morph (see text)	Длина (мм) Length (mm)	Диаметр (мм) Diameter (mm)	Объем (см ³) Volume (cm ³)	Индексы формы Shape index		Кол-во данных (n)
				V ₁	V ₂	
I	22,72±0,16 (20,2-24,3)	16,78±0,13 (14,9-18,4)	3,27±0,07 (2,49-4,13)	73,88±0,48 (67,7-82,7)	35,53±0,86 (20,9-47,7)	32
II	22,69±0,11 (21,9-23,6)	16,84±0,13 (15,3-18,2)	3,29±0,06 (2,71-3,99)	74,23±0,55 (67,4-77,2)	34,85±1,05 (29,5-48,4)	19
III	23,48±0,25 (22,4-24,2)	16,97±0,29 (15,9-18,1)	3,46±0,15 (2,89-3,99)	72,24±0,78 (70,3-75,7)	38,51±1,46 (32,0-42,4)	6
IV	22,95±0,15 (22,4-23,6)	16,53±0,24 (15,7-17,4)	3,26±0,08 (2,97-3,55)	72,05±1,34 (66,5-75,7)	39,20±2,13 (32,2-50,3)	9
Гибридная Hybrid morph	22,07±0,52 (19,8-23,6)	16,60±0,18 (16,1-17,2)	3,11±0,13 (2,65-3,48)	75,38±1,46 (72,0-81,8)	32,90±2,47 (22,2-38,8)	7
Все вместе Total	22,87±0,11 (19,8-25,4)	16,82±0,08 (14,9-18,4)	3,27±0,04 (2,49-4,1)	73,58±0,32 (66,5-82,7)	36,06±0,59 (20,9-50,3)	78*

* Шесть яиц, обнаруженных в 60-х годах, не имеют описаний окраски.

Расчеты индивидуальной изменчивости размеров яиц проведены по 27-ми яйцам 7-ми самок трех различных морф. Вариация длины составила от 1,12 до 2,74 %, диаметра — 0,99—1,51 %, индексов формы — 1,24—4,0 %. Такая низкая индивидуальная изменчивость яиц одной самки отмечена и в других исследованиях (Pikula, Beklova, 1981; Кныш, 2000). На рис. 11 показаны средние значения коэффициентов вариации для одной самки кукушки, нескольких самок в одном месте исследования и на более крупных территориях.

Как видим, все основные различия яиц определяются различиями самок, что характерно и для многих других видов птиц. Только вариативность яиц одной самки является достаточно низкой и по длине и по диаметру, в среднем — 1,65 и 1,32 %. Для нескольких самок, независимо от размера территории, средние коэффициенты вариации составили 3,49—4,01 % по длине и 3,28—3,77 % — по диаметру.

Мы провели также расчеты по сведениям о массе скорлупы яиц одной самки за два последовательных года (1920—1921), опубликованным Э. Чансом (Chance, 1922). Оказалось, что и средние (195,6±2,1 и 196,7±1,9 мг) и размах колебаний (177—209 и 178—206 мг) были практически одинаковыми.

Ю. Пиккулем и М. Бекловой на основании анализа размеров яиц кукушки и видов птиц — ее воспитателей в Чехословакии было показано,

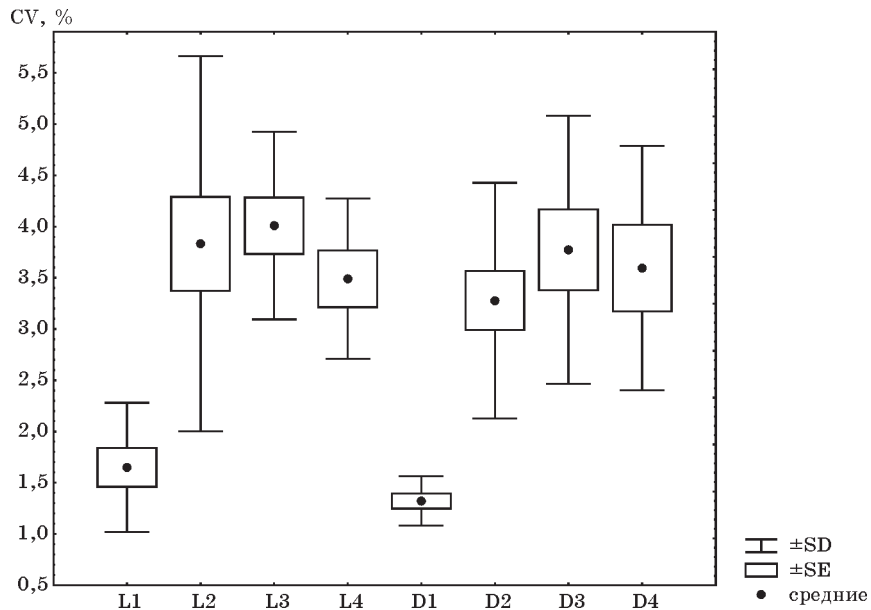


Рис. 11. Средние значения коэффициентов вариации длины (L) и диаметра (D) яиц обыкновенной кукушки: 1 — одной самки, 2 — нескольких самок в одном месте, 3 — нескольких самок из разных мест (в пределах области), 4 — нескольких самок с территории региона. Mean CV Length (L) and CV Diameter (D) of eggs of Common Cuckoo: 1 — one female, 2 — several females in one place, 3 — several females from different place (in limits of one Oblast'), 4 — several females in a region.

что существует отрицательная связь размеров яиц (Pikula, Beklova, 1981). То есть в кладках видов, обладающих относительно других более крупными яйцами, отмечены маленькие яйца кукушки. Анализ имеющегося в нашем распоряжении материала и опубликованных сведений о размерах яиц (всего 47 видов из 22-х источников) такой статистически значимой взаимосвязи не выявил. Корреляция длины, диаметра и объема яиц кукушки и видов-хозяев (в гнездах которых эти яйца обнаружены) была слабой положительной ($r=0,08-0,22$, $n=63$). Анализ взаимосвязи объема яиц кукушки различных морф и яиц 15-ти видов хозяев соответствующей окраски, проведенный А. Мокснесом и Э. Роскафтом по оологическим коллекциям, обнаружил достоверную положительную корреляцию ($r=0,459$, $p=0,042$) (Moksnes, Røskaft, 1995). Такие расхождения результатов предположительно могут быть объяснены тем, что Ю. Пикуля и М. Беклова анализировали материал, собранный только на территории Чехословакии, а мы привлекли для анализа все доступные сведения по всему ареалу кукушки. Видимо, взаимосвязь объема яиц кукушки различных морф и яиц видов-воспитателей имеет сложный характер и требует специального, более глубокого рассмотрения с учетом и географической изменчивости.

Масса свежееотложенного яйца, по нашим расчетам составляет 2,11—4,4 г (в среднем $3,25 \pm 0,04$, $n=146$) для Восточной Европы; для Сибири и

Забайкалья — 3,78 г (n=8), а для Средней Азии — 4,0 г (n=7) (табл. 5). Форма яиц, как правило, нормально яйцевидная, но иногда встречаются укороченные или удлиненные яйца. Значения двух индексов формы яиц кукушки показаны в табл. 5.

3.4.2. Окраска яиц обыкновенной кукушки.

Вариации в окраске яиц обыкновенной кукушки столь велики, что для их описания, вероятно, потребовалось бы многотомное издание. Еще в начале наших исследований биологии обыкновенной кукушки (70-е годы) потребность характеризовать окраску яиц различных самок кукушки стала совершенно очевидной. Уже тогда, осознавая проблемы словесных описаний того или иного цвета и необходимость хотя бы минимальной стандартизации этих описаний, мы использовали цветовую шкалу А. С. Бондарцева*, а позднее — более качественную шкалу J. Paclt** (Нумеров, 1978а). Однако и то и другое издание в силу библиографической редкости не могли быть использованы другими исследователями, и стандартизации не получалось. Это же относится и к используемому в последнее время Н. Н. Балацким (1999) альбому колеров В. К. Крауклиса***.

Нет ни одного вида птиц, разнообразие окраски яиц которого было бы сравнимо с разнообразием яиц кукушки. Поэтому успешность попыток словесного описания окраски яиц обыкновенной кукушки на пространстве ареала вида сопоставима, по нашему мнению, с успешностью описания спектра красок ежедневного восхода или заката солнца... Более важным, на наш взгляд, является выявление общих закономерностей полиморфизма яиц кукушки и направлений эволюции окраски кукушечьих яиц в целом и, в частности, применительно к вопросу «принятия» или «непринятия» ее яиц различными видами птиц. Очевидно, что сам факт такой изменчивости окраски яиц свидетельствует о важной эволюционной обусловленности данного явления.

Окраска яиц кукушки может быть простой (без пигмента или однотонной) и сложной (с рисунком). Последняя имеет значительное разнообразие формы элементов рисунка: пятнистые, точечные, пестрые, линейные (терминология по Ю. В. Костину, 1977), цвет каждого из них и другие особенности. Сочетание всех этих признаков и определяет окраску яиц кукушки, которая является индивидуальным признаком самки и наследуется от матери к дочери (по материнской линии).

Среди яиц кукушки простой окраски наиболее часто встречаемыми морфами являются голубая и белая. Они обладают постоянно высоким уровнем сходства с яйцами таких видов-воспитателей кукушки, как обыкновенная и белобровая горихвостки, горихвостка-чернушка, луговой чекан, лесная и черногорлая завирушки, соловей-красношейка и другие. По данным Ж. Бришамбо (Perrin de Brichambaut, 1993), в Западной Европе совпадение данной окраски с окраской яиц хозяина наблюдается более чем в 80 % случаев. По другим данным (анализ 27-ми оологических коллекций музеев, n=11870), доля сходных яиц кукушки в гнездах 13-ти видов, откладывающих голубые яйца, составляет только 25 %. Од-

* Бондарцев А. С. Шкала цветов. Изд. АН СССР. 1954. 22 с.

** Paclt J. Farbenbestimmung in der Biologie. Gustav Fischer Verlag. Jena, 1958. 76 s.

*** Крауклис В. К. Альбом колеров. Л. 1986. 184 с.

нако в гнездах обыкновенной горихвостки голубая окраска яиц кукушки отмечена в 73,9 % случаев (Moksnes, Røskaft, 1995; Moksnes, Røskaft, Tysse, 1995), в Латвии — в 90 % случаев (Vilks, 1972). В Финляндии из 120-ти голубых яиц кукушки 87 (72,5 %) были найдены в гнездах горихвостки и только 6 (5,0 %) — у лугового чекана (Wasenius, 1936; цит. по А. Moksnes et al., 1995). Среди 160-ти яиц, осмотренных А. С. Мальчевским (1987) в гнездах горихвостки, все были голубой окраски, очень редко с неясными ржавыми пятнышками. В целом по обобщенным данным для территории Европейской части России, Украины и Прибалтики, сходные с окраской хозяев голубые яйца кукушки обнаружены в 92,8 % случаев. Кроме видов, имеющих однотонно-голубую окраску, яйца кукушки этого типа отмечены в гнездах лесного и лугового коньков, зарянки, серой мухоловки, певчего дрозда, белобровика, черноголового чекана, зяблика, обыкновенной и сибирской чечевиц, коноплянки, серой и садовой славок. В Сибири, кроме гнезд соловья-красношейки, голубые яйца кукушек находили в кладках обыкновенной чечевицы, серой мухоловки, лесного и степного коньков, садовой камышевки, черноголового чекана, желтобровой овсянки. Отмечены они и в Средней Азии и на Дальнем Востоке (синяя мухоловка и другие виды), а также в различных местах добыты самки кукушки с голубыми яйцами в яйцеводах. Данная окраска яиц кукушки является одной из широко распространенных и, вероятно, исторически наиболее древних.

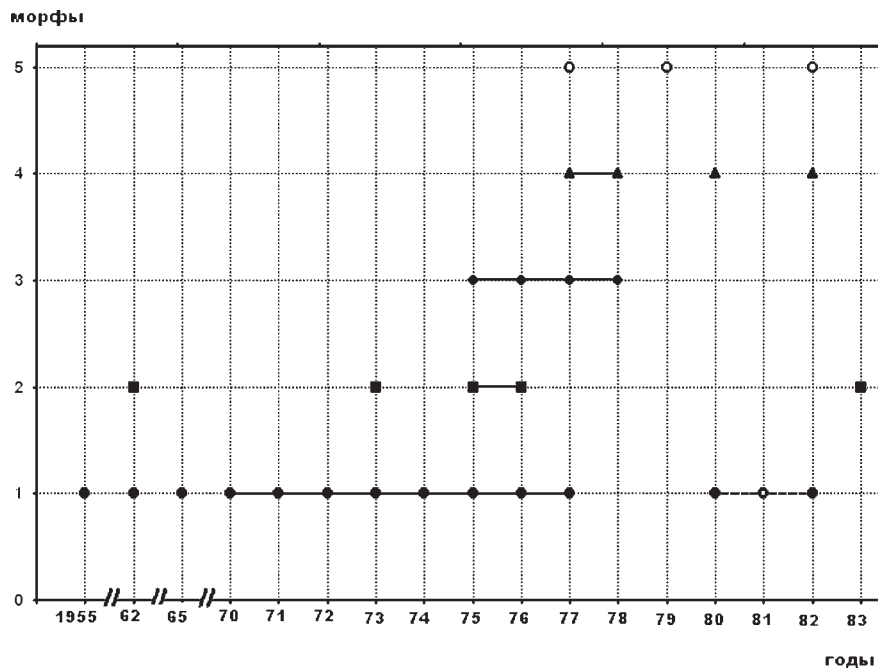


Рис. 12. Периоды регистрации различных типов яиц обыкновенной кукушки в районе Окского заповедника в гнездах белой трясогузки (в 1981 г. в гнезде пеночки-веснички). Periods of registration of different egg morphs of Common Cuckoo in Pied Wagtail nests (Oksky Nature Reserve).

Другим широко распространенным типом окраски яиц кукушки в России является «вьюрковый». Окраска яиц этого типа аккумулирует признаки яиц нескольких видов вьюрковых, это некий усредненный вариант яиц зяблика, вьюрка и дубоноса. По нашему убеждению, это в определенном смысле «универсальный» тип яиц, так как даже при незначительных вариациях данный тип окраски становится сходным с яйцами многих видов воробьинообразных.

Среди известных нам случаев «вьюрковые» яйца кукушек находили (не считая вьюрка и зяблика) в гнездах белой трясогузки, обыкновенной горихвостки, зарянки, лесной завирушки, серой и малой мухоловок, пеночки-веснички, пеночки-теньковки, болотной камышевки, серой славки, а также ряда других (недостаточно подробные описания яиц не позволяют сделать это уверенно). Причем для большинства указанных видов это не единичные (случайные) находки, а регулярные, из года в год наблюдаемые случаи. Так, в районе Окского заповедника яйца кукушки «вьюркового» типа регистрировали в гнездах белой трясогузки (основной воспитатель) и других видов на протяжении 30 лет (рис. 12). Это наиболее часто встречающаяся (43,3 % из 81 яйца известной окраски) морфа яиц кукушки. В 1981 году яйцо данного типа было обнаружено В. Г. Панченко в кладке пеночки-веснички с 6-ю яйцами. В гнездах белой трясогузки в 1981 г. случаев паразитизма отмечено не было. Вторая – «коричневая» (22,2 %), третья (12,3 %) приблизительно сходна с окраской яиц серой мухоловки и четвертая (12,3 %) сходна окраской с яйцами трясогузки «светлой» морфы. В 9,9 % случаев найдены яйца промежуточной окраски (I и II морфы) (рис. 12).

В данном случае находки яиц различных самок кукушки объединены нами по общности типа окраски. Если же углубляться в детализацию окраски яиц, то можно насчитать не менее 12-ти различных морф. Однако наиболее существенным в данной ситуации является то, что независимо от окраски яиц трясогузка успешно воспитывала птенцов кукушки. И появление (в 1977-м и последующие годы) яиц кукушки сходной с трясогузкой окраски является результатом иммиграции самки кукушки, откладывающей такие яйца. Наибольшее количество различных самок кукушки, размножавшихся в районе наблюдений в 1975—1977 гг., обусловило и соответствующее разнообразие окраски яиц.

Особое значение сходство окраски яиц кукушки и хозяев приобретает для кукушек, паразитирующих у открытогнездящихся видов. В районах, где эти виды являются основными воспитателями, как правило, наблюдается наиболее совершенная мимикрия яиц кукушки. Поскольку именно у открытогнездящихся видов отмечен высокий уровень дискриминации яиц кукушки, отличающихся окраской (в среднем 41,5 %, см. раздел 3.6.). У ряда открытогнездящихся видов наблюдается высокий уровень полиморфизма собственных яиц (жулан, луговой и лесной коньки, славки, овсянки и др.). В гнездах этих видов отмечен и высокий полиморфизм яиц кукушки. Так, в Англии наибольшая вариабельность яиц отмечена у лесного конька и у него же — наибольший процент отвергнутых яиц кукушки (Rose, 1982). Подробнее этот вопрос обсуждается нами отдельно, в связи с эволюцией окраски яиц кукушки (см. далее).

Яйца кукушки, сходные по окраске с яйцами хозяев в России, находили в гнездах дроздовидной, тростниковой, болотной и толстоклювой камышевок, сорокопуга-жулана, сибирского жулана, белой трясогузки, лугового и лесного коньков, серой и садовой славок, различных видов овсянок (дубровника, красноухой овсянки, овсянки-крошки) и некоторых других (всего около 20).

В целом по степени соответствия окраски яиц кукушки яйцам видов-воспитателей выделяют три основные категории: 1) полное сходство окраски; 2) приблизительное сходство и 3) отсутствие сходства. Харризон (Harrison, 1968), анализируя коллекцию яиц кукушки ($n=148$), собранную G. Page-Smith в Англии, указывает, что полное сходство с яйцами хозяев имели пять (3,4 %), приблизительное сходство — 38 (25,7 %) и резко отличались по окраске 105 яиц кукушки (70,9 %). Рей (Rey, 1892, цит. по Н. Southern, 1954) обнаружил в гнездах жулана 12 (8,9 %) полностью сходных с хозяйскими яйц кукушки, 25 (18,7 %) яиц с приблизительным сходством и 97 (72,4 %) яиц, резко отличавшихся. По данным В. Гааке (1901), цит. по Е. Н. Дерим-Оглу (1966а), из 597 яиц кукушки 30,2 % были сходны с яйцами хозяев, 27,5 % были похожи на яйца других видов, 7,5 % не имели никакого сходства, а отличительные признаки 35 % яиц кукушки носили смешанный характер. Среди 138 осмотренных яиц 15-ти самок кукушки в гнездах болотной камышевки К. Гертнером под Гамбургом в 1970—1981 гг. только у двух самок (13,3 %) наблюдалась достаточно хорошая мимикрия (Gärtner, 1982). В Германии яйца кукушки, обнаруженные в гнездах белой трясогузки (основной вид-воспитатель), полностью соответствовали по окраске яйцам хозяина. В то же время такие же яйца кукушки находили в гнездах зарянки, тростниковой камышевки (Löhl, 1979) и горихвостки (Kiesewetter, 1979). В Англии кукушка паразитирует в основном на 5 видах птиц: луговом коньке, лесной завирушке, тростниковой камышевке, зарянке и белой трясогузке. Однако хорошее сходство яиц кукушки отмечено с яйцами трех видов: лугового конька, тростниковой камышевки и белой трясогузки, так как мимикрия поддерживается высоким уровнем дискриминации несходных яиц (Brooke, Davis, 1988).

В Западной Европе высокое сходство окраски яиц обыкновенной кукушки и видов-хозяев встречается в 25 % случаев, не считая чисто-голубых яиц (Perrin de Brichambaut, 1993). Анализ окраски 11540 яиц кукушки (Западная Европа) из оологических коллекций, проведенный А. Мокнесом и Э. Роскафтом, показал, что доля абсолютно сходных яиц кукушки составляет 5,1 %, доля яиц с хорошим сходством — 24,7 % (суммарно эти две группы — 29,8 %). Умеренное сходство отмечено в 37,2 % случаев, слабое — в 20,9 %, а отсутствие какого-либо сходства — в 12,1 % случаев (Moksnes, Røskift, 1995).

Оценку возможных изменений степени мимикрии яиц кукушек, паразитирующих на гнездах тростниковых камышевок, провели М. Брук и Н. Дэвис (Brooke, Davis, 1987). Анализу были подвергнуты яйца кукушки (по 15 кладок), собранные в окрестностях Кэмбриджа до 1935 года и в 1985—1986 гг. Фотографии кладок рассортировали по степени сходства восемь независимых исследователей. Статистический анализ результатов

показал, что точность мимикрии яиц тростниковых камышевок кукушками не изменилась за прошедшие 50 лет. Отмеченная А. С. Мальчевским (1954) голубая окраска яиц кукушки в гнездах горихвосток в Савальском лесничестве (Воронежская область) встречена нами спустя 40 лет (1993 г.) в этом же месте у того же вида-воспитателя. С другой стороны, по данным А. С. Мальчевского (1987), на территории Ленинградской области связь между кукушкой и заряжкой прослеживается на протяжении целого столетия, несмотря на отсутствие сходства яиц.

В Сумской области (Украина) из 68 яиц кукушки известной окраски 48 (70,59 %) были в общем сходны (существует несколько вариаций) с яйцами болотной камышевки. Кроме гнезд камышевки, их находили также у сорокопуга-жулана, тростниковой камышевки, серой славки и чечевицы. Яйца кукушки из гнезд жулана наиболее сходны с кремовой морфой его яиц ($n=12$ или 17,65 %). Два яйца из гнезд белой трясогузки были сходны с яйцами воспитателя. Реже встречались яйца, окрашенные по типу дроздовидной камышевки, серой славки и зяблика, причем яйца «славочьей» и «зябличьей» окраски найдены в гнездах болотной камышевки. Яйца кукушки из гнезд тростниковой камышевки и садовой славки лишь приблизительно сходны с яйцами хозяев и пока не отнесены к определенному типу (Кныш, 2000).

В Южной Моравии (Чешская республика) Е. Эдвардсеном и др. (2001) было оценено сходство окраски яиц кукушки с яйцами хозяев — четырех симпатрических видов камышевок (*Acrocephalus scirpaceus*, *A. arundinaceus*, *A. schoenobaenus* и *A. palustris*). В результате выяснено, что высокого уровня сходства яиц кукушки и конкретного вида камышевки не наблюдается. Однако и дискриминация яиц отличающейся окраски происходит редко. Наиболее распространенный тип яиц кукушки был больше сходен по окраске с яйцами садовой славки (*Sylvia borin*), которая не отмечена как основной воспитатель на изучаемой территории (Edvardsen et al., 2001). Несмотря на это, четкая связь самок кукушки с определенным видом хозяина доказана радиопрослеживанием (Droscher, 1988; Nakamura, Miyazawa, 1997; цит. по Е. Edvardsen et al., 2001). Анализ окраски 736-ти яиц кукушки в гнездах 24 видов-воспитателей в трех районах Чешской республики показал, что они могут быть отнесены к 11-ти окрасочным типам (Honza et al., 2001). Наиболее часто встречаемым (339 случаев, или 46,0 %) был «славковый» тип окраски яиц кукушки, но в гнездах славок (*Sylvia*) отмечено только 32 (9,4 %) яйца этой морфы. В то же время у камышевок (*Acrocephalus*) таких яиц кукушки отмечено 250 (73,7 %), а у заряжки — 29 (8,5 %). Всего яйца кукушки морфы *Sylvia* отмечены в гнездах 20-ти (из 24-х) видов. Яйца кукушки морфы *Anthus* обнаружены у 12-ти различных видов (не коньков), а морфы белой трясогузки — у пяти видов (не трясогузок). В целом совпадение морфы и вида-хозяина наблюдалось только в 29,9 % случаев (Honza et al., 2001).

Наш анализ цветных фотографий яиц кукушки и яиц видов, в гнездах которых они были найдены (Cramp, 1985, табл. № 96; Makatsch, 1976. С. 433—434), показал, что только в 21,4% и 40% случаев, соответственно, имеется хорошее сходство. Приблизительно похожи были 41,1 %

и 36,8 %, а 37,5 и 23,2% осмотренных яиц резко отличались от яиц хозяев*.

То есть даже у основных видов-воспитателей (лесная завирушка, зарянка, белая трясогузка) постоянно и достаточно часто встречаются не мимикрирующие яйца кукушки. Причем, как мы указывали выше, хозяева обычно принимают эти яйца и успешно выкармливают кукушат. В такой ситуации вряд ли следует ожидать мимикрирующего эффекта в обозримом будущем. Однако сходство окраски яиц кукушки и указанных видов может наблюдаться, но в результате случайного совпадения (как мы уже указывали — расселения самок кукушки), а не какого-либо направленного отбора.

Таким образом, несмотря на огромное разнообразие окраски яиц кукушки, его можно свести к 8—10 определенным типам, названным по характеру окраски (белый, голубой) или общему сходству с видами-воспитателями: «славковский», «сорокопутовый», «заряночий», «трясогузковый», «камышевковый», «вьюрковый», «овсяночий», «коньковый». Каждый из этих типов может быть подразделен на серии вариантов, но по причинам, указанным выше, считаем пока это нецелесообразным.

Общие вопросы эволюции окраски яиц кукушки и факторы, влияющие на этот процесс, рассмотрены в отдельной главе.

3.5. ОСОБЕННОСТИ НАСИЖИВАНИЯ ЯИЦ И ВЫКАРМЛИВАНИЯ ПТЕНЦОВ КУКУШКИ ВИДАМИ-ВОСПИТАТЕЛЯМИ.

3.5.1. Инкубационный период.

Развитие эмбриона кукушки в яйце происходит быстрее, чем у большинства воробьиных птиц. Исследователи, изучавшие продолжительность инкубационного периода, указывают срок от 11 до 13,5 суток (Heinroth, 1927; Промптов, Лукина, 1940; Дерим-Оглу, Леонов, 1974; Леонов, 1978; Смогоржевский, Смогоржевская, 1981; Alvarez, 1994, и другие). Разница (2,5 суток) — не результат ошибки или неточного определения. Наблюдения показывают, что обыкновенная кукушка способна «задерживать» яйцо в яйцевыводке и откладывать его уже слегка насиженным (Дерим-Оглу, Леонов, 1974; Леонов, 1978). Продвинутое развитие эмбриона в только что отложенном яйце, соответствующее развитию после 20-часового насиживания, отмечено и у хохлатых кукушек (род *Clamator*) (Perrins, 1967; Vernon, 1970; Vielliard, 1973).

Конкретные подтверждения большей продвинутости в развитии зародышей обыкновенной кукушки к моменту откладки яйца в сравнении с видом-воспитателем получены рядом специальных исследований.

По наблюдениям Е. Н. Дерим-Оглу и Е. А. Леонова, развитие эмбриона в яйце кукушки через 1,5 суток соответствовало развитию яиц мелких воробьиных на стадии 2,5—3 суток инкубации. Это начальное опережение сохранялось на протяжении всей инкубации. Причем темп развития эмбриона кукушки не отличался от развития мелких воробьиных

* Чтобы избежать возможной предвзятости автора в оценке сходства, фотографии просмотрены еще двумя орнитологами и фотографом, а затем результаты оценок были усреднены.

птиц, а наблюдаемое опережение объясняется задержкой яйца в половых путях самки (доинкубационное развитие) (Дерим-Оглу, Леонов, 1974). В другом случае эмбрион в яйце кукушки через 33 часа инкубации достиг такой степени развития, которая наблюдалась у канарейки лишь через 60 часов (Леонов, 1978). Б. А. Головым (письм. сообщ.) в окрестностях Полтавы была коллектирована кладка серой славки с яйцом кукушки. При обработке выяснилось, что яйца славки были абсолютно не насиженными, а яйцо кукушки содержало 3—4-дневный зародыш. С. А. Шураковым (1989) в июне 1986 г. в Пермской области обнаружено гнездо белой трясогузки, в которое подложила яйцо обыкновенной кукушки. Через сутки после откладки трясогузкой пятого яйца кладка была изъята и приготовлены тотальные препараты зародышей (рис. 13). Зародыш из второго яйца трясогузки за четверо суток пребывания в гнезде продвинулся до 10-й стадии, что соответствует 33—38 час. инкубации (рис. 13 а). В третьем и четвертом яйцах зародыши достигли 9-й стадии (29—33 час.) и отличались друг от друга лишь одной парой сомитов (рис. 13 с, d). Зародыш из пятого яйца (рис. 13 е) находился на 6-й стадии (26—28 час.). Таким образом, различия между вторым и пятым эмбрионами по времени развития (инкубации) составили 7—10 часов. Зародыш кукушки был продвинут в развитии на четыре стадии, или на 14—15 часов (рис. 13 b), дальше в сравнении с самым крупным эмбрионом трясогузки (Шураков, 1989).

То есть к моменту откладки яйца кукушкой зародыш в нем более развит, чем у вида-воспитателя, что может рассматриваться как проявление лабильности эбриоадаптации (Леонов, 1978). В этом и содержится объяснение наблюдаемых различий периода инкубации яйца кукушки (11—13,5 суток). В случае, когда самка кукушки откладывает яйцо с задержкой (дожидаясь появления яиц хозяина в заранее обнаруженном гнезде), кукушонок вылупляется через 11,5—12 суток. В ситуации, когда самка обнаруживает гнездо с незавершенной или слабонасиженной кладкой, подкладка происходит сразу после формирования яйца в яйцевом. В таком случае вылупление птенца кукушки может произойти через 13—13,5 суток. Например, при откладке яйца в гнездо лугового чекана самка кукушки готовилась к несению яйца 3,5 часа, это яйцо имело период инкубации 13 суток и 9 часов (Дерим-Оглу, Леонов, 1974), т.е. самка кукушки в данном случае, вероятно, не была готова заранее к откладке яйца.

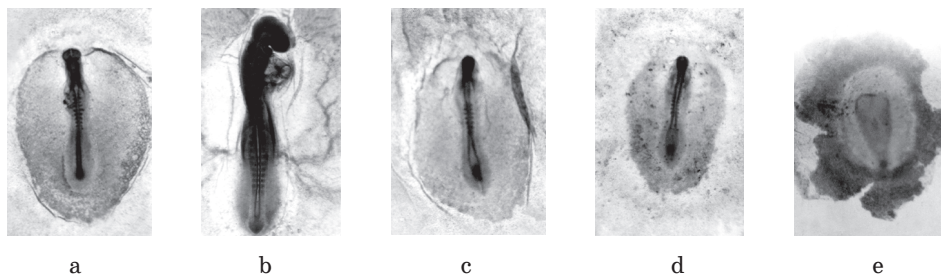


Рис. 13. Степень развития эмбрионов из яиц белой трясогузки (а, с, d, е) и обыкновенной кукушки (b) в порядке несения (фото С.А. Шуракова). Stage of embryo development in eggs of Pied Wagtail (a, c, d, e) and Common Cuckoo (b) in order of laying (foto S.A. Schurackov).

Интересные наблюдения за откладкой яиц кукушкой приводит А. С. Мальчевский (1954, 1987). При проведении эксперимента в преобладающем большинстве случаев кукушки, получавшие доступ к гнездам горихвостки, откладывали яйца очень скоро, иногда вечером того же дня. Создалось впечатление, что у этих кукушек яйца были уже подготовлены к откладке. Таким образом, самка кукушки иногда может длительное время не откладывать яйцо и отложить его в нужный момент, как только обнаружит гнездо и получит к нему доступ. В связи с этим, как указывает А. С. Мальчевский (1987), небезынтересно заметить, что в фаунистических работах, посвященных птицам многих областей, довольно часто, чаще чем для других птиц, встречаются указания на то, что в яйцеводах самок кукушки, отстреливавшихся для коллекций, были обнаружены готовые к откладке яйца.

Таким образом, задерживая яйцо в яйцеводе, самка кукушки может искусственно синхронизировать откладку своих яиц с откладкой яиц видом-воспитателем. Вполне возможно, что исходно кукушка откладывала яйца ежедневно, а способность задерживать откладку яйца развивалась у нее с переходом к гнездовому паразитизму. 48-часовой интервал очередности снесения яиц стал нормой, а дополнительная задержка (в пределах нескольких часов) способствовала еще большей лабильности. Эта способность оказалась выигрышной, так как сократился срок инкубации и кукушонок получал дополнительные преимущества, вылупляясь первым.

За время инкубации масса яйца кукушки уменьшается на 14,8—20 % (Дерим-Оглу, Леонов, 1974; Смогоржевский, Смогоржевская, 1981). В среднем за сутки масса яйца уменьшается на 47 мг (30—50 мг). Яйцо кукушки, оказавшееся неоплодотворенным, уменьшилось в массе только на 8,94 % (Дерим-Оглу, Гордеева, 1970).

Немногочисленные случаи наблюдений демонстрируют повышенную жизнеспособность эмбриона в яйце кукушки по сравнению с эмбрионами в яйцах видов-воспитателей. Так, Ф. Гроеббельсом и Ф. Мёбертом из гнезда тростниковой камышевки извлечены 3 сильно насиженных яйца хозяина и яйцо кукушки. Через 30 часов нахождения яиц при комнатной температуре (16—20° С) эмбрионы всех 3-х яиц камышевки погибли. После этого яйцо кукушки из данной кладки было подложено в гнездо канарейки, где через двое суток из него вылупился кукушонок. В другом случае была обнаружена брошенная кладка, состоящая из 6-ти яиц зарянки и яйца кукушки. При осмотре установлено, что все эмбрионы зарянки погибли, а кукушонок жив и начал проклеиваться. Его попытки вылупиться продолжались еще двое суток, несмотря на то, что яйцо все это время содержалось при комнатной температуре (Groebbels, Moebert, 1930).

А. Н. Промптов (1941) описывает следующий интересный случай: «Было найдено гнездо горихвостки (*Phoenicurus phoenicurus*), помещавшееся под корнями небольшой березки, и в его подстилке, под свежей кладкой из пяти яиц, оказалось кукушечье яйцо. Интересно, что яйцо имело прекрасную мимикрию — было голубое, лишь со слабыми коричневыми крапинками на тупом конце. И, тем не менее, горихвостка его отличила от своих шести голубых яиц и зарыла глубоко в подстилку. Несмотря на свое ненормальное положение, яйцо не потеряло жизнеспособности».

собности и из него в лабораторных условиях был выведен кукушонок, выращенный затем до взрослого состояния».

По нашим наблюдениям (Нумеров, 1978а), жизнеспособность эмбрионов в яйцах кукушки выше, чем в яйцах белой трясогузки. Специальных экспериментов мы не ставили, но в двух случаях наблюдали это. Так, в одной из разоренных сильно насиженных кладок были уничтожены два яйца трясогузки. Другие два яйца и яйцо кукушки остались целы. Они были помечены и переложены нами в тот же день в гнездо другой пары трясогузок. Через сутки из яйца кукушки вылупился птенец. На следующий день (утром) мы вскрыли одно из яиц трясогузки, в котором оказался мертвый эмбрион. Вечером того же дня мы вскрыли второе яйцо трясогузки, эмбрион в котором был тоже мертв. В другом случае брошенная кладка (5 яиц трясогузки и яйцо кукушки) хранилась нами в течение суток при комнатной температуре, а затем все яйца подложены в гнездо мухоловки-пеструшки вместо ее яиц. Через 12 часов вылупился кукушонок, а все эмбрионы трясогузки погибли.

Специальное исследование температуры тела 11-ти видов птиц, выполненное недавно в Японии Андо Шигеру, по нашему мнению, объясняет случаи повышенной жизнеспособности эмбрионов в яйцах кукушки, описанные выше. Им установлено, что у обыкновенной и ширококрылой кукушек наблюдается пониженная способность к терморегуляции и наибольшие колебания температуры, что расценивается автором как адаптация к гнездовому паразитизму. Эмбрионы кукушки способны ассимилировать желток при низкой температуре, что позволяет им иметь более широкий диапазон оптимальной температуры инкубации, а при повышении температуры развитие эмбрионов кукушки происходит быстрее, чем у птиц-хозяев (Ando Shigeru, 1995).

Вылупление кукушонка происходит очень быстро. В лабораторных условиях (яйцо кукушки насиживала самка чижа) птенец освобождался от скорлупы в течение 20-30 минут и сразу же, как бы развертываясь, становится почти вдвое больше яйца (Промптов, 1941). Учитывая то, что яйца кукушки имеют более плотную и толстую скорлупу по сравнению с яйцами видов сходных размеров, были проведены специальные наблюдения над вылуплением кукушонка и птенцов дроздовидной камышевки (Honza et al., 2001). Установлено, что при одинаковой частоте ударов по скорлупе яйцевым зубом птенцами обоих видов кукушонок «работал» дольше. Яйцевой зуб кукушонка длиннее и он расположен дальше от кончика клюва, чем у птенцов камышевки. Кукушонок как бы прорезает скорлупу, а птенцы камышевки делают отдельные проколы, но и то и другое приводит к обламыванию половинки яйца и вылуплению птенцов (Honza et al., 2001).

3.5.2. Развитие кукушонка и особенности поведения в гнезде хозяина.

Несмотря на индивидуальные особенности роста и развития кукушонка в гнездах различных видов птиц-воспитателей, связанные с особенностями поведения, типом гнезда, составом корма и т. д., наблюдается сходство, характерное для вида в целом.

Вylупившийся птенец по размерам чуть больше яйца. Он розово-оранжевого цвета, голый (эмбрионального пуха нет). Ноздри большие, выпуклые. Очень хорошо заметен яйцевой зуб (рис. 15). Зев оранжевый. Клювные валики желто-оранжевые. Слуховые проходы открыты. Масса птенца 2,5—3,6 г. Птенец активно реагирует на малейшие сотрясения гнезда, принимая позу выпрашивания корма. Издает тихий писк. В возрасте трех дней окраска кожи птенца меняется: он становится темно-фиолетово-красным с дорсальной стороны, с вентральной — по-прежнему розовый. На четвертый-пятый день появляются трубочки на бедренной и плечевой птерилиях (терминология по Нейфельдт, 1970а). Обозначаются надглазничная, затылочная, околушная птерилии. Щелки глаз приоткрываются на пятый день, а на седьмой день полностью открываются. С 7—8-го дня идет интенсивное формирование оперения. В возрасте 10—12 дней у птенца кукушки появляется агрессивная (пугающая) реакция. Он нахохливается, резко привстает и садится на гнезде (рис. 16). С 15—17-го дня в руках активно клюется, издает характерные «циркающие» звуки. Развитие птенца кукушки в гнезде белой трясогузки по дням показано на рис. 14.

Масса вылупившегося кукушонка составляет, по нашим наблюдениям, 2,7—3,4 г, в среднем — $2,96 \pm 0,03$ г. Увеличение массы происходит интенсивно (экспоненциально) до 16—17-го дня. За это время наблюдает-

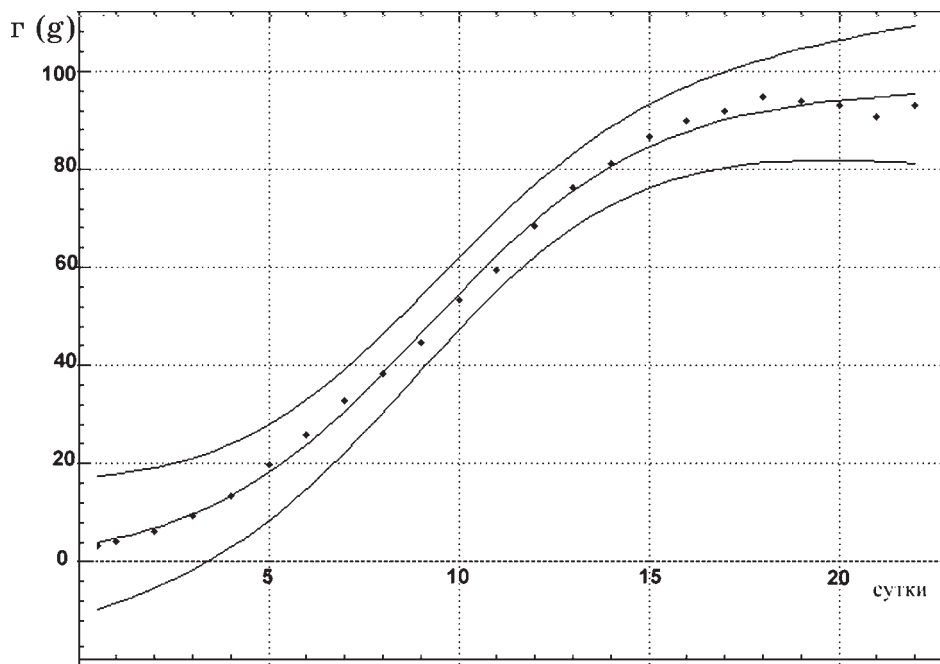


Рис. 14. Изменение массы кукушонка по дням. Средние данные по 12 птенцам, которых выкармливали белые трясогузки (Окский заповедник). Daily dynamics of mass of cuckoo nestling. Mean data for 12 nestling, feeding by Pied Wagtail (Oksky Nature Reserve).



Вylупившийся птенец обыкновенной кукушки. Hatching nestling of Common Cuckoo.



Первый день (рядом яйцо кукушки). The first day (series an egg of Cuckoo).



Птенец в возрасте двух дней. Nestling in the age of two days.



Третий день. 3rd day.

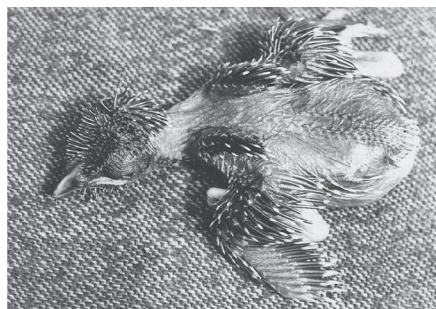
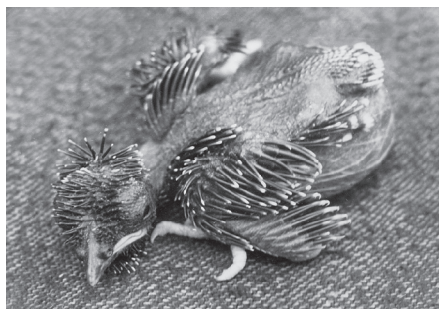


Пятый день. 5th day.

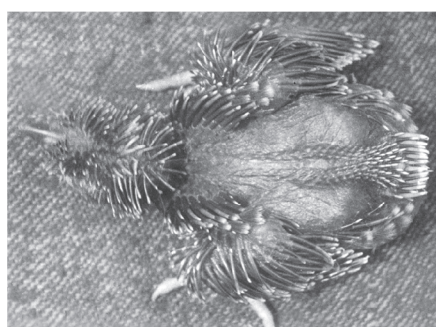


Шестой день. 6th day.

3.5. Особенности насиживания яиц и выкармливания птенцов кукушки...



Седьмой день. 7th day.



Восьмой день. 8th day.



Девятый день. 9th day.



Десятый день. 10th day.



Тринадцатый день. 13th day.



Шестнадцатый день. 16th day.



Семнадцатый день. 17th day.



Девятнадцатый день. 19th day.



Птенец-слеток (21 день).
Fledgling at the age of 21 days.



Птенец-слеток (22 день).
Fledgling at the age of 22 days.

Рис. 15. Развитие птенца кукушки в гнездах белой трясогузки по дням (Окский заповедник). Daily development of cuckoo nestling in nests of Pied Wagtail (Oksky Nature Reserve).

ся увеличение массы птенца в 30,9 раза. Для кукушонка, выкармливаемого жуланами, Н. П. Кныш (2000) отметил увеличение массы в 31,4 раза. В среднем по всем исследованиям — в 30,3 раза (29,7—34,3). За два—три дня до вылета из гнезда масса кукушонка стабилизируется и несколько снижается (на 1—2,5 %). Масса птенца-слетка составляет 85—95 г.

Изменение массы кукушонка по дням наилучшим образом аппроксимируется уравнением логистической кривой — $Y = 97,5 / (1 + e^{(22,1 - 0,338x)}) - 1,1$; ($R=0,998$), где Y — масса птенца, x — возраст в днях (рис. 14).

Рост и развитие птенцов кукушки наблюдали в гнездах зарянки и пеночки-трещотки (Денисова, 1958), обыкновенной горихвостки (Мальчевский, 1958), лесной завирушки (Дерим-Оглу, Гордеева, 1970), дубровника и степного конька (Шкатулова, 1970), белой трясогузки, мухоловки-пеструшки, обыкновенной горихвостки, дроздовидной камышевки (Нумеров, 1978б, неопубл. данные), белой трясогузки (Смогоржевский, Смогоржевская, 1981), дрозда-белобровика и зарянки (Приезжев, 1982), сорокопуга-жулана Кныш (2000), а также в условиях неволи, когда кукушонка выкармливала самка чижа (Промптов, Лукина, 1940). Анализируя эти материалы наблюдений, мы приходим к выводу, что рост и развитие птенцов кукушки в гнездах указанных видов-воспитателей, несмотря

на индивидуальные особенности, в целом идет относительно сходно. Увеличение массы происходит экспоненциально (линейно) первые две недели, трубочки маховых у кукушат появляются на 4—5-й день, глаза полностью открываются на 7—8-й день, вылет происходит на 19—21-й день, перед вылетом масса птенца снижается. Специальное исследование роста кукушат в гнездах дроздовидной (более крупный вид) и тростниковой камышевок в Южной Моравии (Чешская респ.) показало, что в первые дни достоверных различий в массе птенцов не наблюдается. Однако с 4-дневного возраста и до вылета птенцы кукушки из гнезд дроздовидной камышевки имели достоверно большую массу, длину крыла, хвоста, цевки и клюва (Kleven et al., 1999).

Изучение постэмбрионального развития открыто- и закрытогнездящихся птиц, проведенное М. Н. Денисовой, показало, что особенности развития птенца кукушки характеризуют вид как исходно закрытогнездящийся. Среди этих особенностей: темп набора массы, рост крыла, позднее разворачивание опахала пера, относительные размеры цевки у однодневного птенца, время пребывания в гнезде, отсутствие птенцового опушения и степень сформированности птенца перед вылетом. От группы типичных закрытогнездящихся видов кукушка отличается ранним появлением и энергичным ростом пера, а также быстрым ростом цевки за 4-9 день гнездового периода. То есть кукушка принадлежит к таким видам, у которых в характере роста и развития комбинируются особенности открыто- и закрытогнездящихся форм, однако, преобладают черты птиц, поселяющихся в укрытиях (Денисова, 1958).

Вылетая из гнезда, кукушонок первые 2—3 дня держится в непосредственной близости от него (до 50 м), а затем перемещается на более значительные расстояния. Приемные родители продолжают кормить кукушонка в течение нескольких недель. По наблюдениям за мечеными кукушатами в Окском заповеднике, белые трясогузки кормили одного в течение 12 дней, другого — 17 (Нумеров, 1978б). Н. П. Кныш наблюдал 20-дневное докармливание птенца кукушки белыми трясогузками (Кныш, 2000), а сорокопут-жулан кормил кукушонка после вылета из гнезда 18 дней (Кныш, 1977). К. А. Воробьев (1924, цит. по А. С. Мальчевско-



Рис. 16. Агрессивное поведение птенца в гнезде (пояснения в тексте). Aggressive behavior of cuckoo nestling in the nest (see text).

му, 1964) наблюдал, как белые трясогузки кормили кукушонка-слетка в течение 36 дней, а кукушонка, выросшего в гнезде зарянки, — в течение 5 недель. Кукушата, выращенные тростниковыми камышевками, имитировали беспомощность еще три недели после того, как становились летными (Erlinger, 1984). Продолжительное подкармливание кукушонка (до 6 недель) после вылета из гнезда отмечает Мейс (Meise, 1930, цит. по Промптову, Лукиной, 1940).

Таким образом, срок пребывания кукушонка в гнезде, по обобщенным данным ($n=32$), составляет в среднем $20,0 \pm 0,22$ дней и подкармливание его приемными родителями после оставления гнезда — $27,31 \pm 1,94$ дня, в сумме — 47,3 дня. Для 30-ти видов-хозяев, наиболее часто воспитывающих птенцов кукушки в России, эти показатели соответственно равны: $11,98 \pm 0,21$ и $10,57 \pm 0,38$ дней, суммарно — 22,5 дня. То есть в случае воспитания птенца кукушки продолжительность периода ухода за птенцом в 2,1 раза увеличивается по сравнению с временем, затрачиваемым этими видами на выкармливание своих птенцов. Данное обстоятельство, вероятно, оказывает дополнительное воздействие на размножение некоторых видов-хозяев кукушки. В первую очередь, оно может проявляться в снижении вероятности устройства гнезда и откладывания яиц второй кладки у видов с полициклическим размножением, так как сроки первого гнездования (с кукушонком) существенно затягиваются.

Птенец кукушки обладает инстинктом «выбрасывания», который проявляется обычно в первый-второй день жизни. Различные исследователи указывают срок от 10—12 часов до 2—3-х суток. Такое различие может быть обусловлено стадией, на которой вылупился кукушонок, и соответствующим поведением взрослых птиц-воспитателей. В случае одновременного или более позднего вылупления птенца кукушки по сравнению с птенцами вида-воспитателя инстинкт выбрасывания проявляется в первые-вторые сутки. Вылупление кукушонка в конце насиживания может задерживать проявление инстинкта до 3—4-х суток, так как самка хозяйина постоянно находится на гнезде (Дерим-Оглу, 1966; Нумеров, 1978б). Специальные эксперименты, проведенные А. Н. Промптовым и Е. В. Лукиной (1940) по изучению рефлексов выкидывания у маленьких кукушат, демонстрируют большое значение температурного фактора. При температуре ниже 15°C голый кукушонок становился более активен, а птенцы пеночек цепенели. Поэтому выкидывание птенца при более низкой температуре проходит быстрее и успешнее (т.е. как раз в отсутствие хозяйки-наседки). Эта особенность в реакции кукушонка на изменения температуры является биологически очень ценным приспособлением (Промптов, Лукина, 1940).

Интенсивно «работая» с перерывами 5—15 минут, кукушонок периодически выбрасывает все яйца или птенцов вида-воспитателя в течение нескольких часов. В 87 % случаев наших наблюдений кукушонок выбрасывал яйца и птенцов белой трясогузки, обыкновенной горихвостки, дроздовой камышевки в первые сутки жизни. По наблюдениям А. Н. Промптова (1941), выкидывание яйца или птенца обычно длится не более 2—3 минут. Наиболее сильным стимулом, возбуждающим всю цепь рефлексов выкидывания, является раздражение кожи спины, особенно богатой

чувствительными окончаниями нервов. При прикосновении к этим местам кончиком карандаша, кисточкой и т.п. кукушонок как бы вскидывается, закидывает назад (на спину) крылья и подгибает шею и голову совсем вниз, принимая позу выкидывания. На раздражение верхней части спины он реагирует уже заметно слабее, а почесывание кисточкой кожи шеи и головы не дает уже никакого специфического эффекта (Промптов, 1941).

Способность выбрасывать яйца или птенцов приемных родителей сохраняется у кукушонка в течение 4—5 суток, однако известны случаи, когда инстинкт проявляется еще на 7-е и 8-е сутки (Кадочников, 1956; Дерим-Оглу, Гордеева, 1970; Нумеров, 1978б; Приезжев, 1982). Отмечены также случаи воспитания двух кукушат одновременно: белой трясогузкой (Hoffmeister, 1957), полевым жаворонком (Доржиев, Хабаева, 1984; Хабаева, 1985). В. В. Лопатин (1987) наблюдал на южной окраине Алматы 22.08.1975 г. на опушке яблоневого сада, как туркестанский жулан кормил двух хорошо летающих кукушат. Однако, по мнению автора, кукушата, вероятно, вывелись у двух пар жуланов, живущих по соседству. Отмечены также случаи воспитания кукушонка и собственных птенцов горихвосткой одновременно (два случая) (Мальчевский, 1954; рис. 17). Н. П. Кадочников (1956) зарегистрировал в Воронежской области еще три случая совместного воспитания птенцов горихвостки и кукушонка. В Марамуре (Румыния) отмечено совместное воспитание кукушонка и птенца рябинника (Petrescu, Veres, 1997). В Сибири (бассейн р. Аргуни) в гнезде оливкового дрозда были обнаружены кукушонок и два крупных (11—12 суток) птенца дрозда (Соколов, Соколов, 1986). Г. П. Приезжев (1982) наблюдал развитие кукушонка в гнезде дрозда-белобровика вместе с птенцом дрозда. Причем одного птенца дрозда кукушонок выкинул на 7-й день, второй птенец развивался вместе с кукушонком, после чего благополучно покинул гнездо на 12-й день. Последний случай представляется нам особенно показательным — инстинкт выбрасывания у кукушонка проявлялся (одного птенца выкинул), но второго подростка птенца из относительно глубокого гнезда дрозда — не смог. То есть именно особенности конструкции гнезд видов-воспитателей чаще всего не позволяют иногда кукушонку выбросить птенцов хозяина или второго кукушонка, а не отсутствие у него инстинкта выбрасывания.

Выбрасывая яйца или птенцов хозяев, кукушонок уже в возрасте 2—3-х суток остается, как правило, в гнезде один. В связи с этим интересно отметить высказывание К. Н. Благосколонова (1969) о способности поддерживать температуру тела птенцами воробьиных птиц. Он пишет: «Выводок их семи птенцов спо-



Рис. 17. Кукушонок и птенцы горихвостки, выросшие в одном гнезде (фото А. С. Мальчевского). Cuckoo fledgling and European redstart young's, grew up in single nest (foto A. S. Malchevsky).

особен не только сохранять температуру тела в течение ночи, но и повысить ее по крайней мере на 3°, выводок из трех птенцов незначительно снижает температуру; одиночный птенец, несмотря на высокий уровень метаболизма, не может поддерживать температуру тела на более или менее постоянном уровне, охлаждается до температуры воздуха и погибает». И далее «... способность поддерживать постоянную температуру тела у выводка появляется раньше, чем у одиночных птенцов». Кукушонок почти всегда остается в гнезде один и способен поддерживать температуру тела, видимо, благодаря более высокому уровню метаболизма или других адаптивных особенностей, выработанных в связи с гнездовым паразитизмом.

Наблюдениями А. Н. Промптова и Е. В. Лукиной установлено, что птенец кукушки начинает издавать звуки с момента вылупления, причем его писк совершенно сходен с писком маленьких птенцов большинства воробьиных птиц (Промптов, Лукина, 1940). По наблюдениям Г. П. Приезжева (1982), кукушонок начал издавать звуки в пятидневном возрасте.

Наши наблюдения за кукушатами, выкармливаемыми белой трясогузкой, мухоловкой-пеструшкой, горихвосткой, домовым воробьем, показали, что птенцы в различном возрасте начинают издавать звуки. Нам представляется, что голосовая активность кукушонка и частота его кормления взаимосвязаны. Наиболее активно и рано птенец кукушки начал подавать голос в гнездах, где его кормила одна самка, или в случае, когда его вообще не кормили. Последнюю ситуацию мы наблюдали в гнезде домового воробья, куда яйцо кукушки было подложено нами в качестве эксперимента. В течение трех дней (и с птенцами воробья и без них) взрослые птицы не кормили кукушонка, несмотря на высокое внешнее сходство птенцов (птенцы домового воробья также не имеют эмбрионального опушения). На четвертый день кукушонок погиб от голода, не увеличившись в размерах и массе. Все время, начиная с момента вылупления, птенец кукушки постоянно пищал, выпрашивая корм. Такая высокая голосовая активность, по нашему мнению, объясняется голодом. Возможной причиной отказа кормления кукушонка домовым воробьем в нашем случае было различие голоса птенцов. Вообще и домовый и полевой воробьи отмечены как воспитатели птенцов кукушки в других частях ареала (см. раздел 3.7.). Об успешном выкармливании кукушат полевым воробьем сообщает К. Н. Благосклонов (1951). Он пишет: «Нужно отметить, что в Камышинском районе кукушки охотно используют гнезда воробьев для подкладки своих яиц». И далее: «... один трехдневный кукушонок был обнаружен 17.VI 1949 года в обществе крайне истощенных воробьят в скворечнике».

С. Н. Хаютиным и др. (1982, 1986) установлено, что у кукушонка наблюдается постоянно высокий уровень пищевой мотивации и тонкая слуховая чувствительность (в спектре невидоспецифических компонентов «звукового комплекса кормлений», адресованного собственным птенцам вида-воспитателя), что обеспечивает ему абсолютное воспроизведение реакций на каждый прилет птиц с кормом. Кроме того, совпадение границ частотного диапазона и уровня вокализации (вокализационная

мимикрия) у одиночного птенца кукушки и целого выводка, вероятно, обеспечивают равную частоту прилетов взрослых птиц с кормом. Выявлена также чувствительность кукушат к вибрации или сотрясению гнезда. Ни у одного из птенцов исследованных авторами видов птиц-дуплогнездников не обнаружено возникновение пищевой реакции в ответ на действие этого фактора. Вместе с тем известно, что сотрясение гнезда является компонентом сигнального комплекса птенцов крупных открытогнездящихся видов (грачи, вороны и т. д.), гнезда которых расположены на ветвях деревьев. Важное следствие этого обстоятельства заключается в том, что кукушка, паразитирующая на горихвостке, в раннем онтогенезе имеет более широкий комплекс разномодальных афферентаций пищевого поведения, чем это необходимо для выживания, а наличие адекватного пищевого поведения в ответ как на звуки, так и на вибрацию принципиально могло бы способствовать выживанию птенцов в гнездах не только дуплогнездников, но и крупных открытогнездящихся видов, строящих гнезда на ветвях деревьев (Хаятин и др., 1986).

А. Н. Промптов и Е. В. Лукина (1940) считают, что недифференцированный «цикающий» позыв кукушонка, очень сходный с криком птенцов многих других птиц, а также заглатывание пищи при раскрытом клюве имеют адаптивное значение.

В Ирландии 23.07.1962 наблюдали двух кукушек (взрослую и молодую). Кукушонок-слеток дважды издавал звуки, в точности имитирующие позывку лугового конька, который является здесь основным воспитателем птенцов кукушки (O'Connor, 1962).

Сходство пищевых сигналов птенцов длиннохвостого коэля (*Eudynamis taitensis*), бронзовой кукушки (*Chrysococcyx lucidus*) и птенцов их хозяев отмечено в Новой Зеландии. Во всех случаях основная и максимальная частота сигналов почти одинакова, активность вокализации возрастала при приближении родителей. Однако сигналы птенцов кукушек длиннее, что является более сильным стимулом для кормящих птиц. Небольшие отличия отмечены лишь в ритмической организации сигналов (McLean, Waas, 1987). Известно также подражание голосу птенцов хозяина молодыми хохлатыми кукушками *Clamator glandarius* и *Clamator levaillantii* (Mundy, 1973; Redondo, Arias de Reyna, 1988).

3.5.3. О пищевой пластичности птенца кукушки.

Состав корма, которым выкармливают кукушат виды птиц-воспитателей, в общем сходен с кормом их собственных птенцов. Этот вывод подтверждается результатами исследований питания птенцов кукушки, выкормленных горихвосткой (Мальчевский, Кадочников, 1953; Кадочников, 1956, 1960), белой трясогузки (Королькова, 1963; Нумеров, 1978б), степным коньком (Измаилов, Боровицкая, 1973), мухоловкой-пеструшкой (Нумеров, 1978б), крапивником (Sellin, 1969). Нами проведено специальное изучение питания птенцов кукушки, развивающихся в гнездах белой трясогузки и мухоловки-пеструшки (Нумеров, 1978б). Параллельно проводился сбор пищи методом лигатур у птенцов этих видов в соседних гнездах. Всего собрана 251 пищевая проба. Количество экземпляров беспозвоночных в одинаковом числе проб у кукушонка и птенцов белой

трясогузки (в 10 пробах — 26 и 23 экз.) и у кукушонка и птенцов мухоловки-пеструшки (в 100 пробах — 140 и 141 экз.) одинаково. Видовой состав корма также сходен, но у кукушонка был разнообразнее, и более крупные пищевые объекты (отряд *Odonata* для трясогузки и отряд *Lepidoptera* для мухоловки) появились в питании кукушонка раньше и встречались чаще, чем у птенцов вида-воспитателя (табл. 7). Более мелкие объекты (отряд *Hymenoptera*) чаще регистрировали у птенцов трясогузки и мухоловки. Это может быть связано с более крупными размерами кукушонка. В целом количественный и качественный состав корма, приносимого белыми трясогузками и мухоловками своим птенцам и кукушонку, приблизительно одинаков.

Таблица 7

Встречаемость и соотношение пищевых объектов птенцов мухоловки-пеструшки и птенца кукушки, выкармливаемого мухоловками.
Frequency of food objects of Pied flycatcher and Cuckoo's nestling

Пищевые объекты (отряд) Food objects (Order)	Пищевые объекты птенцов мухоловки-пеструшки Pied flycatcher netling		Пищевые объекты птенца кукушки Cuckoo's nestling	
	Встречаемость (в %%) Frequency (%%)	Доля (в %%) Ratio (в %%)	Встречаемость (в %%) Frequency (%%)	Доля (в %%) Ratio (в %%)
<i>Mollusca</i>	1,0	0,70	0,0	0
<i>Myriopoda</i>	0,0	0	1,0	0,70
<i>Aranei</i>	4,0	2,84	4,0	2,86
<i>Orthoptera</i>	14,0	9,93	10,0	9,29
<i>Coleoptera</i>	12,0	14,89	16,0	16,43
<i>Lepidoptera</i>	24,0	21,28	41,0	33,57
<i>Hymenoptera</i>	22,0	48,23	22,0	29,29
<i>Diptera</i>	3,0	2,13	9,0	7,86

И. В. Измаилов и Г. К. Боровицкая (1973), отмечая общее сходство состава кормов кукушонка в гнезде степного конька и птенцов конька, указывают на некоторые различия в встречаемости объектов. Анализ материалов, полученных в Приангарье, показал, что степные коньки выкармливали кукушонка гораздо более разнообразным кормом, чем своих птенцов. В составе пищи птенцов конька отмечено всего 11 компонентов корма, тогда как у кукушонка — 26. В среднем в одной пищевой пробе, доставшейся кукушонку, больше и экземпляров любого пищевого объекта, а жертвы заметно крупнее. Эти различия авторы также связывают со значительно большими размерами кукушонка по сравнению с птенцами вида-воспитателя (Дурнев и др., 1982; цит. по Ю. И. Мельникову, 1991).

Целый ряд отдельных наблюдений показывает, что воспитатели кормят кукушонка характерными для них пищевыми объектами. Так, ястребиные славки, выкармливая кукушонка, помимо насекомых приносили ему большое количество ягод (Новиков и др., 1963). Ф. Мартин (Martin, 1978) наблюдал, как зарянки кормили кукушонка ягодами черники и

крушины. Полевые воробьи (наблюдение Л. А. Портенко, цит. по А. С. Мальчевскому, 1954) кормили птенца кукушки зернами пшеницы. Желудок кукушонка, добытого в нижнем течении р. Соби, был целиком забит ягодами брусники и голубики (Добринский, 1965б). Высокую степень пищевой пластичности кукушат подтверждают факты успешного выкармливания их чижками и чечевицами (наблюдения И. А. Нейфельдт и Н. Кольцовой; цит. по А. С. Мальчевскому, 1987).

Активность приемных родителей при выкармливании кукушонка соответствует таковой при кормлении выводка собственных птенцов. Кукушонок, выкармливаемый сорокопутом-жуланом, в возрасте 6—7 дней получил 230 порций корма, а пять птенцов сорокопуга того же возраста — 252 (Ганя, Аверин, 1953). По наблюдениям Л. С. Ляндрес и В. И. Зиновьева (1979), зарянки кормили трехдневного кукушонка 263 раза, 12-дневного — 279 и 18-дневного — 219 раз. Суточная активность составила 18 час. 30 мин., 19 час. 33 мин. и 18 час. 54 мин. соответственно. В условиях «белых ночей» Ленинградской области зарянки кормили кукушонок по 17,5—19,5 час. (Прокофьева, 1981). До 10—12-дневного возраста кукушонок получал меньше порций корма, чем семь птенцов зарянки, а в возрасте — 14 дней уже больше, чем выводок зарянки (257 и 242 порции, соответственно).

Яркая окраска и большой размер полости рта кукушонка, по мнению С. Н. Хаютина и др. (1986), играют роль «сверхстимула», частично противодействуют избирательности кормления собственных птенцов видом-воспитателем, позволяя кукушонку использовать «консерватизм родительского поведения», направленный на избирательное кормление более крупных птенцов. К такому же выводу приходят М. Солер и др. (1995), наблюдавшие развитие птенцов хохлатой кукушки в гнездах сороки (Soler et al., 1995; цит. по N. V. Davies, 1999). Даже получив очередную порцию корма кукушонок продолжает демонстрировать раскрытый рот виду-воспитателю, чем вероятно стимулирует высокую активность его кормления приемными родителями (рис. 18). Несмотря на явные внешние отличия кукушонка и очень высокие затраты (кормовые усилия) при выращивании птенцов кукушки, их дискриминация хозяевами практически не наблюдается. Кроме «супернормальных» стимулов к кормлению ку-



Рис. 18. Кормление птенца-слетка кукушки мухоловкой-пеструшкой. Feeding of cuckoo fledgling by Pied flycatcher.

кушонка видами-воспитателями, ряд авторов объясняет хорошую выживаемость кукушат высокой конкурентной способностью, являющейся результатом их большего размера (Lichtenstein, Sealy, 1998; цит. по N. B. Davies, 1999), эволюционным запаздыванием, а также направленным разорением гнезд хозяев кукушкой (Pomiankowski, Pagel, Iwasa, 1997).

Пищевая пластичность кукушонка, видимо, также не является уникальным и новым свойством. Опыты по пересадке птенцов различных видов воробьиных птиц показали, что, несмотря на различия приносимого корма птицами-родителями и птицами-воспитателями, для птенцов пища оказывалась вполне пригодной и достаточно питательной (Прокофьева, 1971). А. П. Крапивный и Л. П. Харченко (1973) указывают, что в связи со сложной структурой сигнала «птенец» подмена одних птенцами другого вида в 76 % случаев вызывает положительную реакцию, так как у большинства исследованных видов в период выкармливания увеличивается возможный диапазон кормления. То есть высокую пищевую пластичность и в целом пищевое поведение птенцов кукушки можно рассценивать как приспособление, способствующее их успешному выживанию в гнездах различных видов птиц, использующих специфический корм. В то же время естественной основой этих приспособлений является комплекс общих эволюционных свойств, характерных для птиц.

Таким образом, 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-му 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;
- 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;
- птенец кукушки обладает инстинктом «выбрасывания», который проявляется обычно в срок от 10—12 часов до 2—3-х суток. Такое различие может быть обусловлено стадией, на которой вылупился кукушонок, и соответствующим поведением взрослых птиц-воспитателей;
- способность выбрасывать яйца или птенцов приемных родителей сохраняется у кукушонка в течение 4—5 суток, однако известны случаи, когда инстинкт проявляется еще на 7-е и 8-е 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 $20,0 \pm 0,22$ дней. Вылетая из гнезда, кукушонок первые 2—3 дня держится в непосредственной близости от него (до 50 м), а затем перемещается на более значительные расстояния. Приемные родители продолжают кормить кукушонка в течение нескольких недель, в среднем — $27,31 \pm 1,94$ дня. То есть в случае воспитания птенца кукушки продолжительность перио-

да ухода за птенцом в 2,1 раза увеличивается по сравнению с временем, затрачиваемым этими видами на выкармливание своих птенцов. Данное обстоятельство, вероятно, оказывает дополнительное воздействие на размножение некоторых видов-хозяев кукушки. В первую очередь, оно может проявляться в снижении вероятности устройства гнезда и откладывания яиц второй кладки у видов с полициклическим размножением, так как сроки первого гнездования (с кукушонком) существенно затягиваются;

- несмотря на индивидуальные особенности роста и развития 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;

- кукушонок в раннем онтогенезе обладает рядом поведенческих и пищевых адаптаций, способствующих его успешному выживанию в гнездах различных видов птиц. Среди них наиболее существенными являются: постоянно высокий уровень пищевой мотивации; тонкая слуховая и чувствительность к вибрации или сотрясению гнезда, что обеспечивает ему абсолютное (100 %) воспроизведение реакций 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.

3.6. УСПЕШНОСТЬ РАЗМНОЖЕНИЯ КУКУШКИ У РАЗЛИЧНЫХ ВИДОВ-ВОСПИТАТЕЛЕЙ.

Общеизвестно, что успешность размножения птиц, устраивающих различные типы гнезд, различается. Гибель яиц (птенцов) в открыто расположенных гнездах выше, чем у видов, устраивающих гнезда в укрытиях. Учитывая это обстоятельство мы рассматриваем успешность размножения кукушки по отдельным видам или группам видов, использующих однотипный принцип устройства гнезд. Кроме указанного, успешность размножения определяется множеством других различных факторов и может существенно различаться у одного и того же вида в различных точках его ареала. Это же относится и к успешности выкармливания птенцов кукушки (табл. 8).

В гнездах тростниковых камышевок успешность размножения кукушки варьировала от 13,0-16,7 до 59%, у лугового конька — от 23,1 до 76%, у лесной завирушки — 26,5-48%, у белой трясогузки — от 58,3 до 70%. Успешность размножения кукушки значительно колеблется и по годам. Так, у кукушек, паразитирующих на болотной камышевке, она составляла от 0% (1998, 2000) до 66,67% (1981, 1993, 1995) (Кныш, 2000). По нашим наблюдениям, из гнезд белой трясогузки успешно вылетало от 14,3% (1974) до 53,8% (1973) и даже 100% (1971) кукушат в различные годы. Н.П. Кнышем (2000) отмечены различия в успешности размножения кукушки в течение сезона. Из отложенных в 1-й половине сезона (до 15 июня) яиц (n=64) вылупилось 51,56±6,30% и благополучно покинули гнезда 39,06±6,15% кукушат, а из яиц 2-й половины сезона (n=25) их вылупилось и вылетело существенно меньше — 24,0±8,72 и

Таблица 8

Успешность размножения кукушки в различных точках ареала
Breeding success of Common Cuckoo in different points of its natural
habitat and host-species.

Вид-воспитатель Host-species	Количество яиц кукуш- ки под на- блюдением Total eggs monitored	Вылупилось птенцов кукушки, % от числа яиц % of hatching	Благополучно вылетело из гнезд птен- цов кукуш- ки, % от числа яиц % of fledglings	Место наблюдений Places of study	Автор, год Reference, year
<i>Acrocephalus scirpaceus</i>	?	?	59	Англия	Glue, Morgan, 1972
	25	?	44,0±9,93	Южная Англия	Wille, 1975
	442	?	31,9±1,65	Англия	Brooke, Davies, 1987
	189	58,2±3,59	30,2±3,34	Австрия	Erlinger, 1984
	12	?	16,7±10,77	Германия	Warncke, Wittenberg, 1958
	23	30,4	(13,0)	Чешская респ.	Moksnes et al., 1993
<i>Acrocephalus arundinaceus</i>	33	63,6±8,37	30,3±7,99	Чехословакия	Hudec, 1975
<i>Acrocephalus palustris</i>	49	32,7	20,4	Украина, Сумская обл.	Кныш, 2000
<i>Anthus pratensis</i>	?	?	76	Англия	Glue, Morgan, 1972
	?	?	56,0	Англия	Rose, 1982
	52	?	23,1±1,49	Англия	Brooke, Davies, 1987
<i>Lanius collurio</i>	17	29,4	23,5	Украина, Сумская обл.	Кныш, 2000
<i>Prunella modularis</i>	?	?	48	Англия	Glue, Morgan, 1972
	283	?	26,5±1,56	Англия	Brooke, Davies, 1987
<i>Cercotrichas galactotes</i>	15	40,0	33,3	Испания	Alvarez, 1994
	?	?	72,2	Испания	Palomino, Martin- Vivaldi, 1994
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	10	70,0±14,49	60,0±15,49	Россия, Во- ронезжская обл.	Мальчевский, 1954
<i>Motacilla alba</i>	96	58,3±5,03	43,8 ±5,06	Россия, Ря- занская обл.	Нумеров, 1978а; неопубл. данные
	10	?	70,0 ±1,62	Англия	Brooke, Davies, 1987
<i>Luscinia svecica</i>	21	38,1±10,60	19,1±8,58	Казахстан, сред. течение р. Урал	Левин, Губин, 1982
<i>Erithacus rubecula</i>	25	?	32,0±1,65	Англия	Brooke, Davies, 1987
	52	84,62±5,0	78,85±5,66	Сев.-зап. России	Мальчевский, 1987
Открыто гнездя- щиеся виды Open nest type	1259	?	29,1±1,28	По всему ареалу	Объединенные данные* Generalized data
Закрыто (полу- закрыто) гнездя- щиеся виды Closed and cavity nest type	235	?	53,62±3,25	То же	Объединенные данные* Generalized data

* Объединенные данные по всем указанным литературным источникам, а также по отдельным наблюдениям А. П. Шкатуловой (1970), Е. Н. Дерим-Оглу. Л. Я. Гордеевой

16,0±7,48 %, соответственно ($p < 0,05$). Подобная зависимость характерна для многих видов птиц с растянутым периодом размножения или имеющих две кладки (подробнее см. раздел 3.7.4.).

Ряд специальных исследований размножения кукушки позволяет более детально рассмотреть причины гибели яиц и птенцов кукушки. В табл. 9 представлены эти данные, сгруппированные для открыто- и закрытогнездящихся видов птиц-воспитателей.

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 (кладки с подложенным своим яйцом она не трогает), 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) (см. подробнее раздел 3.3.2.).

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. Нами проведены соответствующие расчеты для гнезд белой трясогузки, осмотренных в 1972—1980 гг. в районе Окского заповедника. По наблюдениям за судьбой 96-ти яиц кукушки в гнездах белой трясогузки установлено, что их гибель по причине разорения составляет 16,7 %. В гнездах белой трясогузки «без яйца кукушки» этот показатель составляет 24,8 % ($n=247$). То есть наличие яйца кукушки не приводит к повышенной гибели гнезд белых трясогузок.

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 % (от общего количества яиц под наблюдением, исключая брошенные и разоренные, $n=247$). Для сравнения нами обобщены данные о количестве неоплодотворенных яиц в собственных кладках тех же видов-воспитателей. Оказалось, что доля таких яиц в 1,9 раза выше ($3,77 \pm 0,44$, $n=1859$), чем неоплодотворенных яиц кукушки. По нашему убеждению, этому способствует особая система брачных отношений у кукушки (см. подробнее 3.1.). Для окончательных выводов, вероятно, необходим сбор дополнительного материала (увеличение выборки яиц кукушки с известной «судьбой»).

Суммарная гибель яиц кукушки у открытогнездящихся видов выше, чем у закрытогнездящихся, соответственно у последних вылупляется в 1,6 раза больше птенцов кукушки ($67,0 \pm 3,32$ %), чем у открытогнездящихся видов-воспитателей ($42,34 \pm 3,14$ %) ($p < 0,001$).

(1970), Н. П. Кныша (1977, 2000), Г. П. Приезжева (1982), К. Schulze-Hagen (1983, 1992), А. С. Мальчевского (1987), Ю. И. Мельникова (1991), И. В. Прокофьевой (1991), А. П. Шаповала (1992), M. de L. Brooke, N. B. Davies, (1988), N. B. Davies, M. de L. Brooke, (1988), В. С. Талпоша (1998) и др.

Таблица 9

Успешность размножения обыкновенной кукушки в гнездах открыто- и закрытогнездящихся видов птиц-воспитателей.

Breeding succes of Common Cuckoo in different host-species group

Группы видов-воспитателей Host-species group	Количество яиц под наблюдением Total eggs monitored	Причины гибели яиц. Causes of egg mortality								Вылупилось птенцов Number of hatchings		Благополучно покинули гнезда Number of fledglings	
		Кладка разорена Predatory		Кладка брошена, яйцо выброшено, расклевано Deserted, rejected, pecked to bits		Неоплодотворенных яиц* Non-fertilized eggs		Яиц с неразвившимся эмбрионом*					
		абс.	%%	абс.	%%	абс.	%%	абс.	%%	абс.	%%	абс.	%%
Открыто гнездящиеся виды Open nest type	248	35	14,11± 2,21	103	41,53± 3,13	2	1,82± 0,85	3	2,73± 1,03	105	42,34± 3,14	71	28,63± 2,87
Закрыто (полузакрыто) гнездящиеся виды Closed and cavity nest type	200	44	29,73± 3,23	19	12,84± 2,37	3	2,19± 1,03	-	-	134	67,0± 3,32	111	55,50± 3,51

* доля яиц вычислена, исключая разоренные и брошенные (выброшенные) яйца, так как среди них могли быть подобные.

Гибель птенцов в целом ниже, чем яиц. Соотношение в пользу закрытогнездящихся видов сохраняется — 17,2 % погибших кукушат от числа вылупившихся против 32,4 % у открытогнездящихся. Основные причины гибели птенцов — хищничество, природные и антропогенные факторы.

В общем из закрытых и полузакрытых гнезд видов-воспитателей кукушата вылетают успешнее (55,50±3,51 %), чем из гнезд открытогнездящихся видов (28,63±2,87 %; $p < 0,001$) (по табл. 9). Те же показатели по всем объединенным данным 53,62±3,25% и 29,1±1,28 %, соответственно ($p < 0,001$, по табл. 8). Общий средний процент вылета птенцов от числа отложенных яиц для вида составил 33,0±1,22 % ($n=1494$).

Приведенные выше сведения характеризуют успешность размножения кукушки у обычных (основных) видов-воспитателей. При подкладках яиц случайным видам их гибель может быть существенно выше (до 100 %). Е. Бэкер (Baker, 1942, цит. по Н. Southern, 1954) утверждает, что из 1642 яиц кукушки, отложенных в гнезде обычных воспитателей, было уничтожено только 8 % яиц, а из 298 яиц кукушки, попавших в гнезда случайных видов, — 24 %.

В первые месяцы самостоятельной жизни погибают более 55 % молодых кукушек (De Smet, 1973). Максимальная продолжительность жизни в природе, по данным кольцевания, составила 12 лет 11 мес. (Huckler, 1968, цит. по De Smet, 1973). Остатки погибшего самца кукушки, окольцованного 18.05.1960 на Куршской косе (пос. Рыбачий), найдены в Югославии 25—26.02.1972, т. е. птица прожила, вероятно, не менее 12 лет.

Таким образом, анализ данных об успешности размножения обыкновенной кукушки у различных видов-воспитателей показывает, что она зависит от экологических особенностей этих видов. В гнездах закрыто- и

полузакрытогнездящихся видов-воспитателей гибель и яиц и птенцов кукушки достоверно ниже, чем в гнездах открытогнездящихся видов-воспитателей. Наибольшая доля совокупной гибели приходится на стадии откладки яиц и насиживания. Основной причиной гибели яиц является их дискриминация хозяевами, а также уничтожение хищниками, причем к последним относится и сама кукушка. Гибель птенцов происходит, главным образом, от хищников.

Доля погибших яиц и птенцов кукушки в сравнении с гибелью яиц и птенцов видов-воспитателей ниже, что свидетельствует об избирательности подкладки яиц кукушкой и особом поведении, связанном с разорением гнезд потенциальных хозяев.

Кроме указанных, существуют также и другие факторы, снижающие успешность размножения кукушки, которые не поддаются реальному учету. Например, только коллекция зоологического музея Бонна содержит более 1000 яиц кукушки. Не меньшим количеством коллекционных экземпляров обладают музеи Англии, Франции и других европейских стран. А. Мокнес и Э. Роскафт только в 27-ми музейных коллекциях насчитали более 12000 кладок различных видов птиц с яйцом кукушки (Moksnes, Røskaft, 1995). Возможно, что яйца кукушек как один из наиболее привлекательных экспонатов орнитологов-любителей и музейных работников, несмотря на относительную редкость в природе, собираются в количествах, соизмеримых с таковыми для самых обычных видов. В российских музеях подобного не наблюдается, так как коллекции формируются в основном немногочисленными музейными работниками, а институт любительской орнитологии не развит. В то же время практически в каждой оологической коллекции имеется несколько кладок с яйцами кукушки.

3.7. ВИДЫ-ВОСПИТАТЕЛИ ОБЫКНОВЕННОЙ КУКУШКИ И ОСОБЕННОСТИ ЕЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ С РАЗЛИЧНЫМИ КАТЕГОРИЯМИ ХОЗЯЕВ.

3.7.1. Виды-воспитатели обыкновенной кукушки в России и на сопредельных территориях, в Западной Европе и ареале.

Рассмотрение данного вопроса необходимо предварить некоторыми пояснениями и определениями. Дело в том, что анализ паразитизма кукушки у различных видов построен на количестве найденных в их гнездах яиц или птенцов кукушки. Мы понимаем, что в определенной степени это не идеальный показатель, так как различна степень изученности отдельных видов и территорий. Но в настоящее время это пока единственно возможный способ. Кроме того, в зависимости от масштаба рассмотрения территории меняется доля участия вида как воспитателя птенцов кукушки так же, как и общее соотношение видов. Например, в Мичуринском районе Тамбовской области лесной конек был зарегистрирован В. И. Щеголевым (письм. сообщ.) как основной воспитатель. На его долю приходилось здесь 85,7 % всех (n=21) находок яиц и птенцов кукушки. Если рассматривать всю Тамбовскую область — доля конька уже

снижается до 40,9 % (n=44), а на территории Восточной Европы (в рамках бывшего СССР) составляет только 2,7 % (n=1943). Тем не менее лесной конек является основным воспитателем птенцов кукушек связанной с ним экологической расы. Другой пример — обыкновенная горихвостка в Савальском лесничестве Воронежской области является основным видом-воспитателем — 93,7 % всех находок кукушки (n=32) (Мальчевский, 1954; Кадочников, 1956; Нумеров, неопubl. данные). Для территории Воронежской области горихвостка также является основным хозяином кукушки, но по числу находок (30,4%) немного уступает белой трясогузке (31,3 %, n=115) (Нумеров, 1996). Для территории Восточной Европы горихвостка также основной вид-воспитатель — 361 зарегистрированный случай, или 18,6 % от всех находок яиц и птенцов кукушки (табл. 10). Среди основных видов-воспитателей кукушки мы считаем целесообразным выделение двух категорий: локальных и глобальных основных. В таком случае удается сохранить смысл понятия «основной вид-воспитатель» (вид, успешно воспитывающий птенцов нескольких поколений кукушки на определенной территории). Термин «глобальный» или «локальный» не меняет суть понятия, а только уточняет размер территории, на которой наблюдается паразитизм, по сравнению с ареалом кукушки. Употреблявшееся ранее нами и другими исследователями выделение «основных» и «второстепенных» воспитателей представляется нам менее удачным, так как, по сути, и те и другие группы видов — основные воспитатели. Кроме основных, в каждом конкретном месте зарегистрировано несколько так называемых случайных хозяев кукушки. Это виды, в гнезда которых кукушка подкладывает яйца, когда ощущается недостаток свежих кладок основного воспитателя. Чаще всего такие случаи отмечают в конце периода размножения (конец июня — июль), но иногда и в самом начале, когда основной вид еще не приступил к откладке яиц. В среднем на один основной вид приходится 5,2 случайных, независимо от размера территории (для расчета использованы только многолетние наблюдения). Факты подкладок яиц случайным видам отмечены всеми исследователями, проводившими систематические наблюдения за кукушкой. Это характерная черта поведения самок обыкновенной кукушки, способствующая расширению связей с видами-воспитателями. Для наглядной иллюстрации данной закономерности мы представили данные (прологарифмированы), собранные в различных частях ареала кукушки, в виде графиков (рис. 19). Используются только результаты многолетних наблюдений на территориях различных размеров. По Окскому заповеднику — наблюдения автора и архивные материалы заповедника, среднему течению реки Урал (Левин, Губин, 1982, 1985), Лодейнопольскому, Приозерскому и Всеволожскому районам Ленинградской области (Носков и др., 1981, Мальчевский, Пукинский, 1983; Прокофьева, 1991), Сумской области, Украина (Кныш, 2000), Воронежской области (Нумеров, 1996; Нумеров, неопubl. данные), Эстонии (Роотсмяэ, 1986), всем прибалтийским государствам (совокупные данные, см. ниже «Прибалтийский регион»).

Как видим, по форме все графики имеют сходную конфигурацию, что отражает общую структуру количественного соотношения находок. На небольших по площади территориях (Окский заповедник, участок на реке

3.7. Виды-воспитатели обыкновенной кукушки и особенности ее взаимоотношений ...

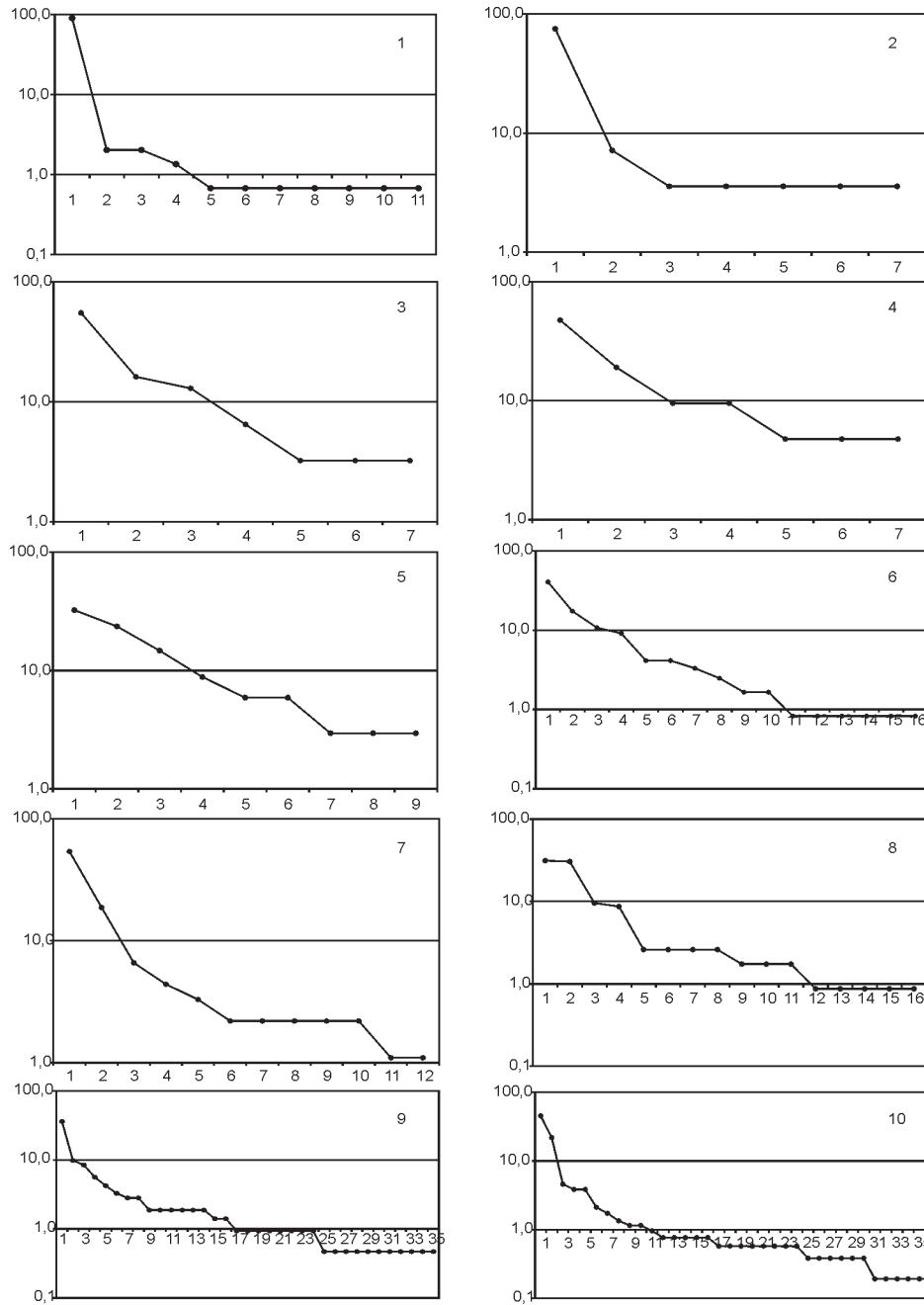


Рис. 19. Распределение находок яиц и птенцов кукушки в гнездах различных видов (логарифмическая шкала). 1 – Окский заповедник, 2 – среднее течение р. Урал, 3 – Лодейнопольский, 4 – Приозерский, 5 – Всеволожский районы Ленинградской области, 6 – Ленинградская область, 7 – Сумская область, Украина, 8 – Воронежская область, 9 – Эстония, 10 – Эстония, Латвия, Литва вместе. Distribution of recorded eggs and nestling the Cuckoo in nets of different species (logarithmic scale). 1 – Oksky Nature Reserve, 2 – Middle stream of River Ural, 3 – Lodeynoplsky, 4 – Priozersky, 5 – Vsevolozhsky districts of the Leningrad region, 6 – Leningrad region, 7 – Suma region (Ukraine), 8 – Voronezh region, 9 – Estonia, 10 – Estonia, Latvia, Lithuania all together

Урал) хорошо выделяется основной вид-воспитатель — соответственно, белая трясогузка и варакушка (рис. 19, 1, 2). С увеличением размеров территории увеличивается и число основных видов-воспитателей. Особенно показателен, по нашему мнению, график 10 (Прибалтийский регион), на котором хорошо выделились два глобально основных вида (обыкновенная горихвостка и белая трясогузка), группа локально основных (серая мухоловка, луговой чекан, зарянка, певчий дрозд и зяблик) и 30 случайных видов. Все кривые достаточно хорошо аппроксимируются степенным уравнением с коэффициентами: $-1,20$ — $-1,56$.

3.7.1.1. Виды-воспитатели кукушки в России и на сопредельных территориях.

Первой попыткой обобщить разрозненные факты находок яиц и птенцов кукушки в гнездах различных видов птиц на территории европейской части бывшего СССР была работа А. С. Мальчевского (1958). В ней приведены сведения о 477 находках у 48 видов воробьинообразных. Позднее эти материалы были опубликованы в трудах XII Международного орнитологического конгресса в Хельсинки (Malchevsky, 1960). Для территории азиатской части бывшего СССР аналогичное исследование выполнено Г. С. Кисленко и Р. Л. Наумовым (1967). В работе содержались сведения о 160 случаях паразитирования обыкновенной кукушки на гнездах 44 видов птиц. В последующие годы были опубликованы как специальные статьи по кукушке, так и многочисленные фаунистические сводки, содержащие факты паразитизма. Кроме того, в 1974—1979 гг. нами был проведен специальный анкетный опрос орнитологов, который позволил выявить значительное число неопубликованных сведений о находках яиц и птенцов кукушки на территории бывшего СССР. Предварительная обработка этих материалов опубликована нами в 1979 году (Нумеров, 1979а,б) и позднее (Мальчевский, Нумеров, 1981, 1982). Полностью эти сведения были представлены в очерке по обыкновенной кукушке в сводке «Птицы России и сопредельных регионов» (Нумеров, 1993). В настоящей работе мы приводим полный список видов, у которых зарегистрированы находки яиц и птенцов кукушки в России и на сопредельных территориях, дополненный новыми материалами, и с исправлением опечаток в предыдущей публикации (Нумеров, 1993). Необходимо отметить, что, кроме опубликованных материалов, А. С. Мальчевский, Г. С. Кисленко и Р. Л. Наумов использовали сведения из оологических коллекций и личные сообщения многих орнитологов. Позднее некоторые из этих материалов были опубликованы. Учитывая это обстоятельство, при подготовке настоящего перечня мы старались максимально исключить возможное дублирование.

В сводной таблице деление территории по регионам в основном соответствует таковому в работах А. С. Мальчевского (1958) по европейской территории и Г. С. Кисленко и Р. Л. Наумова (1967) — по азиатской (табл. 10). Приводим перечень источников информации, использованных при составлении сводной таблицы, и некоторые обобщения находок по регионам.

Прибалтийский регион (Эстония, Латвия, Литва, Калининградская область). Источники: А. С. Мальчевский (1958), Т. Иванаускас (Ivanauskas,

1964), А. Алекнавичюс (1966), Р. Карейва (Kareiva, 1972), К. А. Вилкс (1972), Л. Роотсмая (1986); письменные сообщения К. А. Вилкса, Х. Г. Веромана, Х. Г. Вильбасте, О. Я. Ренно, Ю. Руте, В. А. Паевского, А. Алекнониса, А. Книстаутаса, С. Палтанавичюса. Оологическая коллекция Латвийского университета.

Всего удалось зарегистрировать 521 случай обнаружения яиц и птенцов обыкновенной кукушки у 36 видов птиц. Наибольшее число находок отмечено у двух глобально основных видов: обыкновенной горихвостки — 237 (45,5 % от общего числа) и белой трясогузки — 114 (21,9 %). Основными локальными воспитателями птенцов кукушки в Прибалтийском регионе являются серая мухоловка (4,6 % от общего числа находок), зарянка (3,8 %), луговой чекан (3,8 %). Значение этих видов в различных местах неодинаково. В Эстонии наибольшее число находок отмечено у белой трясогузки, затем следуют серая мухоловка, обыкновенная горихвостка, луговой чекан. В Латвии на первом месте — обыкновенная горихвостка, затем следуют белая трясогузка, луговой чекан, зарянка. В Литве — зарянка, обыкновенная горихвостка, белая трясогузка. Большинство других видов воспитывают птенцов кукушки нерегулярно, а у ряда видов найдены только яйца кукушки, и достоверные факты воспитания кукушат не установлены. В целом на указанные пять видов приходится 79,7 % всех зарегистрированных в регионе случаев паразитизма кукушки. Наиболее часто встречаемая окраска яиц кукушки — голубая, сходная с окраской яиц обыкновенной горихвостки и лугового чекана. Отмечена также окраска «вьюркового» и «конькового» типов, яйца, сходные по окраске с яйцами серой мухоловки, зарянки и славок.

Беларусь. Источники: А. В. Федюшин и М. С. Долбик (1967) с учетом данных, ранее опубликованных А. С. Мальчевским (1958); М. Е. Никифоров, Б. В. Яминский, Л. П. Шкляр (1989), письм. сообщение В. А. Дацкевича.

По имеющимся данным можно говорить о значительной роли белой трясогузки как воспитателя кукушки (48,4 % всех находок). Кроме нее, птенцов кукушки воспитывает зарянка (в граничащей с регионом Смоленской обл. — основной вид) и обыкновенная горихвостка (основной вид в Латвии). С серой мухоловкой связи, вероятно, локальные, как и по территории Прибалтики. Об окраске яиц кукушки сведений мало; встречали яйца, сходные по окраске с белой трясогузкой, а также оливково-темные с бурыми пятнами (Федюшин, Долбик, 1967).

Украина и Молдова. Источники: А. С. Мальчевский (1958); В. М. Зубаровский (1958); И. В. Марисова (1959); Ф. И. Страутман (1963); Ю. В. Аверин, И. М. Ганя (1970); Н. П. Кныш (1977, 2000, 2001); Л. А. Смогоржевский, Л. И. Смогоржевская (1981); Ю. В. Костин (1983); А. С. Надточий, С. К. Зиоменко, А. Б. Чаплыгина (1991); А. П. Шаповал (1992); В. С. Талпош, (1996); Н. Н. Балацкий (1992, 1998); Н. Н. Балацкий, С. Д. Кустанович (1997); В. М. Попенко, В. В. Ветров (1999); И. О. Кушнар (1986, 2001); М. В. Калякин, С. Г. Панченко (коллекция зоомузея МГУ), В. М. Зубаровский (коллекция института зоологии, Киев), а также письменные сообщения М. И. Головушкина, Ю. В. Костина, В. Л. Булахова, О. М. Мясоедовой, С. И. Пархоменко, Т. Б. Ардамацкой,

Находки яиц и птенцов обыкновенной кукушки в гнездах различных видов птиц на территории Восточной Европы и Северной Азии (в границах бывшего СССР). Порядок расположения видов принят по списку Р. Говарда, А. Мура (Howard, Moore, 1984).

Подразделение территории на регионы в основном соответствует таковому А.С. Мальчевского (1958) по европейской территории и Г. С. Кисленко, Р. Л. Наумова (1967) — по азиатской. 1 — Эстония, Латвия, Калининградская обл.; 2 — Беларусь; 3 — Украина и Молдова; 4 — сев.-зап. европ. терр. России (ЕТР); 5 — сев.-вост. ЕТР; 6 — централ. лесная часть ЕТР; 7 — централ. лесо-степная часть ЕТР; 8 — Среднее и Южное Поволжье; 9 — Средний и Южный Урал; 10 — юг России, Кавказ, Закавказье; 11 — Средняя Азия (Казахстан, Туркмения, Кыргызстан, Таджикистан); 12 — Западная Сибирь; 13 — Средняя Сибирь; 14 — Восточная Сибирь; 15 — Дальний Восток; 16 — Сахалин и прилегающие острова.

Recording of eggs and nestlings of the Common Cuckoo in the nests of different species on territory Eastern Europe and Northern Asia (in boundaries former USSR). The list is organized by order, family and species following R. Howard, A. Moor, 1984. 1 — Estonia, Latvia, Lithuania, Kaliningrad province; 2 — Byelorussia; 3 — Ukraine and Moldova; 4 — N-W European part of Russia (ER); 5 — N-E ER; 6 — Central forest part of ER; 7 — Central forest-steppe part of ER; 8 — Middle and Southern Volga Region; 9 — Middle and Southern Ural; 10 — South of Russia, Caucasus, Transcaucasia; 11 — Central Asia (Kazakhstan, Turkmenia, Kyrgyzstan, Tadjikistan); 12 — Western Siberia; 13 — Middle Siberia; 14 — Eastern Siberia; 15 — Far East; 16 — Sakhalin and islands.

Вид-воспитатель Host-species	1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16																Всего (1-16) Total (1-16)		% %		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	
<i>Galerida cristata</i> — Хохлатый жаворонок							1										1	0,05	1	0,04	
<i>Lullula arborea</i> — Лесной жаворонок			1														1	0,05	1	0,04	
<i>Alauda arvensis</i> — Полевой жаворонок	1	1					1				1	2	1				4	0,21	8	0,31	
<i>Eremophila alpestris</i> — Рогатый жаворонок										2		1					0	0	0	0,12	
<i>Hirundo rustica</i> — Деревенская ласточка	4		1				10				1						15	0,78	16	0,63	
<i>Delichon urbica</i> — Городская ласточка	2	1	2														5	0,26	5	0,20	
<i>Motacilla flava</i> — Желтая трясогузка	3	3	2		3		2	1		1	2		2				14	0,72	19	0,75	
<i>M. lutea</i> — Желтолобая трясогузка								2									2	0,10	2	0,08	
<i>M. feldegg</i> — Чернолобая трясогузка									1	1							1	0,05	2	0,08	
<i>M. citreola</i> — Желтолобая трясогузка										16	5						0	0	0	0,83	
<i>M. cinerea</i> — Горная трясогузка									3	15	1		1	1			3	0,15	21	0,83	
<i>M. alba</i> — Белая трясогузка	114	15	33	5	2	154	49	24	19	6	2	1	2	4			421	21,7	430	16,96	
<i>M. personata</i> — Маскированная трясогузка									5								0	0	0	0,20	
<i>M. lugens</i> — Камчатская трясогузка													2				0	0	0	0,08	
<i>Anthus novaeseelandiae</i> — Степной конек											4	25	8	1			0	0	0	1,50	

3.7. Виды-воспитатели обыкновенной кукушки и особенности ее взаимоотношений ...

<i>A. godlewskii</i> — Конек Годлевского												1								1	0	0	1	0,04
<i>A. campestris</i> — Полевой конек										1	3										3	0,15	6	0,23
<i>A. pratensis</i> — Луговой конек	7				3	1														9	11	0,57	20	0,79
<i>A. trivialis</i> — Лесной конек	6	1	4			8	21	5	4	3	1	4	4							52	2,68	61	2,4	
<i>A. hodgsoni</i> — Пятнистый конек										1			2	5					3	1	0,05	11	0,43	
<i>A. cervinus</i> — Краснозобый конек											5	6							1	2	0	3	0,12	
<i>A. spinolletta</i> — Горный конек																				1	5	0,26	12	0,47
<i>A. rufescens</i> — Американский конек																			1		0	1	0,04	
<i>Lanius cristatus</i> — Сибирский жулан											21		1	4						4	0	0	26	1,03
<i>L. collurio</i> — Обыкновенный жулан	3	1	30						3	1	2	1								40	2,06	41	1,62	
<i>L. minor</i> — Чернолобый сорокопут			3						1											4	0,21	6	0,23	
<i>Troglodytes troglodytes</i> — Крапивник	2	1				1														4	0,21	4	0,16	
<i>Pipilla fulvescens</i> — Бледная завирушка											5									0	0	5	0,20	
<i>P. atrigularis</i> — Черногорлая завирушка											6									0	0	6	0,23	
<i>P. modularis</i> — Лесная завирушка	1	1	4	14			4	1		10										35	1,80	35	1,38	
<i>Eritacus rubecula</i> — Заранка	20	5	14	72		52	2	2	3	1										171	8,80	171	6,76	
<i>Luscinia luscinia</i> — Обыкновенный соловей			1						1											2	0,10	2	0,08	
<i>L. megarhynchos</i> — Южный соловей										4										0	0	4	0,16	
<i>L. caliope</i> — Соловей-красношейка													4	12	1	4	4			0	0	25	0,99	
<i>L. svecica</i> — Варакушка											6	3	4							28	1,44	41	1,62	
<i>L. rectoralis</i> — Черногорная красношейка									2	25										0	0	7	0,27	
<i>L. cyane</i> — Синий соловей																			1	0	0	1	0,04	
<i>Phoenicurus erythrololus</i> — Красноспинная горихвостка												1								0	0	1	0,04	
<i>Ph. ochruros</i> — Горихвостка-чернушка										5	2	1								5	0,26	8	0,31	
<i>Ph. phoenicurus</i> — Обыкновенная горихвостка	237	2	17	55	1	1	43	4	1				3	1						361	18,6	365	14,4	
<i>Saxicola rubetra</i> — Луговой чекан	20	1	4	38		6	1	1		2			2							73	3,76	75	2,96	
<i>S. torquata</i> — Черноголовый чекан										1	9	33	1		3	1				3	0,15	50	1,98	
<i>S. carpata</i> — Черный чекан			2							1										0	0	1	0,04	
<i>Oenanthe isabellina</i> — Каменка-плясунья																1				0	0	1	0,04	
<i>O. oenanthe</i> — Обыкновенная каменка	2		1	1									1							4	0,21	5	0,20	
<i>O. pleschanka</i> — Каменка-плетанка																				0	0	1	0,04	
<i>Monticola saxatilis</i> — Пестрый каменный дрозд																			3	0	0	3	0,12	
<i>M. (Orocetes) giularis</i> — Белогорный дрозд																				0	0	2	0,08	
<i>M. solitarius</i> — Синий каменный дрозд										1										0	0	1	0,04	
<i>Turdus merula</i> — Черный дрозд	2		1						1											4	0,21	4	0,16	
<i>T. obscurus</i> — Оливковый дрозд																1				0	0	1	0,04	
<i>T. pilaris</i> — Рябинник	4						2	1				4								7	0,36	11	0,43	
<i>T. iliacus</i> — Белобровик	4			2		2			1											9	0,46	18	0,71	
<i>T. philomelos</i> — Певчий дрозд	11		7	2		1	7													28	1,44=	28	1,11	
<i>T. viscivorus</i> — Деряба	1																			1	0,05	2	0,08	

Окончание табл. 10

	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
1																				
<i>Papulus biarmicus</i> — Усагая синица										3							3	0,15	3	0,12
<i>Paradoxornis uebbianus</i> — Бурая сугора															4			0	4	0,16
<i>Cettia cetti</i> — Широкохвостая камышевка								4		2							6	0,31	6	0,23
<i>Locustella ochotensis</i> — Охотский сверчок																3	0	0	3	0,12
<i>Acrocephalus schoenobaenus</i> — Камышевка-барсучок	1		1			2			5	5							9	0,46	9	0,35
<i>A. agricola</i> — Индийская камышевка			2						5								7	0,36	7	0,27
<i>A. bistrigiceps</i> — Пестроголовая камышевка																5	0	0	5	0,20
<i>A. dimetorum</i> — Садовая камышевка						1						20	1				1	0,05	22	0,87
<i>A. scirpaceus</i> — Тростниковая камышевка			6					5	1	32	1						44	2,26	45	1,77
<i>A. palustris</i> — Болотная камышевка			58				11	3		5							77	3,96	77	3,04
<i>A. (Luscinola) metaporphon</i> — Тонкоклювая камышевка										1							1	0,05	1	0,04
<i>A. arundinaceus</i> — Дроздовидная камышевка			72				16	21		21	16						130	6,69	146	5,76
<i>A. stentoreus</i> — Туркестанская камышевка											25						0	0	25	0,99
<i>Phragmatocula aedon</i> — Толстоклювая камышевка															16		0	0	16	0,63
<i>Hippolais icterina</i> — Зеленая пересмешка	4																4	0,21	4	0,16
<i>H. pallida</i> — Бледная пересмешка			2						1	2							3	0,15	5	0,20
<i>H. caligata</i> — Северная бормотушка										2							0	0	2	0,08
<i>H. rama</i> — Южная бормотушка										1							0	0	1	0,04
<i>Sylvia nisoria</i> — Ястребиная славка	1		2				6			1							9	0,46	10	0,39
<i>S. borin</i> — Садовая славка	6		17	2		4	9	2	1			4					41	2,11	45	1,78
<i>S. atricapilla</i> — Черноголовая славка			4	1		2				1							8	0,41	9	0,35
<i>S. curruca</i> — Славка-завирушка	2		2			1	4	2		5	3	1	1				40	2,06	44	1,74
<i>Phylloscopus trochilus</i> — Пеночка-весничка	4					18	2	2				3	2				21	1,08	26	1,03
<i>Ph. collybitus</i> — Пеночка-теньковка	5		1	3		1			1	1	1	3	2				12	0,62	18	0,71
<i>Ph. sibilatrix</i> — Пеночка-трещотка	3					4											7	0,36	7	0,27
<i>Ph. griseolus</i> — Индийская пеночка										4							0	0	4	0,16
<i>Ph. schwarzi</i> — Толстоклювая пеночка											4						0	0	3	0,12
<i>Ph. inornatus</i> — Пеночка-зарничка										10							0	0	10	0,39
<i>Ph. borealis</i> — Пеночка-таловка													5				0	0	5	0,20
<i>Leptoprocne sorphiae</i> — Распсная синичка											4						0	0	4	0,16
<i>Scotocerca inquieta</i> — Скотоцерка											1						0	0	1	0,04
<i>Ficedula hypoleuca</i> — Мухоловка-пеструшка	2																2	0,10	2	0,08
<i>F. parva</i> — Малая мухоловка			1	2													3	0,15	3	0,12
<i>Cyanoptilia cyamoptera</i> — Синяя мухоловка															2		0	0	2	0,08
<i>Muscicapa striata</i> — Серая мухоловка	24	2	7	1		2	13	1		1		1	3				51	2,62	55	2,17
<i>Emberiza calandra</i> — Пирсаянка			1														2	0,10	2	0,08
<i>E. citrinella</i> — Обыкновенная овсянка	3		2			1	2	2				1					10	0,51	11	0,43

Б. А. Голова, И. В. Марисовой, В. И. Лысенко, М. И. Лобановского, А. В. Матюхина, В. А. Бузуна, В. А. Сиренко, В. Д. Коханова.

Всего удалось зарегистрировать 337 находок яиц или птенцов кукушки в гнездах 46-ти видов. Основными из широко распространенных видов-воспитателей кукушки в регионе являются дроздовидная — 72 случая (21,4 %) и болотная — 58 (17,2 %) камышевки. Другие виды камышевок воспитывают кукушат значительно реже: 9 находок (2,7 %) у трех видов. К группе основных воспитателей могут быть отнесены также белая трясогузка — 33 находки (9,8 %), обыкновенный жулан — 30 (8,9 %), серая и садовая славки — 35 случаев (10,4 %), обыкновенная горихвостка (5,0 %), зарянка (4,2 %). На эти восемь видов приходится 259 находок, или 76,9 % от всех отмеченных по региону. Окраска яиц кукушки сходна с окраской яиц камышевок, жулана, славки, белой трясогузки, обыкновенной горихвостки. Встречены также яйца «вьюркового» типа.

Северо-запад европейской части России. Источники: А. С. Мальчевский (1958); М. М. Мешков, Л. П. Урядова (1967); Г. А. Носков и др. (1981); А. С. Мальчевский, Ю. Б. Пукинский (1983); Я. В. Прокофьева (1991); О. И. Семенов-Тянь-Шанский, А. С. Гилязов (1991); письменные сообщения А. С. Мальчевского, Г. А. Носкова, О. И. Семенова-Тянь-Шанского, В. В. Бианки, Н. В. Лапшина, В. Б. Зимины, С. А. Фетисова, С. П. Резвого, Т. Ю. Хохловой, В. Д. Коханова, Л. С. Захаровой, Т. Б. Уваровой.

Всего собраны сведения о 280-ти находках яиц и птенцов кукушки в гнездах 22-х видов птиц. Судя по имеющимся данным, основными воспитателями кукушки в регионе могут быть названы несколько видов: зарянка (72 находок, или 25,7 % от всех случаев), обыкновенная горихвостка (55, или 19,6 %), луговой чекан (38; 13,6 %) и зяблик (39; 13,9 %). Суммарно на эти четыре вида приходится 72,9 % всех случаев. Вьюрок, лесная завирушка, пеночка-весничка и белая трясогузка являются в регионе локальными воспитателями (18,2 % находок). Остальные 15 видов — случайные хозяева кукушки. Наиболее часто встречаемая окраска яиц кукушки: голубая и «вьюркового» типа.

Северо-восток европейской части России. Источники: А. С. Мальчевский (1958); Н. Н. Данилов, В. Н. Рыжановский, В. К. Рябицев (1984); Н. Н. Балацкий (1989).

Сведений по региону мало. Наиболее часто птенцов кукушки здесь выкармливают овсянка-крошка и луговой конек (в сумме 50,0 % всех находок). Окраска яиц обыкновенной кукушки — овсяночьега типа.

Центральная лесная часть России. Источники: А. С. Мальчевский (1958); Е. Н. Дерим-Оглу (1966а, б); Е. Н. Дерим-Оглу, Л. Я. Гордеева (1970); А. Д. Нумеров (1974, 1978а); Е. А. Леонов (1978); Л. С. Ляндрес, В. И. Зиновьев (1979); письменные сообщения С. Г. Приклонского, Ф. И. Иванова, И. Соколовой, Е. Н. Дерим-Оглу, Ю. В. Котюкова, В. И. Зиновьева, Ю. Н. Киселева, Е. Н. Тепловой, И. М. Сапетиной, Л. В. Шапошникова, М. Штейнбаха, А. А. Воронина, К. И. Ширяева, В. Левкина, А. Соколова, Н. Н. Семенова, Ю. В. Дьякова, М. А. Ерашова.

Всего зарегистрировано 257 находок яиц и птенцов кукушки в гнездах 24-х видов птиц. Наибольшее число находок кукушки зарегистриро-

вано в гнездах белой трясогузки — 154, или 59,9 % от всех случаев по региону (в основном, Рязанская, Нижегородская и Тульская области); на втором месте находится зарянка (20,2 %) (Смоленская, Брянская, Тверская, Московская области). На все остальные виды (21) приходится лишь 19,8 % всех случаев паразитизма. Окраска яиц кукушки: голубая, «вьюрок», «серая мухоловка», «сорокопут-жулан», «славки», «белая трясогузка», «зарянка».

Центральная лесостепная часть России. Источники: А. С. Мальчевский (1958); Г. А. Новиков и др. (1963); Г. Е. Королькова (1963); В. В. Макаров (1980); А. Д. Нумеров (1996); письменные сообщения Л. Л. Семаго, В. И. Елисеевой, В. И. Щеголева, Л. А. Гоббе, В. В. Строкова, А. Д. Поляковой, Т. Б. Уваровой, П. Д. Венгерова, В. П. Иванчева, Ю. М. Маркина, Н. Барышникова, Н. Никульшина, Н. Куликова.

Всего зарегистрировано 220 находок яиц и птенцов кукушки у 28-ми видов птиц. Наибольшее число случаев отмечено у белой трясогузки — 49 (22,3 %). Значение этого вида несколько возросло. По данным А. С. Мальчевского (1958), на трясогузку приходилось 19% находок в регионе. Снизилась, но по-прежнему существенна роль обыкновенной горихвостки — 43 (19,6 %), ранее — 39,2 %. Кроме того, следует отметить существование в регионе связей кукушки с рядом локальных основных видов-воспитателей, такими, как: лесной конек — 9,6 % всех случаев в регионе, дроздовидная (7,3 %) и болотная (5,0 %) камышевки, серая мухоловка (5,9 %) и 12,3 % находок зарегистрировано у четырех видов славков (садовая, серая, ястребиная и завирушка). На остальные 16 видов приходится лишь 18,2 % всех случаев паразитизма. Окраска яиц кукушки сходна с окраской яиц обыкновенной горихвостки, серой мухоловки, белой трясогузки, камышевок, славков. Встречены также яйца кукушки «вьюркового» типа.

Среднее и Южное Поволжье. Источники: К. А. Воробьев (1936); А. С. Мальчевский (1958); А. Е. Луговой (1963, 1975); В. И. Гаранин и др. (1977); письменные сообщения А. И. Душина, И. А. Авериной, Г. А. Кривоносова, Е. Г. Лобкова, А. Гусева, В. Г. Ивлева, И. С. Беляниной, А. И. Морозкина и М. Мельниковой.

В регионе зарегистрировано 85 случаев паразитизма кукушки у 19 видов птиц. В Среднем Поволжье (Татария, Чувашия, Мордовия и Куйбышевская область) одним из основных видов-воспитателей кукушки является белая трясогузка (28,2 % находок по региону). В Южном Поволжье основными воспитателями кукушки являются четыре вида камышевок (33 случая, или 38,8 %, из них 21 (24,7 %) — по региону) приходится на дроздовидную камышевку. В Татарстане и Мордовии, вероятно, имеются отдельные группы кукушек, паразитирующие на обыкновенной горихвостке и лесном коньке. Осмотренные яйца кукушек имели голубую окраску и сходную с яйцами камышевок.

Средний и Южный Урал. Источники: А. С. Мальчевский (1958); С. М. Хазиева и др., (1975), А. С. Левин, Б. М. Губин (1982, 1985); Г. П. Приезжев (1982); Н. Н. Балацкий, Г. Н. Бачурин (1998); В. А. Коровин (2001); письм. сообщ. А. М. Болотникова, Г. Н. Бачурин и А. С. Левина.

Яйца и птенцы кукушки отмечены на территории региона у 20-ти видов птиц (70 находок). Основным видом-воспитателем является белая трясогузка. В целом по региону на этот вид приходится 25,7 % всех зарегистрированных случаев паразитизма. В отдельных местах (среднее течение р. Урал) локальным основным видом-воспитателем кукушки является варакушка — 25 находок, или 35,7 %. Яйца кукушки, судя по описаниям, можно отнести к распространенному «вьюрковому», «коньковому» и «славочьему» типам.

Юг России, Кавказ, Закавказье. Источники: А. С. Мальчевский (1958); Г. С. Кисленко, Р. Л. Наумов (1967); В. М. Поливанов, Н. Н. Поливанова (1986); С. О. Петросян, О. С. Петросян (1997); С. О. Петросян, Н. Л. Заболотный (1998); М. П. Ильях, А. Н. Хохлов (1999); письменные сообщения Н. Л. Заболотного, Я. В. Сапетина, М. Х. Емтыля, Н. Яценко, Е. В. Чернявской.

Всего зарегистрировано 128 находок яиц и птенцов кукушки в гнездах 30-ти видов птиц. Чаще всего птенцов кукушки воспитывают семь видов камышевок (71 случай, или 55,5 % по региону), среди них основными воспитателями являются тростниковая (25,0 %) и дроздовидная (16,4 %) камышевки. В лесном поясе горных районов Кавказа основными воспитателями птенцов кукушки являются лесная завирушка, горный и лесной коньки, горихвостка-чернушка. Окраска яиц кукушки сходна с окраской яиц коньков и камышевок, а также найдены голубые и белые с едва заметными мелкими крапинками яйца.

Средняя Азия. Источники: Л. С. Степанян (1959); А. Ф. Ковшарь (1966, 1979); Г. С. Кисленко, Р. Л. Наумов (1967); А. И. Иванов (1969); Э. Ф. Родионов (1969); М. Н. Корелов (1970); Г. С. Умрихина (1970); И. А. Абдусаломов (1971); Э. Р. Фоттелер (1979); Р. Г. Пфедфер (1979); О. В. Митропольский и др. (1981); А. Ф. Ковшарь, А. С. Левин (1982); Э. Д. Шукуров (1986); И. А. Нейфельдт (1986); А. К. Сагитов, Э. Р. Фоттелер (1990); письменные сообщения Н. М. Сметаны, Г. С. Умрихиной, Р. Г. Пфедфера, М. И. Головушкина, Е. М. Белоусова, Е. Н. Коршунова, Г. Сакалаускаса, А. Ю. Кнισταутаса.

Зарегистрировано 206 находок яиц и птенцов кукушки в гнездах 45-ти видов птиц (самое высокое видовое разнообразие из регионов). Наибольшее число находок отмечено у туркестанской (25) и дроздовидной (16) камышевок (12,2 и 7,8 %, соответственно). Кроме них, локальными воспитателями кукушки являются сибирский жулан — 21 (10,2 %), горная и маскированная трясогузки (9,7 %), как случайные — белая и черноголовая трясогузки. Также локальными воспитателями кукушки являются пеночка-зарничка (10 находок, или 4,9 %) — всего в списке три вида пеночек — 15 находок (7,3 %) и черноголовый чекан — 9 находок, или 4,4 %. Окраска яиц кукушки сходна с окраской яиц жулана, дроздовидной камышевки, горной трясогузки, а также отмечены голубые яйца.

Западная Сибирь. Источники: Г. С. Кисленко, Р. Л. Наумов (1967); Б. Один (1958); Л. Н. Добринский (1965а); С. С. Москвитин (1974); С. С. Москвитин и др. (1977); А. М. Гынгазов, С. П. Миловидов (1977); Н. Н. Данилов и др. (1984); Л. Н. Кантаева, В. Г. Федоров (1977); Н. Н. Кудашова (1989); С. П. Гуреев (1989); Л. Г. Вартапетов (1998); Н. Н. Балац-

кий, Г. Н. Бачурин (1999); Блинова и др. (2001); письменные сообщения Ю. С. Равкина, Л. Н. Контаевой, В. М. Губель.

Всего зарегистрировано 190 случаев находок яиц и птенцов обыкновенной кукушки в гнездах 37 видов птиц. Птенцов кукушки чаще других видов воспитывают в Западной Сибири овсянка-дубровник — 38 находок, или 20,0 % от всех по региону, черноголовый чекан (17,4 %), садовая камышевка (10,5 %). Суммарно у шести видов овсянок отмечено 29,5 % всех случаев паразитизма кукушки. Кроме дубровника локальным воспитателем является также овсянка-крошка (6,3 %). Относительно большое количество находок яиц и птенцов кукушки отмечено в регионе у дроздов (6,8 %), белобровика (4,7 %) и рябинника (2,1 %). А также коньков (4 вида), из которых наиболее часто — у лугового конька (4,7 %). Зарегистрированные типы окраски яиц кукушки в регионе сходны с окраской яиц садовой камышевки, овсянок, коньков и видов, откладывающих голубые яйца. Отмечены также яйца «вьюрковой» окраски.

Средняя Сибирь. Источники: А. В. Кречмар (1966); Г. С. Кисленко, Р. Л. Наумов (1967); А. П. Шкатулова (1970); И. В. Измайлов, Г. К. Боровицкая (1973); Э. В. Рогачева и др. (1978, 1988); Е. Е. Сыроечковский и др. (1978); О. В. Бурский, А. А. Вахрушев (1983); Э. В. Рогачева, А. А. Вахрушев (1983); Ц. З. Доржиев, Г. М. Хабаева (1984); Г. М. Хабаева (1985); Е. П. Соколов, А. М. Соколов (1986); Г. П. Ларионов, В. Г. Дегтярев, А. Г. Ларионов (1991); Ю. И. Мельников (1991); А. Г. Ларионов (1992); В. А. Казаковцев (2001); письменные сообщения А. А. Винокурова, М. И. Головушкина.

По региону удалось зарегистрировать 94 находки яиц или птенцов кукушки в гнездах 28-ми видов птиц. Наиболее частыми воспитателями кукушки в регионе являются три вида коньков (33,0 %), среди которых основной вид — степной конек (26,6 %), соловей-красношейка — 12 находок (12,8 %), пять видов овсянок (12,8 %, у дубровника — 6,4 %). А также обыкновенная чечевица — 7 находок, или 7,4 %. Заметна роль пеночек (11,7 %), среди которых наибольшее число случаев паразитирования отмечено на гнездах таловки (5,3 %). В регионе зарегистрированы «коньковый», «овсяночий» типы окраски яйца кукушки, а также яйца голубой окраски.

Восточная Сибирь. Источники: Г. С. Кисленко, Р. Л. Наумов (1967), А. А. Кищинский (1980); Е. Г. Лобков (1986); В. Е. Флинт, П. С. Томкович (коллекция зоомузея МГУ); письменные сообщения Н. В. Вронского и В. Г. Виноградова.

Находки яиц и птенцов кукушки отмечены у 15-ти видов птиц. Основными воспитателями в регионе являются коньки и трясогузки. Из 6-ти видов коньков роль степного (25,0 %) и пятнистого коньков (15,6 %) наиболее существенна. Из четырех видов трясогузок (25,0 %) чаще других выкармливает птенцов кукушки белая трясогузка (12,5 %). В регионе обнаружены яйца кукушки голубой окраски и приблизительно сходные с яйцами трясогузок и коньков.

Дальний Восток. Источники: Е. П. Спангенберг (1965); И. А. Нейфельдт (1965); Г. С. Кисленко, Р. Л. Наумов (1967); В. А. Нечаев (1974); Ю. Б. Пукинский (1978); Е. М. Белоусов (1979); Н. Н. Балацкий, Г. Н. Ба-

чурин (1995); письменные сообщения Е. М. Белоусова С. В. Елсукова, Ю. Б. Пукинского, С. М. Смиренского.

Всего обнаружено 47 яиц и птенцов кукушки в гнездах 17-ти видов. Наибольшее число случаев паразитизма кукушки отмечено у толстоклювых камышевок (34,0 % всех находок); как локальные воспитатели в регионе отмечены также сибирский жулан, соловей-красношейка, бурая сutora, белогорлый дрозд, черноголовый чекан и красноухая овсянка. Окраска яиц кукушки сходна с окраской яиц толстоклювой камышевки, некоторых овсянок, сибирского жулана, белогорлого дрозда. Встречаются также яйца кукушек голубой окраски и белые с редкими крапинками.

Сахалин и Курильские острова. Источники: Г. С. Кисленко, Р. Л. Наумов (1967); В. А. Нечаев, 1969, 1974, 1991; М. В. Калякин (коллекция зоомузея МГУ); письменное сообщение Г. А. Носкова.

Сведения малочисленны, известны 23 случая паразитизма обыкновенной кукушки в гнездах 10-ти видов. Локальными основными видами-воспитателями являются пестроголовая камышевка (21,7 % всех находок) и соловей-красношейка (17,4 %). Наиболее распространенный тип окраски яиц кукушки на острове Сахалин — голубой и белый с бледно-серо-фиолетовыми и коричневыми пятнами и крапинками.

Таким образом, яйца и птенцы обыкновенной кукушки в Восточной Европе и Северной Азии (в пределах бывшего СССР) зарегистрированы в гнездах 127-ми видов воробьинообразных. Случаи обнаружения яиц кукушки в гнездах коростеля, большого пестрого дятла, малого зуйка и некоторых других не воробьиных птиц в сводную таблицу не включены, так как велика вероятность, что они являются карликовыми яйцами указанных видов. Возможно, что часть и других, определенных как яйца кукушки, не является таковыми и у обычных воспитателей. За яйцо кукушки также могло быть принято яйцо какого-либо другого вида (не кукушек), подложенное в кладку. Внутривидовые и межвидовые подкладки яиц отмечены у многих видов и подробно описаны в соответствующих разделах.

Рассмотрим некоторые общие закономерности распределения случаев паразитизма на различных видах. В европейской части рассматриваемой территории находок яиц и птенцов кукушки зарегистрировано в 3,3 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. Для удобства анализа мы представили итоговые данные в виде графиков с логарифмической шкалой (рис. 20). Как видим, для европейской территории более ярко выражено доминирование глобально основных видов. Первоначально мы предположили, что такой характер распределения связан с многолетними специальными исследованиями двух глобально основных видов — белой трясогузки и обыкновенной горихвостки на европейской территории. Однако, исключив эти два вида из расчетов, мы убедились, что характер наклона кривой мало изменился. Видимо, значение того или иного вида как воспитателя птенцов кукушки связано с особенностями размножения самих этих

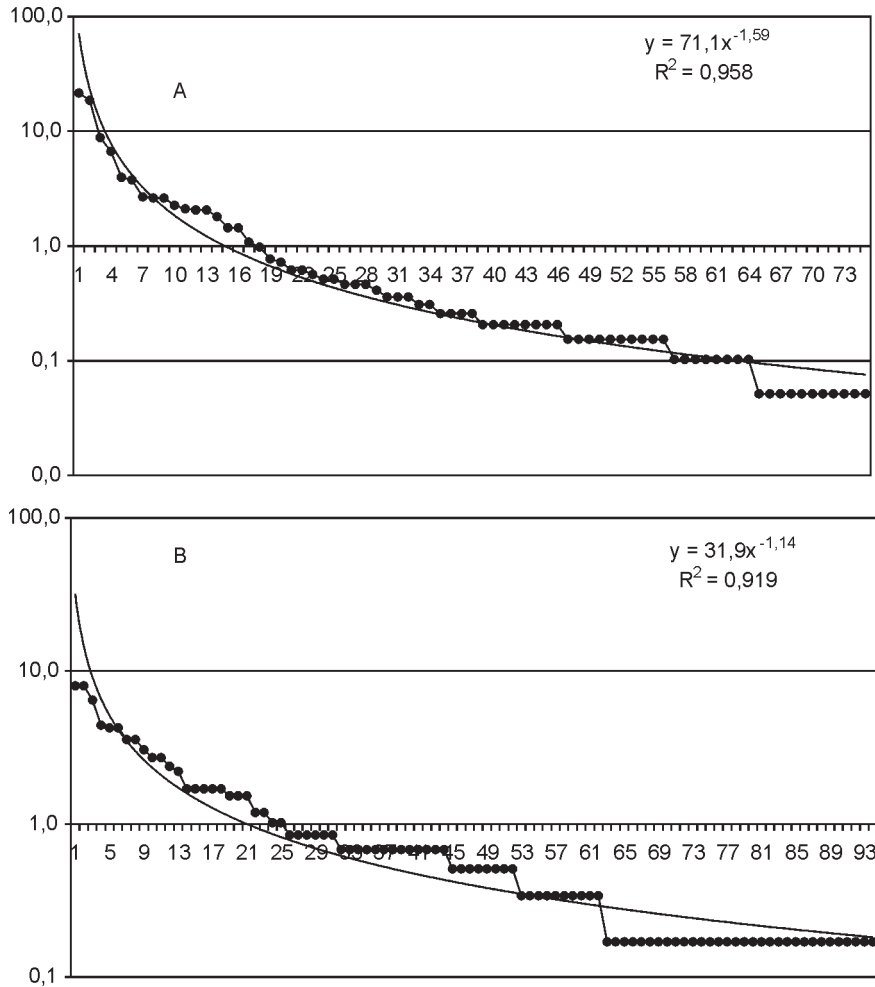


Рис. 20. Распределение количества находок яиц и птенцов кукушки в гнездах различных видов на территории Восточной Европы (А) и азиатской (В) части ареала (в границах бывшего СССР). Distribution of recorded eggs and nestling the Cuckoo in nets of different species on territory Eastern Europe (А) and Northern Asia (В) (in boundaries former USSR) (logarithmic scale).

видов в различных участках ареала. В первую очередь это относительно высокая численность, растянутые сроки размножения, «доступные» гнезда, терпимое отношение к яйцам кукушки различной окраски и другие. Видимо, именно в европейской части ареала кукушки такими свойствами обладает большее число видов. Здесь же находятся и центральные зоны ареалов этих видов. К глобально основным видам-воспитателям обыкновенной кукушки на территории Восточной Европы могут быть отнесены белая трясогузка, обыкновенная горихвостка, зарянка, дроздовидная и болотная камышевки. Основными локальными воспитателями являются луговой чекан, лесной конек, серая мухоловка, зяблик, тростниковая камышевка, садовая и серая славки, обыкновенный жулан, лесная зави-

рушка, варакушка, певчий дрозд, пеночка-весничка и вьюрок. Связи кукушки с остальными 57-ю видами носят либо узколокальный характер, либо случайный. Это подтверждается и характером распределения случаев паразитизма по отдельным регионам. Только белая трясогузка зарегистрирована как вид-воспитатель кукушки во всех десяти выделенных регионах Восточной Европы. Обыкновенная горихвостка и зарянка в девяти, луговой чекан, серая мухоловка и лесной конек — в восьми, и лесная завирушка, садовая и серая славки — в семи из десяти регионов.

В азиатской части ареала кукушки основными воспитателями являются: черноголовый чекан, дубровник, степной конек, сибирский жулан, туркестанская и дроздовидная камышевки, соловей-красношейка. Кроме того, по 1,7—3,6 % находок (от общего количества зарегистрированных случаев паразитизма) отмечено на гнездах садовой и толстоклювой камышевок, желтоголовой, горной и белой трясогузок, обыкновенной чечвицы, варакушки, овсянки-крошки, желчной овсянки, пятнистого конька и пеночки-зарнички. О характере распределения случаев паразитизма по отдельным регионам азиатской части судить сложнее, так как существенно большие размеры всей территории и выделенных регионов (по сравнению с европейской) не имеют сходной степени обследованности. Только черноголовый чекан и соловей-красношейка зарегистрированы как воспитатели птенцов кукушки в пяти регионах (всего шесть). Белая и горная трясогузки, степной конек, дубровник и седоголовая овсянка — в четырех регионах. То есть это наиболее широко распространенные виды-воспитатели в азиатской части ареала кукушки (в пределах бывшего СССР).

3.7.1.2. Виды-воспитатели кукушки в Западной Европе и Северной Африке.

Яйца и птенцов обыкновенной кукушки в Западной Европе находили в гнездах 127-ми видов птиц. Списки видов-воспитателей по территории достаточно подробные что связано с ее хорошей изученностью. Кратко охарактеризуем видовой состав воспитателей обыкновенной кукушки в различных странах, но сначала несколько замечаний по анализируемым данным. Для оценки нами использованы все доступные опубликованные работы, содержащие количественные показатели по видам-хозяевам (всего около 23-х тысяч находок яиц и птенцов кукушки). Эта цифра получалась суммированием наблюдений в природе ($n=10929$ случаев) и данными по этой же территории, содержащимися в 27-ми оологических коллекциях ($n=11870$) (Moksnes, Røskoft, 1995). Сравнительный анализ этих двух списков показывает высокое сходство (82 %) в распределении видов по зарегистрированному количеству случаев паразитизма кукушки (для основных видов-воспитателей). Мы сочли возможным суммировать эти данные, хотя понимаем, что некоторые из них (наблюдения и коллекции) дублируют друг друга. Во всех таких установленных случаях мы старались избегать дублирования, но абсолютной уверенности, конечно же, нет. В то же время общее количество данных столь внушительно, что искажение роли того или иного вида как хозяина кукушки в Западной Европе практически исключено.

Находки яиц и птенцов кукушки в Испании*, Португалии, Алжире и Марокко отмечены у *Lullula arborea*, *Passer hispaniolensis*, *Calandrella cinerea*, *Lanius excubitor*, *Lanius senator*, *Cettia cetti*, *Hippolais polyglotta*, *Sylvia hortensis*, *S. communis*, *S. melanocephala*, *S. conspicillata*, *S. deserticola*, *S. undata*, *Saxicola hispanica*, *Saxicola torquata*, *Phoenicurus moussieri*, *Cercotrichas galactotes* (Ottov; цит. по W. Makatsch, 1955). В Испании одним из основных воспитателей птенцов кукушки является тугайный соловей (*Cercotrichas galactotes*). В качестве случайного отмечена коноплянка (Alvarez, 1994). По данным обзора М. Ирвина, в настоящее время в С.-З. Африке основными воспитателями птенцов кукушки являются *Phoenicurus moussieri*, *Sylvia undata*, *Sylvia deserticola* и *Lanius senator* (Irwin, 1988).

Во Франции и Швейцарии основными воспитателями птенцов кукушки являются: тростниковая камышевка (53,1 % находок по региону), горихвостки (красноспинная и чернушка, 11,4 %), горная трясогузка (7,0 %), серый сорокопуд (3,5 %). Как локальные воспитатели отмечены: *Erithacus rubecula*, *Anthus pratensis*, *Anthus cervinus*, *Luscinia megarhynchos*, *Troglodytes troglodytes*, *Prunella modularis*, *Motacilla alba*, *Acrocephalus schoenobaenus*. Общий список, включая случайных воспитателей, насчитывает более 50 видов (Makatsch, 1955, 1971; Glutz von Blotzheim, 1964; Blaise, 1965; Sermet, 1967; Constant, Eybert, 1980; Bonvicini, Farina, 1991; Moksnes, Røskoft, 1995).

В Англии на пять основных воспитателей кукушки приходится 87,0 % всех зарегистрированных случаев паразитизма кукушки: лесная завирушка (38,2 %), тростниковая камышевка (25,2 %), луговой конек (12,8 %), белая трясогузка (6,8 %) и зарянка (4,1 %). Общий список, включая случайных воспитателей, содержит 36 видов (Lack, 1963; Harrison, 1968; Glue, Morgan, 1972; Wyllie, 1975; Seel, Davis, 1981; Glue, Murray 1984 цит. по M. de L. Brooke, N. Davies, 1987; Glue, 1986; Riddiford, 1986).

В Германии, Австрии, Бельгии, Голландии и Дании основными воспитателями являются садовая славка (38,1 % находок, на все виды славков — 43,9 % случаев), белая трясогузка (22,9 %), болотная камышевка (7,2 %), обыкновенная горихвостка (4,6 %) и жулан (3,9 %). Как локальные воспитатели отмечены: *Troglodytes troglodytes*, *Erithacus rubecula*, *Acrocephalus scirpaceus*, *Acrocephalus schoenobaenus*, *Anthus pratensis*, *Prunella modularis*. Яйца и птенцов кукушки находили также еще у 30 случайных видов (Makatsch, 1955, 1971; Paulussen, 1957; Berndt, 1959; Hellebrekers, 1965; Huckler, 1968; Becker, Dankhoff, 1973; Warnke, Wittenberg, 1976; Benecke, 1982; Melde, 1982; Gärtner, 1982; Schulze-Hagen, 1983; Erlinger, 1984; Ölschlegel, 1984; Garling 1985; Kummer, 1988).

В Чехии, Словакии, Венгрии, Румынии, бывшей Югославии и Болгарии основными воспитателями являются зарянка (30,7 %), обыкновенная горихвостка (12,9 %), тростниковая (12,4 %) и дроздовидная (11,6 %) камышевки, белая трясогузка (7,7 %) и обыкновенный жулан (6,4 %). Локальными воспитателями на отдельных участках являются славки (6,3 %, *Sylvia borin*, *S. atricapilla*, *S. communis*, *S. curruca*, *S. hortensis*) и овсянки (2,5 %, *Emberiza citrinella*, *E. calandra*). Общий список включает около 50-ти видов (Molnar, 1944, цит. по L. Brooker, M. Brooker, 1990;

* Анализ по отдельным территориям Европы выполнен без учета сведений оологических коллекций.

Makatsch, 1955, 1971; Kroutil, 1965; Papadopol, 1973; Hudec, 1975; Pikula J., Beklova, 1981; Нанкинов, 1982; Balát et al., 1983; Moksnes et al., 1993; Moksnes, Røskaft, 1995; Petrescu, Beres, 1997; Øien et al., 1998).

В Польше на два вида основных воспитателей кукушки (белую трясогузку и крапивника) приходится 48,2 % всех зарегистрированных случаев ее паразитизма. Основными локальными воспитателями являются пять видов славков (22,1 %), среди которых наиболее часто кукушку находили у садовой (10,3 %) и ястребиной (4,1 %). А также зарянка (3,7 %), лесной и луговой коньки (6,4 %), тростниковая и вертлявая камышевки (5,5 %), обыкновенная и горихвостка-чернушка (4,2 %). Список случайных воспитателей насчитывает более 20-ти видов (Makatsch, 1955, 1971; Mroczkiewicz, 1961; Pomarnacki, 1968, 1979).

В странах Скандинавского полуострова (Норвегии, Швеции и Финляндии) основными воспитателями являются обыкновенная горихвостка (19,0 %), луговой конек (16,9 %), вьюрок (12,8 %) и белая трясогузка (12,8 %). Значение этих видов в северных и южных частях территории неодинаково. Обыкновенная горихвостка наиболее часто воспитывает птенцов кукушки на юге Финляндии (кроме побережья) и в центре Швеции, белая трясогузка — на побережье Финляндии и юге Швеции, вьюрок — на севере и вост. центральных частях Финляндии и севере Швеции, луговой конек — по всей территории полуострова, но наиболее часто в Норвегии. Общий список воспитателей насчитывает более 40 видов (Makatsch, 1955, 1971; Haartman, 1976; Järvinen, 1984; Moksnes, Røskaft, 1987, 1988; Røskaft, Moksnes, Korsnes, 1991; Moksnes, Braa, Moksnes, Røskaft, 1992; Røskaft, Korsnes, 1993; Moksnes, Røskaft, 1995).

В целом для Северной Африки и Западной Европы наиболее значимыми воспитателями птенцов обыкновенной кукушки являются следующие виды и группы видов (роды) воробьинообразных птиц:

- камышевки (*Acrocephalus*). Суммарная доля находок кукушки у восьми видов камышевок составила 27,3 %. Наиболее существенную роль в воспитании птенцов кукушки играет тростниковая камышевка (*Acrocephalus scirpaceus*);
- славки (*Sylvia*) — 16,2 %. Находки отмечены у 13-ти видов, но наибольшее число у садовой славки (*Sylvia borin*);
- трясогузки (*Motacilla*) — 10,7 %. Из четырех видов наибольшее число находок яиц и птенцов кукушки отмечено у белой трясогузки (*Motacilla alba*);
- завирушки (*Prunella*) — 8,1 % (3 вида). Наиболее частым воспитателем является лесная завирушка (*Prunella modularis*);
- зарянка (*Erithacus rubecula*) — 7,2 % от всех зарегистрированных случаев в Западной Европе;
- горихвостки (*Phoenicurus*) — 5,1 %. Находки отмечены у 4-х видов, но наибольшее число у обыкновенной горихвостки (*Phoenicurus phoenicurus*);
- коньки (*Anthus*) — 7,3 % (6 видов). Наибольшая доля воспитываемых кукушат приходится на лугового конька (*Anthus pratensis*);
- сорокопуть (*Lanius*) — 4,8 % находок у 4-х видов. Из них наибольшее число находок яиц и птенцов кукушки отмечено у обыкновенного жулана (*Lanius collurio*).

Список 16-ти видов (>1% находок у каждого), на которые приходится подавляющее большинство случаев (85,3 %) воспитания птенцов кукушки в Западной Европе, соответственно, выглядит следующим образом: *Acrocephalus scirpaceus* (20,1 %), *Sylvia borin* (10,6 %), *Motacilla alba* (9,1 %), *Prunella modularis* (8,0 %), *Erithacus rubecula* (7,2 %), *Anthus pratensis* (5,5 %), *Lanius collurio* (4,4 %), *Phoenicurus phoenicurus* (3,9 %), *Acrocephalus arundinaceus* (3,5 %), *Troglodytes troglodytes* (3,0 %), *Sylvia communis* (2,4 %), *Acrocephalus schoenobaenus* (2 %), *Acrocephalus palustris* (1,5 %), *Sylvia atricapilla* (1,5 %), *Emberiza citrinella* (1,3 %), *Anthus trivialis* (1,3 %).

На рис. 21 показано распределение по территории Сев. Африки и Европы основных глобальных и локальных видов-воспитателей. Наиболее широкое распространение имеют «универсальные» виды-воспитатели (белая трясогузка, зарянка). Для большинства других воспитателей четко выделяются определенные участки ареала кукушки, где они являются основными хозяевами.

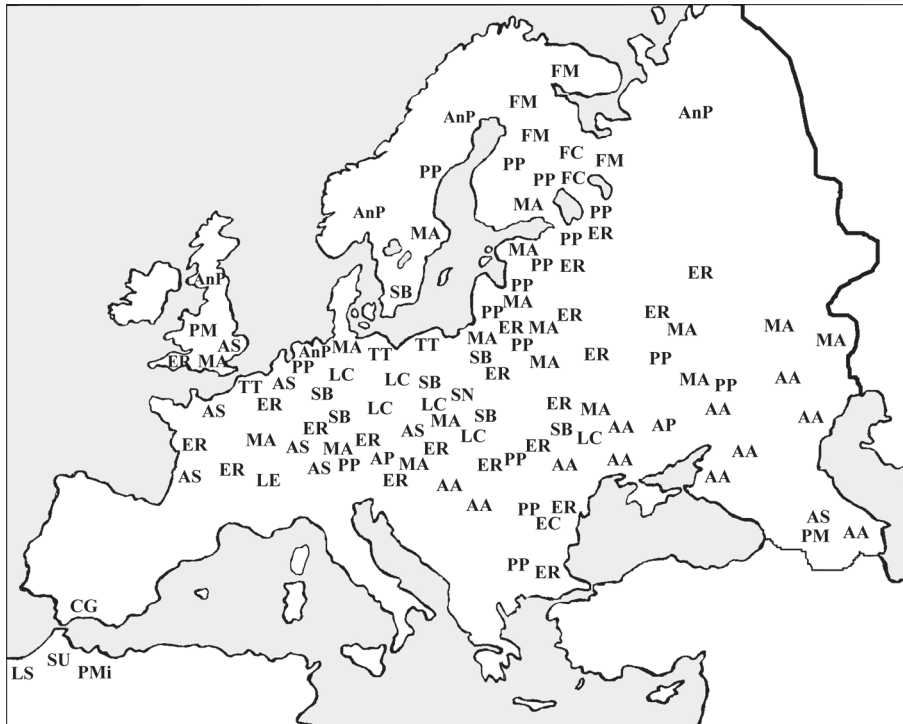


Рис. 21. Распределение основных видов-воспитателей обыкновенной кукушки по территории Европы и Сев. Африки. Main host-species of Common Cuckoos in Europe and North Africa. Условные обозначения: AS — *Acrocephalus scirpaceus*; AP — *A. palustris*; AA — *A. arundinaceus*; AnP — *Anthus pratensis*; AnT — *Anthus trivialis*; CG — *Cercotrichas galactotes*; EC — *Emberiza calandra*; ER — *Erithacus rubecula*; FC — *Fringilla coelebs*; FM — *Fringilla montifringilla*; LC — *Lanius collurio*; LE — *L. excubitor*; MA — *Motacilla alba*; PP — *Phoenicurus phoenicurus*; Pmi — *Ph. moussieri*; PM — *Prunella modularis*; SB — *Sylvia borin*; SN — *S. nisoria*; TT — *Troglodytes troglodytes*.

3.7.1.3. Виды-воспитатели кукушки в азиатской части ареала.

Список видов, в гнездах которых обнаружены яйца или птенцы обыкновенной кукушки в азиатской части ареала, насчитывает более 220-ти видов, однако, если исключить виды, у которых отмечено менее десяти находок яиц кукушки, то список сокращается до 58-ми (Baker цит. по W. Makatsch, 1955; Royama, 1963; Schafer цит. по W. Makatsch, 1971; Nakamura, 1990, цит. по F. Takasu et al., 1993; источники по азиатской части бывшего СССР см. выше). В сравнении с европейской частью ареала кукушки в азиатской существенно ниже доля камышевок, трясогузок, настоящих славок и горихвосток как воспитателей (рис. 22). Практически не воспитывают птенцов кукушки завирушки и зарянка, что объясняется особенностями распространения этих видов и совпадением их ареалов. В азиатской части возрастает значение коньков, чеканов, мухоловок, овсянок, сорокопутов и пеночек. Основными хозяевами кукушки являются другие виды славковых: веерохвостая цистикола (*Cisticola juncidis*, 11,1 %), черногорлая (*Prinia atrogularis*, 5,6 %) и горная (*Prinia criniger*, 4,5 %) принии (рис. 22).

Среди 10-ти видов коньков, в гнездах которых зарегистрированы находки яиц и птенцов кукушки, основным воспитателем является степной конек (*Anthus novaeseelandiae*) (9,5 % от всех случаев по региону). Среди камышевок (в отличие от Европы, где наиболее существенную роль играет тростниковая камышевка) как основные воспитатели отмечены дроздовидная (*Acrocephalus arundinaceus*) и туркестанская (*A. stentoreus*) камышевки. На их долю приходится 3,7 % зарегистрированных случаев паразитизма.

Роль чеканов как воспитателей в Азии выше. Основными видами являются черный (*Saxicola caprata*) и черноголовый чеканы (*Saxicola*

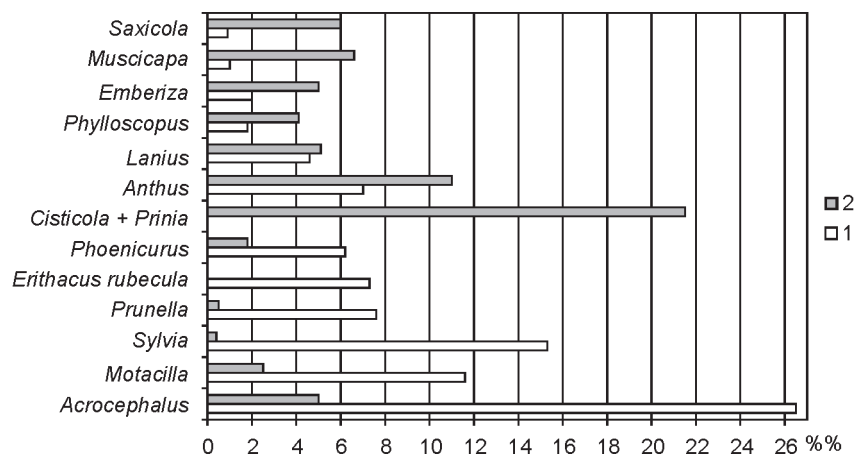


Рис. 22. Распределение зарегистрированных случаев паразитирования обыкновенной кукушки на различных видах (родах) воробьиных птиц в европейской (1) и азиатской (2) частях ареала. Distribution of recorded cases of parasitism of Common Cuckoo in different species (genera) of passerine birds in European (1) and Asian (2) parts of the natural habitat.

torquata). Суммарно на эти два вида приходится 5,9 % зарегистрированных случаев. Напомним, в Европе (в целом) доля чеканов составляет только 0,9 % и основным видом является луговой чекан (*Saxicola rubetra*). Сходная ситуация наблюдается для сорокопутов и мухоловок. В Азии основные хозяева кукушки — длиннохвостый (*Lanius schach*) и сибирский (*Lanius cristatus*) сорокопуть (всего 7 видов, 5,1 %), в Европе — обыкновенный жулан и серый сорокопуть (всего 4 вида, 4,6 %). Среди 13-ти видов мухоловок наиболее часто воспитывают кукушат небесно-синяя мухоловка (*Muscicapa thalassina*) и краснобрюхая нильтава (*Niltava sundara*), в сумме — 4,8 %, в Европе 1,0 % находок отмечен у трех видов, наиболее часто — у серой мухоловки (*Muscicapa striata*).

Из девяти видов пеночек только пеночка-трещотка (*Phylloscopus sibilatrix*) и в азиатской, и в европейской частях ареала кукушки лидирует по количеству воспитываемых кукушат, но в азиатской роль пеночек выше (4,1 и 1,8 %, соответственно).

По всему ареалу обыкновенной кукушки насчитывается около трехсот видов воробьинообразных, в гнездах которых были обнаружены ее яйца или птенцы. Но если исключить виды, у которых отмечено менее десяти находок яиц кукушки, список сокращается до 124-х видов. Приводим перечень этих наиболее обычных воспитателей птенцов кукушки (список по количеству зарегистрированных случаев паразитизма — от большего к меньшему, слева — направо):

<i>Acrocephalus scirpaceus</i>	<i>Motacilla alba</i>	<i>Sylvia borin</i>
<i>Prunella modularis</i>	<i>Erithacus rubecula</i>	<i>Anthus pratensis</i>
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	<i>Lanius collurio</i>	<i>Acrocephalus arundinaceus</i>
<i>Troglodytes troglodytes</i>	<i>Sylvia communis</i>	<i>Acrocephalus schoenobaenus</i>
<i>Acrocephalus palustris</i>	<i>Cisticola juncidis</i>	<i>Anthus trivialis</i>
<i>Sylvia atricapilla</i>	<i>Emberiza citrinella</i>	<i>Anthus novaeseelandiae</i>
<i>Phylloscopus sibilatrix</i>	<i>Motacilla flava</i>	<i>Muscicapa striata</i>
<i>Acanthis cannabina</i>	<i>Prinia atrogularis</i>	<i>Saxicola rubetra</i>
<i>Chloris chloris</i>	<i>Fringilla coelebs</i>	<i>Motacilla cinerea</i>
<i>Sylvia nisoria</i>	<i>Prinia criniger</i>	<i>Phylloscopus trochilus</i>
<i>Sylvia curruca</i>	<i>Phoenicurus ochruros</i>	<i>Saxicola caprata</i>
<i>Fringilla montifringilla</i>	<i>Muscicapa thalassina</i>	<i>Phylloscopus collybitus</i>
<i>Saxicola torquata</i>	<i>Phoenicurus erythronotus</i>	<i>Emberiza schoeniclus</i>
<i>Bradypterus luteoventris</i>	<i>Lanius schach</i>	<i>Alauda arvensis</i>
<i>Acrocephalus stentoreus</i>	<i>Leiothrix lutea</i>	<i>Anthus spinoletta</i>
<i>Emberiza aureola</i>	<i>Luscinia megarhynchos</i>	<i>Oenanthe oenanthe</i>
<i>Sylvia hortensis</i>	<i>Anthus campestris</i>	<i>Emberiza calandra</i>
<i>Luscinia svecica</i>	<i>Lanius excubitor</i>	<i>Lanius cristatus</i>
<i>Phoenicurus moussieri</i>	<i>Turdus merula</i>	<i>Turdus philomelos</i>
<i>Leiothrix argentauris</i>	<i>Niltava sundara</i>	<i>Phoenicurus fuliginosus</i>
<i>Cercotrichas galactotes</i>	<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	<i>Enicurus maculatus</i>
<i>Orthotomus sutorius</i>	<i>Anthus cervinus</i>	<i>Cyanopica cyana</i>
<i>Acrocephalus paludicola</i>	<i>Lanius senator</i>	<i>Lullula arborea</i>
<i>Luscinia calliope</i>	<i>Carpodacus erythrinus</i>	<i>Locustella naevia</i>
<i>Acrocephalus dumetorum</i>	<i>Emberiza cioides</i>	<i>Ficedula hypoleuca</i>
<i>Emberiza spodocephala</i>	<i>Lanius bucephalus</i>	<i>Emberiza fucata</i>
<i>Niltava macgrigoriae</i>	<i>Saxicola leucura</i>	<i>Monticola rufiventris</i>
<i>Emberiza cirulus</i>	<i>Lanius minor</i>	<i>Motacilla citreola</i>

<i>Terpsiphone paradisi</i>	<i>Heterophasia gracialis</i>	<i>Saxicola ferrea</i>
<i>Sylvia undata</i>	<i>Turdus iliacus</i>	<i>Acanthis flammea</i>
<i>Acrocephalus bistrigiceps</i>	<i>Phragmaticola aëdon</i>	<i>Spelaeornis longicaudatus</i>
<i>Hirundo rustica</i>	<i>Prinia gracilis</i>	<i>Turdus pilaris</i>
<i>Hippolais icterina</i>	<i>Phylloscopus bonelli</i>	<i>Passer montanus</i>
<i>Phylloscopus borealis</i>	<i>Regulus regulus</i>	<i>Carduelis flavirostris</i>
<i>Alcippe brunnea</i>	<i>Anthus hodgsoni</i>	<i>Emberiza pusilla</i>
<i>Seicercus castaniceps</i>	<i>Sylvia melanocephala</i>	<i>Monticola cinclorhyncha</i>
<i>Napothera epilepidota</i>	<i>Niltava grandis</i>	<i>Pycnonotus cafer</i>
<i>Sylvia deserticola</i>	<i>Cettia cetti</i>	<i>Coccothraustes coccothraustes</i>
<i>Luscinia luscinia</i>	<i>Rhipidura aureola</i>	<i>Carduelis carduelis</i>
<i>Cisticola exilis</i>	<i>Emberiza bruniceps</i>	<i>Eremophila alpestris</i>
<i>Luscinia pectoralis</i>	<i>Phylloscopus inornatus</i>	<i>Phylloscopus reguloides</i>
<i>Yuhina flavicollis</i>		

Анализ особенностей биологии размножения этих видов показывает, что все основные виды-воспитатели кукушки обладают следующими общими свойствами:

- доступными для подкладки яиц гнездами;
- относительно высокой численностью (хотя бы в оптимальных местобитаниях);
- 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).

Видов, обладающих всеми этими свойствами, немного, но именно они являются универсальными воспитателями птенцов кукушки по всей территории своего ареала, совпадающего с областью распространения кукушки. Это в первую очередь — зарянка и лесная завирушка, а также белая трясогузка и отчасти обыкновенная горихвостка.

У видов, отвечающих всем перечисленным условиям, но дискриминирующим непохожие яйца, эволюция паразитизма шла по пути выработки сходно окрашенных яиц кукушки. Как только появлялся вариант окраски яйца, принимаемый хозяином, он закреплялся отбором (через лучшую выживаемость кукушат). В результате у целого ряда основных оттогнездящихся видов-воспитателей отмечены яйца кукушки сходной окраски. В некоторых случаях — с высоким уровнем мимикрии, в некоторых — не очень, но достаточным для общего сходства и приёма такого яйца хозяином. Такими видами являются камышевки (*Acrocephalus*), славки (*Sylvia*), сорокопуги (*Lanius*), овсянки (*Emberiza*), коньки (*Anthus*) и ряд других.

Для основных видов-воспитателей необходимо наличие всех этих свойств в комплексе (вместе). Несоответствие хотя бы одного из них резко снижает возможную роль данного вида как хозяина кукушки. В каждом конкретном месте (участке ареала кукушки) основным видом является именно тот, который наилучшим образом сочетает перечисленные свойства. Как правило, в этом месте нет другого вида, обладающего теми же свойствами. Перефразируя сказанное, можно с высокой долей вероятности утверждать, что если в каком-либо месте определенный вид явля-

ется основным хозяином кукушки, — этот вид здесь находится в наиболее оптимальных условиях. То есть кукушка в определенной степени может выступать как индикатор оптимальных местообитаний видов, воспитывающих ее птенцов. Иллюстрацией, подчеркивающей значение видовых особенностей биологии размножения, может служить ситуация с камышевками. Почти все эти виды гнездятся в зарослях надводной растительности и имеют высокую численность, но в каждом конкретном месте только один вид является главным хозяином кукушки. Другие экологические расы кукушки имеют значительно меньшую численность. Так, в Англии, Франции, Швейцарии, Бельгии, Германии, Австрии, Чехии, Словакии, Венгрии, Румынии и Болгарии гнездятся 5—6 видов камышевок. Но от Англии до С.ев. Чехии основным видом-воспитателем является тростниковая камышевка, а другие виды — локальными. На этой территории именно тростниковая камышевка обладает наиболее высокой численностью и концентрируется в период размножения в определенных местах. Ее период размножения наиболее сильно растянут по времени (до 14-ти недель). Другие виды камышевок либо приурочены к травянистой растительности на относительно сухих участках, где гнезда хорошо укрыты, но сроки размножения ограничены (7 недель, болотная камышевка), либо имеют относительно невысокую численность (дроздовидная, вертлявая, барсучок) (Glutz von Blotzheim, 1964; Blaise, 1965; Gehringer, 1979; Benecke H-G., 1982; Gärtner, 1982; Brooke, Davies, 1987; Schulze-Hagen, 1992; Schulze-Hagen et al., 1996; Moksnes et al., 1993; Moksnes, Røskaft, 1995; Øien et al., 1998). В некоторых районах Словакии, Венгрии, Румынии и Болгарии доминирующим видом-воспитателем является дроздовидная камышевка, так как в этих районах ее численность выше, чем других видов камышевок (Molnar, 1944, цит. по L. Brooker, M. Brooker, 1990; Makatsch, 1955, 1971; Papadopol, 1973; Hudec, 1975; Нанкинов, 1982; Balát et al., 1983; Petrescu, Beres, 1997).

Таким образом, западная (европейская) часть ареала кукушки характеризуется выраженным доминированием небольшого числа основных видов-воспитателей. То есть 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, составляет около трехсот, 27-ми семейств воробьинообразных, но основных воспитателей, у которых зарегистрировано 90 % случаев паразитизма кукушки, около 50-ти. Они относятся к 10-ти семействам, суммарное количество зарегистрированных случаев паразитизма у которых составляет 99 %: *Sylviidae* — славковые (64 вида, 43,2 % всех находок), *Motacillidae* — трясогузковые (21 вид, 18,2 %), *Turdidae* — дроздовые (55 видов, 15,9 %), *Prunellidae* — завирушковые (6 видов, 6,8 %), *Laniidae* — сорокопудовые (8 видов, 4,7 %), *Fringillidae* — вьюрковые (19 видов, 2,9 %), *Troglodytidae* — крапивниковые (1 вид, 2,5 %), *Emberizidae* — овсянковые (19 видов, 2,4 %), *Muscicapidae* — мухоловковые (19 видов, 1,9 %) и *Timaliidae* — тимелиевые (35 видов, 1,3 %).

Основные виды-воспитатели обладают комплексом общих свойств, определяющих их статус как хозяев кукушки. 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.

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

На каждой территории самка кукушки подкладывает яйца не только в гнезда основного вида-воспитателя, но и в среднем 5,2 случайным видам. Такое поведение самок обыкновенной кукушки способствует расширению связей с видами-воспитателями и обеспечивает определенную страховку на будущее.

Потенциальными, но неудобными видами-хозяевами кукушки являются типичные дуплогнездники (синицы, поползни, некоторые мухоловки и другие), норники (каменки, береговушка). Причем эти виды обладают почти всеми другими «необходимыми» свойствами, но их гнезда, как правило, недоступны. Также и виды, выкармливающие птенцов преимущественно семенами и плодами растений (чечевицы, зеленушка, коноплянка и другие), рано (или очень поздно) гнездящиеся или же имеющие короткий период размножения (жаворонки, скворец, некоторые дрозды, иволга и другие). У большинства таких видов зарегистрированы единичные факты подкладок яиц и воспитания птенцов кукушки.

3.7.2. О постоянстве основных видов-воспитателей.

Для оценки степени постоянства видов-воспитателей в настоящее время мы можем использовать только материалы коллекций и опубликованных работ, сохранившиеся за последние 200—250 лет. Это, безусловно, ничтожно мало в сравнении с эволюционным временем, но более древние описания, к сожалению, отсутствуют. Правда, имеются указания на наблюдения Аристотеля, сделанные приблизительно 2300 лет назад, но соответствия названий видов, современных и указанных автором, вызывают некоторые сомнения. В известном трактате «*Historia Animalium*» Аристотель в качестве воспитателей птенцов кукушки отмечает жаворонка (вид неизвестен), зеленушку (*Chloris chloris*) и, вероятно, один из видов пересмешек (*hypolais*) (D'Arcy Thompson, 1895; цит. по M. Brooke, N. Davis, 1987). В настоящее время и жаворонки, и зеленушки, и пересмешки отмечены как хозяева кукушки, но их доля среди других видов незначительна. Однако в силу указанных причин сделать какие-либо выводы не представляется возможным.

Для Англии Ж. Уайт (White, 1770; цит. по M. Brooke, N. Davies, 1987) в качестве основных воспитателей птенцов кукушки указывает завирушку, конька (*Anthus sp.*), серую славку, зарянку и белую трясогузку. За исключением серой славки (0,8 % от всех случаев паразитизма в Англии), все остальные виды и в настоящее время являются главными хозяевами кукушки (4,1—38,2 %). В то же время Г. Уайт не указывает

тростниковую камышевку, на которую в настоящее время приходится 25,2 % всех находок яиц и птенцов кукушки в стране. За последние два столетия численность этого вида в Англии увеличилась и, возможно, поэтому он стал доминирующим воспитателем (Brooke, Davies, 1987).

Судя по коллекционным материалам, хранящимся в Зоологическом институте РАН, на территории Ленинградской области связь кукушки и зорянки прослеживается на протяжении столетия (Мальчевский, 1987). Данные о поддержании постоянных связей кукушки с основными воспитателями в течение 30—70 лет довольно много. Рассмотрим некоторые из них.

В 1951—1953 гг. на территории Савальского лесничества Воронежской области А. С. Мальчевским, а затем в 1954—1955 гг. Н. П. Кадочниковым было обнаружено 619 гнезд потенциальных хозяев кукушки 27-ми видов* (Мальчевский, 1954; Кадочников, 1956). Яйца и птенцы кукушки обнаружены у трех видов, но 93,3 % всех случаев паразитизма приходилось на обыкновенную горихвостку. Из 64-х гнезд горихвостки в 28-ми (43,8 %) обнаружены яйца или птенец кукушки. По одной находке отмечено у серой мухоловки и садовой славки (случайные виды). В 1977, а затем в 1993 году мы специально посетили это лесничество. В первом случае было обнаружено 37 гнезд 15-ти видов (из списка А. С. Мальчевского), во втором — 22 гнезда 13-ти видов. Кукушка найдена только у горихвостки (2 случая). В 1977 году отмечен кукушонок-слеток, которого кормили горихвостки, а в 1993 году обнаружено гнездо горихвостки с яйцом кукушки голубого цвета. То есть связь кукушки с горихвосткой сохранилась, несмотря на снижение численности последней, что объясняется отсутствием специальных мероприятий по привлечению этого вида, которые проводили А. С. Мальчевский и Н. П. Кадочников.

По наблюдениям Н. П. Кныша, основными хозяевами кукушки в Сумской области являются обыкновенный жулан и болотная камышевка. Однако, если паразитизм кукушки в гнездах жулана регистрировался регулярно на протяжении почти сорока лет наблюдений, роль болотной камышевки существенно возросла в 90-е годы, причем, как указывает Н. П. Кныш, после заметного увеличения ее численности (Кныш, 1999, 2000).

В Англии динамика паразитизма кукушки прослежена на протяжении 50-ти лет (Lack, 1963; Glue, Morgan, 1972; Glue, Murray, 1972; цит. по М. Brooke, N. Davis, 1987). Сведения собраны не во время специальных наблюдений за кукушкой, а с помощью сети орнитологов-любителей. На графиках, построенных по материалам указанных публикаций, хорошо видно, что за 50 лет у лесной завирушки и белой трясогузки доля паразитированных гнезд снизилась, а у тростниковой камышевки сильно возросла. Это, в свою очередь, изменило соотношение находок у пяти основных воспитателей (рис. 23), хотя суммарное количество находок у этих видов всегда превышало 80 % от всех случаев паразитизма в течение всего наблюдаемого периода.

Находки яиц и птенцов кукушки известны из района Окского заповедника с начала 50-х годов (Птушенко, 1958). До 1958 года случаи пара-

* В отличие от оригинальной статьи (Мальчевский, 1954) нами исключены из списка типичные дуплогнездники (большая синица, лазоревка, мухоловка-белошейка и обыкновенный скворец).

зитизма кукушки отмечены у восьми видов, но уже тогда у белой трясогузки их отмечено больше (62,5 %), чем у других (табл. 11). Поскольку в работе Е. С. Птушенко был приведен только список видов, в гнездах которых находили кукушку (без количественных данных), в табл. 11 эти виды отмечены знаком «+». В последующее десятилетие при сходном числе обследованных гнезд (928 и 972 соответственно) доминирование белой трясогузки проявлялось уже более отчетливо (89,7% всех находок). В 1970—1983 гг. в связи с проведением специальных исследований количество выявленных случаев паразитизма в гнездах белой трясогузки

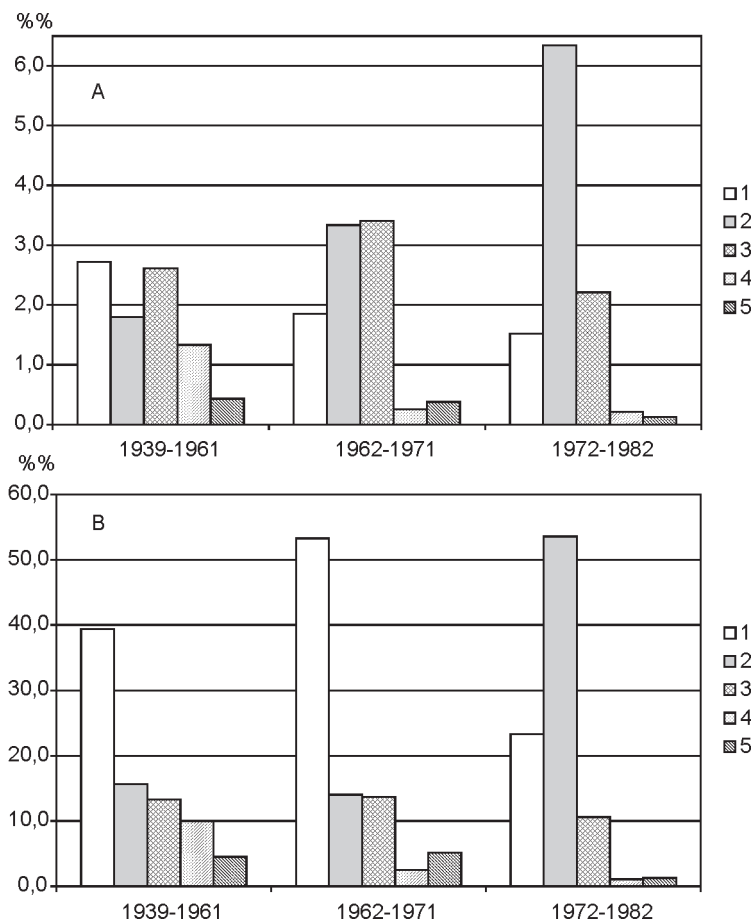


Рис. 23. Доля паразитированных гнезд (А) и соотношение случаев паразитизма (В) обыкновенной кукушки у пяти основных видов-воспитателей в Англии. 1 — лесная завирушка, 2 — тростниковая камышевка, 3 — луговой конек, 4 — белая трясогузка, 5 — зарянка. По данным из работ: Lack, 1963; Glue, Morgan, 1972; Glue, Murray, 1972; цит. по М. Brooke, N. Davis, 1987. Percentage of parasitized nests (А) and ratio of cases (В) of parasitism of Common Cuckoo in five main host-species in England. 1 — Dunnock, 2 — European Red Warbler, 3 — Meadow Pipit, 4 — Pied Wagtail, 5 — Robin. Data from: Lack, 1963; Glue, Morgan, 1972; Glue, Murray, 1972; цит. по М. Brooke, N. Davis, 1987.

еще более возросло, что увеличило ее долю среди других видов до 97,4 %. Общее количество обследованных гнезд других 36-ти видов в этот период было также значительным (1053). В 1984—1999 гг., по наблюдениям Ю. В. Котюкова (2002), кроме белой трясогузки (по-прежнему — 84,4 % от всех находок), яйца и птенцы кукушки найдены еще у четырех видов (общее число обследованных гнезд указано в работе только для 5-ти видов). Из них, видимо, только зарянку можно считать регулярным видом-воспитателем. Все остальные — случайные виды. То есть в районе Окского заповедника, по крайней мере на протяжении последних 50-ти лет, белая трясогузка — основной вид-воспитатель птенцов кукушки.

В Германии значение садовой славки, белой трясогузки, болотной камышевки, обыкновенного жулана как основных воспитателей птенцов кукушки в определенных районах подтверждено наблюдениями в течение 50—80-ти лет (Makatsch, 1955, 1971; Huckler, 1968; Becker, Dankhoff, 1973; Warnke, Wittenberg, 1976; Benecke, 1982; Melde, 1982; Schulze-Hagen, 1983; Erlinger, 1984; Ölschlegel, 1984; Garling 1985; Kummer, 1988).

Подобные примеры можно привести практически по всем территориям, где многие годы проводили наблюдения за кукушкой. Более того, нам кажется, что связи кукушки с основными видами-воспитателями, сложившиеся в течение эволюционно длительного времени, сохраняются постоянно, пока вид-хозяин присутствует и размножается в данном месте. Многочисленные примеры изменения роли того или иного вида во времени, отмеченные исследователями по всему ареалу кукушки (от Англии до Японии), говорят об изменении частоты паразитизма в гнездах этого вида, снижении его доли в сравнении с другими видами. Возможно, также об уменьшении численности данной экологической расы кукушки, но не о разрушении структуры связей и изменении самого статуса данного вида-воспитателя. Причем подобные изменения происходят, как правило, по причинам, не зависящим от кукушки. Чаще всего они обусловлены разрушением или деградацией типичных местообитаний вида-хозяина, которые вызывают, в свою очередь, резкое снижение его гнездовой численности. Самки кукушки, не обнаружив достаточного количества гнезд основного вида-воспитателя, будут подкладывать яйца случайным видам, гнездящимся на данной территории. Другие самки кукушки могут покинуть территорию в поисках мест концентрации гнезд этого вида в типичных местообитаниях. Учитывая то, что 50—60 глобально основных воспитателей кукушки относятся к 27-ми самым широко распространенным и многочисленным семействам воробьинообразных, ожидать каких-либо существенных изменений их численности по всему ареалу просто невероятно (глобальные катастрофы мы, естественно, не рассматриваем). И поэтому возможность полного разрушения связей кукушки с одним из глобально основных видов-воспитателей сопоставима с вероятностью практически абсолютного исчезновения этого вида вообще.

Несколько иначе следует рассматривать связи кукушки с локальными и случайными видами-воспитателями.

Находки яиц и птенцов кукушки в гнездах различных
Findings of eggs and nestlings of the Common

Виды Host-species	до 1958		1959-1969		1970-1983	
	Всего Total nests	с кукушкой Cuckoldry nest	Всего Total nests	с кукушкой Cuckoldry nest	Всего Total nests	с кукушкой Cuckoldry nest
<i>Hirundo rustica</i>	108		29		33	
<i>Lullula arborea</i>	7		8		1	
<i>Alauda arvensis</i>	8		5		33	
<i>Anthus trivialis</i>	77	1	52		38	
<i>Anthus pratensis</i>	0		5		5	
<i>Motacilla flava</i>	86	1	181		37	
<i>Motacilla citreola</i>	0		4		0	
<i>Motacilla alba</i>	17	5	61	26	472	113
<i>Lanius collurio</i>	17		54		19	
<i>Acrocephalus schoenobaenus</i>	4	+	5		1	
<i>Acrocephalus palustris</i>	3	+	5		0	
<i>Acrocephalus arundinaceus</i>	1		5		3	
<i>Sylvia nisoria</i>	1		7		3	
<i>Sylvia atricapilla</i>	9		11		9	
<i>Sylvia borin</i>	16		33		43	1
<i>Sylvia communis</i>	25	+	8		7	
<i>Phylloscopus trochilus</i>	24		7		17	
<i>Phylloscopus collybita</i>	1		3		7	1
<i>Phylloscopus sibilatrix</i>	7		1		0	
<i>Muscicapa striata</i>	123		32		42	
<i>Saxicola rubetra</i>	20	1	18	1	11	
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	6		6		13	
<i>Erithacus rubecula</i>	0		4		6	
<i>Luscinia luscinia</i>	22		18		7	
<i>Cyanosylvia svecica</i>	4		2		4	
<i>Turdus pilaris</i>	62		42	2	54	
<i>Turdus merula</i>	19		23		24	
<i>Turdus iliacus</i>	30		49		31	1
<i>Turdus philomelos</i>	13		33		18	
<i>Turdus viscivorus</i>	21		23		12	
<i>Fringilla coelebs</i>	49		25		17	
<i>Chloris chloris</i>	10		1		2	
<i>Carduelis carduelis</i>	8		3		1	
<i>Acanthis cannabina</i>	0		1		16	
<i>Carpodacus erythrinus</i>	36		59		23	
<i>Coccothraustes coccothraustes</i>	0		6		2	
<i>Emberiza citrinella</i>	6		18		2	
<i>Emberiza hortulana</i>	65	+	74		3	
<i>Emberiza schoeniclus</i>	23		51		37	
Всего Total	928	8	972	29	1053	116

* Использованы данные картотеки заповедника, до 1971 г. — наблюдения С. Г. Приклонского, Ф. Иванова, И. Соколовой; 1984—1999 гг. — по Ю. В. Котюкову (2002).

Таблица 11

видов птиц в районе Окского заповедника (1950—1999 гг.*).
Cuckoo in the Oksky Nature Reserve (1950—1999)

1984-1999		За все годы Total year			
Всего Total nests	с кукушкой Cuckoldry nest	Всего Total nests	с кукушкой Cuckoldry nest	в %% от всех случаев паразитизма %% from all recording cases	в %% от кол-ва гнезд хозяина %% parasitized nests
-		170			
-		16			
-		46			
-		167	1	0,51	0,6
-		10			
-		304	2	0,51	0,7
-		4			
360	38	910	182	91,92	20,0
-		90			
-		10	+		
-		8	+		
-		9			
-		11			
-		29			
42	1	134	2	1,01	1,5
-		40	+		
33	1	81	1	0,51	1,2
-		11	1	0,51	9,1
-		8			
-		197			
-		49	2	1,01	4,1
-		25			
38	4	48	4	2,02	8,3
-		47			
-		10			
-		158	2	1,01	1,3
-		66			
49	1	159	2	1,01	1,3
-		64			
-		56			
-		91			
-		13			
-		12			
-		17			
-		118			
-		8			
-		26			
-		142	+		
-		111			
522	45	3475	198	100,0	

3.7.3. Случайные и локальные виды-воспитатели.

Для благополучного существования и поддержания численности кукушки как вида достаточно только связей с основными видами-воспитателями. Как показывают предварительные опосредованные расчеты, 45—50 основных видов хозяев выкармливают более 90 % ежегодного потомства кукушки по ареалу. Тем не менее, список видов, у которых находили яйца или птенцов кукушки, содержит около 300 видов. Большинство из них являются видами, гнездящимися в тех же местообитаниях, что и основные воспитатели. В определенной степени выбор кукушкой такого вида случаен, отсюда и название этой группы потенциальных хозяев — «случайные воспитатели». В то же время регулярная фиксация фактов подкладки яиц кукушкой таким видам — общее правило для любой точки ареала кукушки. Распределение случаев паразитизма у различных видов для локальных участков и крупных географических регионов наглядно иллюстрирует эту особенность. Правая часть кривых на графиках — это и есть находки яиц или птенцов кукушки у случайных видов (рис. 19, рис. 20). Единичность (случайность) этих фактов не означает их малую значимость. Подкладывание яиц в гнезда не только основного воспитателя, но и другим видам имеет определенный биологический смысл для кукушки как облигатного гнездового паразита. По выражению А. С. Мальчевского (1987), главная роль случайных воспитателей для кукушки состоит в том, что они формируют благоприятную «среду» для ее паразитирования.

Рассмотрим некоторые наблюдения, в которых описаны подкладки яиц случайным видам и причины, их вызывающие. По данным И. В. Прокофьевой (1991), в Лужском районе Ленинградской области 72,2 % случаев паразитизма кукушки отмечено в гнездах зарянки. Две находки у лесной завирушки и по одной у лугового чекана, теньковки и садовой славки. Откладка яиц в гнезда случайных воспитателей происходила в годы с низкой численностью зарянок (например, в 1985 г.). В Испании основным видом-воспитателем является тугайный соловей, но когда его гнезда были недоступны, самка кукушки подложила яйцо в гнездо коноплянки (Alvarez, 1994). Из 61 яйца, отложенного самками кукушки в течение 4-х сезонов, в гнезда основного воспитателя (лугового конька) подложено 58 (95,1 %). Три яйца были подложены кукушкой в гнезда случайных видов в конце периода размножения, когда гнезд конька со свежими кладками не было (Chance, 1922). К. Гэртнер зарегистрировал откладку яиц самкой кукушки, паразитирующей на гнездах болотной камышевки, в гнезда лесной завирушки, славки-черноголовки и обыкновенного сверчка (Gärtner, 1987). Факты подкладки яиц случайным видам или пустые (брошенные) гнезда основного воспитателя, зарегистрированные в Украине, происходили либо в начале, либо в конце сезона размножения, то есть опять-таки в пору определенного дефицита пригодных гнезд (Кныш, 2000). Почти все находки яиц кукушки в гнездах случайных видов в районе Окского заповедника (табл. 11) относятся к концу июня — началу июля, когда гнезда белой трясогузки уже содержат сильно насиженные кладки.

Дефицит доступных гнезд основного вида-воспитателя, видимо, не является единственной причиной подкладки яиц кукушкой другим ви-

дам. Мы склонны рассматривать такое поведение кукушки как определенную стратегию размножения. В соответствующем разделе было показано, что количество откладываемых яиц самкой кукушки в гнезда основного вида-воспитателя за сезон составляет обычно 5—8 яиц. В то же время по расчетам их число составляет 9—12. И вполне возможно, что разница (4 яйца) и есть тот резерв, реализуемый в случаях благоприятной ситуации, — подкладкой всех яиц основному виду, в случае неблагоприятной — другим (случайным) видам.

Таким образом, ежегодно в различных местах регистрируются случаи подкладок яиц кукушкой не только основному воспитателю, но и другим видам. Кукушке для успеха ее размножения выгодно иметь связи с большим количеством видов. Многие из них являются для нее пока лишь потенциальными хозяевами. Успешность выкармливания кукушат такими видами существенно ниже, чем основными воспитателями. По данным Е. Бэкера (Baker, 1942, цит. по Н. Southern, 1958), из 1642 яиц кукушки, отложенных в гнезде обычных воспитателей, было уничтожено 8 %, а из 298 яиц кукушки, попавших в гнезда случайных видов, — 24 %. Из 20 яиц, отложенных самками кукушки (экологической расы тростниковой камышевки) в гнезда коноплянки, не вылетело ни одного птенца кукушки (Brooke, Davies, 1987). Наблюдений за судьбой яиц кукушки в гнездах случайных воспитателей мало. По объединенным данным, успешность вылета кукушат от числа отложенных яиц составляет 11 % (n=36). Несмотря на столь низкий уровень успешности подкладок яиц случайным видам, все же один из десяти может завершиться благополучным выкармливанием кукушонка. И в этом случае может возникнуть контакт с новым видом. С течением времени и при определенных обстоятельствах случайный вид-воспитатель может стать основным хозяином кукушки в данном районе. Примером такого изменения статуса вида может быть уже упоминавшаяся ситуация с голубой сорокой в Японии. В конце 60-х годов случаи подкладок яиц кукушкой сороке были единичными. Однако уже через 10 лет уровень паразитизма в различных местах вырос от 0 до 30 % и в некоторых даже до 80% (Takasu et al., 1993). Из случайного голубая сорока стала локальным основным воспитателем. Вероятно, таким же путем образовались и укрепились связи кукушки с другими локальными видами-воспитателями. А многие из нынешних случайных хозяев, в принципе, могут быть более постоянными воспитателями кукушки. И то, что они не являются таковыми в настоящее время, не значит, что это невозможно в будущем. Нельзя отрицать и существование в природе обратного процесса, когда по причине случайной гибели самки кукушки или причинам, связанным с изменением условий размножения вида-хозяина, связь кукушки с локальным воспитателем может прерываться. Как было показано ранее, в среднем на каждого основного воспитателя приходится 5,2 случайных независимо от размера территории. Такой постоянный резерв гнездового паразита обуславливает существование дополнительных «страховочных» возможностей, которые могут быть использованы кукушкой в процессе эволюции паразитизма.

3.7.4. Доля паразитированных гнезд основных видов-воспитателей.

Так же как и значение того или иного вида-хозяина (как воспитателя птенцов кукушки среди других видов), доля паразитированных гнезд сильно зависит от размеров рассматриваемой территории. Говоря о доле или степени паразитизма, мы подразумеваем выраженное в процентах количество кладок какого-либо вида птиц с яйцами кукушки по отношению к общему числу жилых гнезд. В табл. 12 представлены некоторые данные о частоте паразитизма кукушки на различных видах-воспитателях и размерах обследованных территорий. На локальных участках размножения отдельных самок кукушки степень паразитирования гнезд может достигать 85—92 %. Для территорий крупных регионов – единицы или доли процентов. Средние значения доли паразитированных гнезд основных видов-воспитателей для территорий различного размера показаны на рис. 24.

Как видим, характер распределения средних показателей степени паразитизма точно такой же, как и распределение случаев паразитизма у различных видов. То есть доминирование одного вида как воспитателя птенцов кукушки в каждом конкретном биотопе определяет и наибольшую степень паразитирования его гнезд. На индивидуальном участке самки степень паразитизма определяется количеством доступных гнезд вида-воспитателя и плодовитостью самки кукушки. Как правило, чем выше численность вида-воспитателя, тем выше доля паразитированных кукушкой гнезд. На небольших участках такая связь проявляется не все-

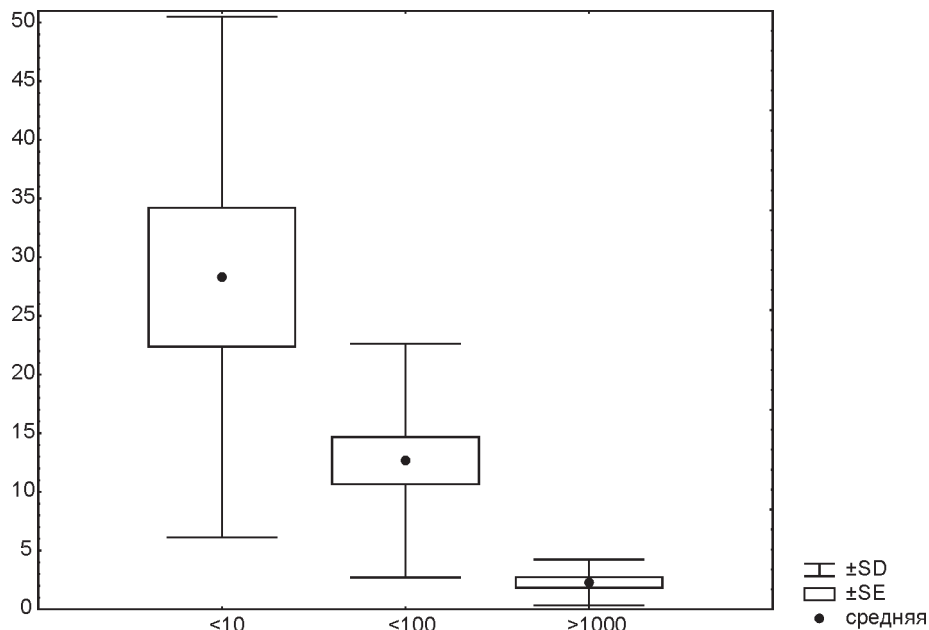


Рис. 24. Средняя доля паразитированных гнезд основных видов-воспитателей в зависимости от площади обследуемой территории. Mean ratio of parasitized nests of main hosts depends on area of investigated territory. Mean ratio of parasitized nests of main hosts depends on area of investigated territory.

гда. Так, по наблюдениям Г. Шермана (Schiermann, 1926; цит. по Н. Southern, 1954), численность гнездящихся тростниковых камышевок по годам уменьшалась, а доля паразитированных кукушкой гнезд возрастала: 14 гнезд камышевки (29 % — с кукушкой), 15 (40 %), 12 (50 %), 11 (73 %), 9 (67 %) и 8 гнезд (88 % — с кукушкой). Очевидно, в данном случае наблюдения ежегодно проводили на индивидуальном участке самки кукушки, которая откладывала (судя по процентам) 4—8 яиц за сезон.

Наши наблюдения за взаимоотношениями кукушки и белой трясогузки в районе Окского заповедника указывают на наличие четкой взаимосвязи численности этих двух видов. Белая трясогузка встречается в районе заповедника повсеместно, за исключением глухих участков леса. Гнезда обычно приурочены к поселениям человека и обрывистым берегам реки Пры (более 70 %). Ежегодные обследования в 1970—1982 гг. отрезка реки в границах заповедника (~56 км) показали, что в среднем одно гнездо трясогузки встречается на 2,2 км реки. Однако специфические требования вида к месту для устройства гнезда обуславливают наличие трясогузок в одних и отсутствие в других районах реки. Наиболее типичными местами гнездования трясогузок здесь являются песчаные обрывы, пронизанные корнями деревьев, растущих по берегам. Так, на отдельных участках реки расстояние между соседними парами составляет 100—900 м, тогда как на других — 4—6 км. Для анализа рассматриваемый отрезок реки был разделен на 5 участков, различающихся количеством подходящих мест для гнездования.

Суммарные данные о количестве гнезд белой трясогузки на участках реки Пры и случаях паразитизма кукушки представлены в табл. 13.

Как видим (табл. 13), значительная степень паразитизма отмечена только на участках с высокой плотностью гнезд трясогузки (участки 2 и 4). Концентрация гнезд белой трясогузки определяется не только емкостью стадий и рассматривается нами неоднозначно. Решающее значение для кукушки, как уже указывалось, имеет сильно растянутый период размножения белой трясогузки (см. раздел «Сроки размножения»). Это связано с одновременностью начала размножения отдельных пар, на что влияет постепенное появление и обсыхание берегов реки после весеннего половодья, а также, видимо, и возраст размножающихся птиц. С другой стороны, гибель гнезд на различных стадиях, которая колеблется от 19,2 до 45,2 % (в среднем 36,9 %), вынуждает трясогузок размножаться повторно. Эти гнезда, как правило, находятся поблизости от погибших, на реке, в одних и тех же обрывах. То есть на определенных участках создается концентрация вида-воспитателя и по числу гнездящихся пар и по количеству гнезд с начатыми кладками. Именно в этих местах и отмечается паразитизм кукушки.

Естественная популяционная динамика ежегодно гнездящихся на реке трясогузок либо усиливает, либо сглаживает эффект концентрации гнезд. В годы высокой численности трясогузок увеличивается и число размножающихся самок кукушки и, соответственно, общая интенсивность паразитизма. Распределение самок кукушки в такие годы значительно шире и охватывает почти все участки реки. Именно в годы самой высокой численности видов-воспитателей отмечено наибольшее число случаев об-

Таблица 12

Частота паразитирования обыкновенной кукушки в гнездах различных видов.
Frequency of parasitized nests of the main host-species

Вид-воспитатель Host-species	Размер территории наблюдений Size of area			Место наблюдений Places of study	Автор, год Reference, year
	<10 км ²	<100 км ²	>1000 км ²		
<i>Acrocephalus scirpaceus</i>		19,4	1,8	Англия	Lack, 1963
			3,34	Англия	Glue, Morgan, 1972
			6,3-7,3	Англия	Glue, Murray, 1984*
		3,3-38,1		Южная Англия	Wille, 1975
		9,1-22,5		Англия	Brooke, Davies, 1988
			3,6	Австрия	Erlinger, 1984
		2,6-12,0	5,9	Чешская республика	Hudec, 1975
		23,4		Чешская республика	Moksnes et al., 1993
			16,1	Чешская республика	Oien et al., 1998
<i>Acrocephalus arundinaceus</i>				Франция	Blaise, 1965
				Франция	Gehring, 1979
	48,0-59,2			Венгрия	Molnar, 1944, цит. по Brooker, Brooker, 1990
<i>Acrocephalus palustris</i>	8,7-23,1	18,6		Чешская республика	Hudec, 1975
	43,4			Чешская республика	Kleven et al., 1999
<i>Anthus novaeseelandiae</i>	17,1			Германия	Gartner, 1982
	2,4			Германия	Schulze-Hagen, 1983
<i>A. trivialis</i>		3,3-35,0		Украина, Сумская обл.	Кныш, 2000
		23,1		Россия, Забайкалье	Доржиев, Хабаева, 1978
<i>A. spinoletta</i>		9,5-14,8		Средняя Сибирь	Мельников, 1991; Ларионов, 1992
			1,0	Англия	Glue, Morgan, 1972
<i>A. pratensis</i>			2,9	Англия	Lack, 1963
			3,6	Англия	Glue, Morgan, 1972
		9,1	2,6	Англия	Lack, 1963
			3,4	Англия	Glue, Morgan, 1972
		12,1		Англия	Rose, 1982
<i>Lanius collurio</i>			2,2	Англия	Glue, Murray, 1984*
		5,1-25,0		Норвегия	Moksnes, Roskaft, 1987, 1993
<i>Cercotrichas galactotes</i>				Украина, Сумская обл.	Кныш, 2000
	27,4			Испания	Alvarez, 1994
<i>Prunella modularis</i>	19,0			Испания	Palomino, Martin-Vivaldi, 1994
		1,5-18,4	2,7	Англия	Lack, 1963
			1,8	Англия	Glue, Morgan, 1972
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>			1,5	Англия	Glue, Murray, 1984*
	43,8			Россия, Воронежская обл.	Мальчевский, 1954
<i>Motacilla alba</i>		2,7-8,8	1,3	Англия	Lack, 1963
			0,7	Англия	Glue, Morgan, 1972
			0,2	Англия	Glue, Murray, 1984*
	44,0-78,3	27,8		Россия, Рязанская обл.	Нумеров, 1978а,с; 1982
		1,2-25,0		Украина, Сумская обл.	Кныш, 2000
<i>Luscinia svecica</i>		16,0		Средн. течение р. Урал	Левин, Губин, 1982
	17,2			Франция	Blaise, 1965
<i>Erithacus rubecula</i>		0,6-0,7	0,43	Англия	Lack, 1963
			0,38	Англия	Glue, Morgan, 1972
			0,13	Англия	Glue, Murray, 1984*
	16,4-19,4			Сев.-зап. России	Носков и др., 1981; Мальчевский, 1987; Прокофьева, 1991.

* Данные из работы Glue D., Murray E., 1984, цит. по Brooke, Davies, 1987.

Таблица 13

Распределение гнезд белой трясогузки по участкам реки Пры и находок в них яиц и птенцов кукушки в 1970—1983 гг.
Location of nests of Pied Wagtail on the parts of Pra River (Oksky Nature Reserve) and recorded cuckoo parasitism in 1970—1983

Показатели	Участки реки River's parts				
	1	2	3	4	5
Протяженность по руслу (в км) Extension along river-bad (km)	9,0	11,9	10,6	6,3	18,3
Число жилых гнезд трясогузки на участке в 1970—1983 гг. Number of nests of Pied Wagtail at the place in 1970—1983	24	131	37	116	30
Плотность гнезд на 1 км реки (в среднем, ежегодно) Density of nests upon 1 km (mean, yearly)	0,19	0,79	0,25	1,32	0,12
Количество находок яиц и птенцов кукушки Number of recorded data of cuckoo netling	1	30	3	51	1
Доля паразитированных гнезд. Ratio of parasitized nests	4,2	22,9	8,1	44,0	3,3

наружения гнезд не только с одним, но и с двумя и тремя яйцами кукушки (наши наблюдения, Davies, Brooke, 1988; Кныш, 2000).

В годы низкой численности трясогузок паразитизм кукушки отмечен только в узлокальных местах, где сохраняется относительно высокая плотность гнездования трясогузок. Кривые динамики числа гнезд белой трясогузки по годам и интенсивности паразитизма имеют высокую степень корреляции ($r=0,61$, $p<0,05$, рис. 25). Наибольшее количество раз-

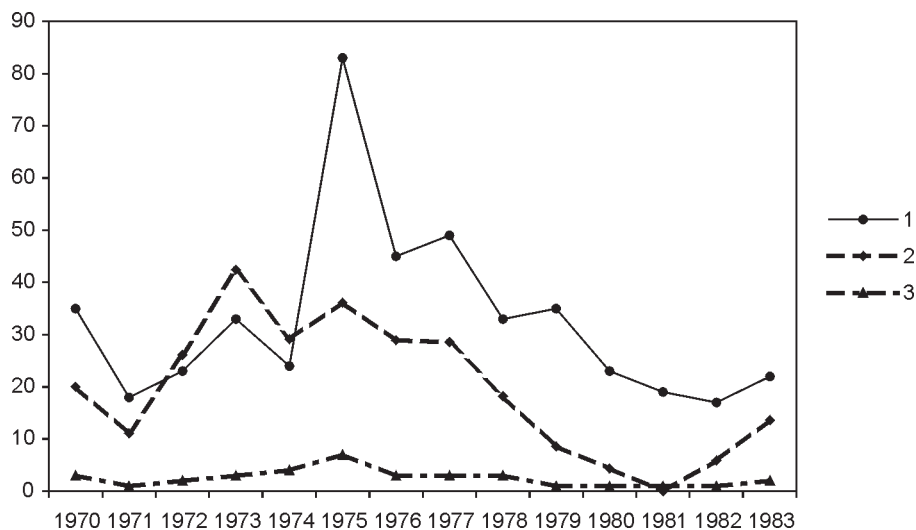


Рис. 25. Число гнезд белой трясогузки (1), частота паразитирования гнезд (2, в %) и количество размножающихся самок обыкновенной кукушки (3) в 1970—1983 гг. (Окский заповедник). Number of nests of Pied Wagtail (1), frequency of parasitized nests (2, %) and number Common Cuckoo females (3) on the parts of Pra River (Oksky Nature Reserve) in 1970—1983.

множающихся самок кукушки (семь) отмечено в 1975 году, когда наблюдался пик численности трясогузки. Случаи находок гнезд с яйцами и птенцами кукушки были отмечены по всей изучаемой территории. В этом же году была зарегистрирована и наиболее высокая плодовитость отдельных самок (11 яиц), а также интенсивность паразитизма — два случая (6,7 %) обнаружения двух яиц различных самок в одном гнезде трясогузки.

Не только по годам, но и в течение каждого конкретного сезона размножения наблюдаются закономерные изменения степени паразитизма. В первые три-четыре декады размножения трясогузки доля паразитированных гнезд, как правило, не превышает 10 % (от гнезд с начавшейся кладкой), в последующие декады составляет не менее 40 %, а иногда достигает 116,7 %.

Таким образом, в течение гнездового периода в определенных местах создается концентрация гнезд вида-воспитателя за счет высокой плотности гнездования и постепенного появления новых гнезд с кладками. Сочетание этих двух обстоятельств в значительной степени определяет выбор кукушкой именно таких участков для размножения и высокую степень паразитизма. В этом паразитизм кукушки в эволюционном смысле сходен с хищничеством.

3.7.5. Влияние кукушки на успешность размножения и численность видов-воспитателей.

Оценка влияния какого-либо фактора на успешность размножения того или иного вида в конкретной (как правило, очень маленькой по площади) точке ареала — вполне решаемая задача. Особенно, если это популяционно-демографические исследования, когда устанавливаются все основные показатели воспроизводства и убыли популяции на основании индивидуального мечения и многолетних наблюдений (соизмеримых с продолжительностью жизни особей данного вида). Рассматривая успешность размножения того или иного вида, обычно вычисляют процент благополучно вылетевших птенцов от количества отложенных яиц или процент благополучных гнезд, включая в количество погибших яиц (птенцов) паразитизм и разорение гнезд кукушкой. В случаях когда оценки производятся для нескольких видов, гибель яиц или птенцов составляет единицы процентов (Гаврилов, Родионов, 1965; Алекнавичюс, 1966), при специальных наблюдениях за взаимоотношениями кукушки с одним видом-воспитателем — значительно больше (табл. 13). Влияние паразитизма мы рассматриваем и как гибель яиц (птенцов) хозяина, выброшенных кукушонком, и разорение гнезд кукушкой. По наблюдениям многих исследователей, из-за разорения кладок кукушкой может погибать значительное число яиц (Gehring, 1979; Gärtner, 1981, 1982b; Кныш, 2000, и другие) (см. 3.3.2). 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 значе-

ние имеет размер рассматриваемой территории. Средние уровни паразитирования кукушки на гнездах основных воспитателей для территорий различного размера, по данным табл. 12, 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 — $2,3 \pm 0,45$ %. 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 интерполировать на вид в целом.

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 в 3,6 % гибель от него потомства камышевки составляла 8,6 %. Среди шести других причин наиболее существенной была гибель от хищников — 66,8 % (Erlinger, 1986). При средней интенсивности паразитизма кукушки (22,68 %) в гнездах болотной камышевки в Сумской области доля гибели ее потомства от кукушки составила 25,7 %. Но еще большей была гибель от хищников — 44,6 и 29,7 % — по другим причинам (Кныш, 1999, 2000). По нашим наблюдениям, средняя частота паразитизма кукушки в гнездах белой трясогузки составляла 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.

Тем не менее, гибель от кукушки можно рассматривать как дополнительный фактор, воздействующий на популяции хозяев в местах интенсивного паразитизма (в сравнении с популяциями того же вида, не подверженных паразитизму). По крайней мере, постоянная «дополнительная» смертность части потомства должна бы приводить к снижению численности паразитируемой популяции. Однако многочисленные наблюдения за динамикой популяций различных видов не показывают такой тенденции. Да и сами факты паразитирования кукушки на одном виде, в одном месте, в течение десятков (сотен) лет свидетельствуют о наличии механизмов, способствующих поддержанию таких длительных связей. Особый интерес представляет именно популяционный уровень, так как самые высокие показатели интенсивности паразитизма и, соответственно, возможного воздействия наблюдаются при взаимодействии кукушки с конкретными видами в локальных районах размножения.

Попытаемся рассмотреть эти механизмы на примере взаимоотношений кукушки с белой трясогузкой. Для этого обозначим некоторые важные моменты биологии размножения кукушки и видов птиц — ее воспитателей, изложенные в предыдущих разделах. Как было показано ранее:

- сроки размножения кукушки четко синхронизированы с временем гнездования ее основных видов-воспитателей;
- особенности размножения основного вида-воспитателя (в каждом конкретном году) в значительной степени обуславливают ход размножения кукушки;

- практически всегда начало откладки яиц кукушкой происходит на две-три декады позднее начала гнездования хозяина;
- основное воздействие паразитизма приходится на вторую половину репродуктивного цикла хозяина или вторые кладки у видов с бициклическим размножением.

То есть паразитизм 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 во взаимоотношениях кукушки с другими видами хозяин-воспитателями. Так, на сев.-зап. Франции вследствие паразитизма кукушки гибнет 58,6 % яиц вторых кладок лугового конька, первые кладки от этого практически не страдают (Constant, Eybert, 1980). У другого хозяина кукушки — тростниковой камышевки — 45 % случаев паразитизма отмечено в повторных кладках (Gehring, 1979). В гнезда серого сорокопута 80 % находок яиц кукушки отмечено во второй половине сезона размножения (Claudon, цит. по W. Makatsch, 1971). В Англии на этот же период размножения лугового конька приходится 71,2 % всех случаев паразитизма кукушки (Rose, 1982).

Еще Д. Лэком (1957) было показано, что ранние (первые) выводки птиц дают в среднем больше слетков, чем поздние (вторые). Последующими исследованиями успешности размножения сотен различных видов было получено множество как подтверждений, так и опровержений этого правила. Особенно часто данное правило не соблюдается на границах ареалов (Зимин, 1988). В рассматриваемом нами аспекте наиболее существенным является не столько успешность вылета птенцов из первых-вторых выводков, сколько последующая выживаемость слетков и восполнение ежегодной убыли популяции. 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). Кроме непосредственной выживаемости птенцов из тех или иных выводков, в формировании населения гнездящихся на следующий год птиц существенное значение имеют уровни филопатрии (для птенцов) и территориального консерватизма взрослых особей, которые, в свою очередь, определяются множеством различных факторов (Мальчевский, 1974, 1977; Соколов, 1991, и другие). На основании наших наблюдений и анализа соответствующей 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. Кроме того, поздние кладки имеют и морфологические отличия в размерах и окраске (Нумеров, 1978а; 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) в специальном исследовании белых трясогузок Куршской косы.

Таким образом, несмотря на общую высокую интенсивность паразитизма кукушки на гнездах белой трясогузки, основная нагрузка приходится на вторые и поздние кладки (малопродуктивные). 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 Восточной Германии (бывшая ГДР) 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. БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ОБЛИГАТНОГО ГНЕЗДОВОГО ПАРАЗИТИЗМА ТРУПИАЛОВ (НА ПРИМЕРЕ БУРОГОЛОВОГО КОРОВЬЕГО ТРУПИАЛА (*MOLOTHRUS ATER* (BODD.))

Среди паразитических трупиалов буроголовый коровий трупиал (*Molothrus ater*) — один из наиболее хорошо изученных видов. Литература, посвященная этому виду, насчитывает более тысячи публикаций. В настоящей главе мы анализируем результаты некоторых исследований, в основном последних десятилетий, а также обсуждаем ряд общих вопросов гнездового паразитизма трупиалов.

4.1. СООТНОШЕНИЕ ПОЛОВ, ИНДИВИДУАЛЬНЫЕ ТЕРРИТОРИИ САМЦОВ И САМОК В ПЕРИОД РАЗМНОЖЕНИЯ И ТИПЫ БРАЧНЫХ ОТНОШЕНИЙ У ТРУПИАЛОВ.

Исследования различных популяций буроголового коровьего трупиала показали, что численность самцов в них выше, чем самок. В провинции Онтарио (Канада) это соотношение было равно 1:1,5 (самки — самцы) (Darley, 1971, 1982; Ankney, Scott, 1982). В штатах Калифорния, Иллинойс и Миссури также отмечено преобладание самцов (1:1,1—1,6) (Rothstein, Verner, Stevens, 1984; Thompson, 1994). Численное преобладание самцов в популяциях установлено для многих видов птиц. Оно может быть связано с рядом причин, среди которых для буроголового трупиала доказана повышенная смертность самок. По данным отловов птиц в провинции Онтарио, установлено, что средняя ежегодная смертность самок составляла 55 %, а самцов — 38 %. При этом соотношение полов эмбрионов было равным (1:1) (Darley, 1971). В другой популяции (пров. Манитоба) смертность взрослых трупиалов была ниже, но разница сохранилась (самки — 30,4 %, самцы — 9,9 %). Преобладание самцов в этой популяции было еще более высоким (1:1,9, самки — самцы) (Woolfenden, Gibbs, Sealy, 2001). Половозрастная структура одной из популяций буроголового коровьего трупиала (пров. Онтарио) была следующей: 37 % взрослых самцов, 18 % взрослых самок, 23 % годовалых самцов и 22 % годовалых самок (Darley, 1971).

Численное преобладание самцов в популяциях многих видов птиц явление достаточно распространенное и обычное, но напрямую оно не определяет тип брачных отношений. Многочисленные исследования социальной организации в популяциях трупиалов наглядно демонстрируют это. Полевые наблюдения, индивидуальное мечение птиц, радиопрослеживание и анализ ДНК доказывают наличие типичной моногамии у части особей. Так, в популяциях буроголовых трупиалов в пров. Онтарио

и Калифорнии наблюдали, что часть самцов стремится постоянно оставаться с одной самкой. В поддержании единства (моногамии) пары большее значение принадлежит самцу, который повсюду следует за своей самкой. Обычно это доминантный самец, проявляющий склонность к моногамии. Он охраняет свою самку от посягательств других самцов (Ankney, Scott, 1982; Teather, Robertson, 1986). По другим наблюдениям, именно самки несмотря на большие возможности контактов с разными самцами (за одной самкой отмечено ухаживание до 14 самцов), предпочитали спариваться лишь с одним постоянным партнером (Yokel, Rothstein, 1991). Анализ крови взрослых птиц и птенцов методом ДНК-дактилоскопии, проведенный в популяции трупялов пров. Манитоба, показал, что все яйца, отложенные отдельными самками, были оплодотворены единственным самцом, а яйца, оплодотворенные отдельным самцом, происходили от одной самки. То есть в изучаемой популяции преобладающей генетической системой спаривания была моногамия (Alderson, Gibbs, Sealy, 1999).

В популяции трупялов в пров. Онтарио наряду с четырьмя моногамными парами отмечены два полигамных трио (самец и две самки) и в одном случае самец был одновременно связан с тремя самками. Около 40 % всех самцов в этой популяции не имели постоянных самок, хотя регулярно ухаживали за чужими самками (Teather, Robertson, 1986). Часть таких (промискуитетных) самцов трупяла при каждом удобном случае спаривалась с моногамными самками. Их успеху способствовала большая продолжительность периода фертильности самок (8—10 недель). Причем в изучаемых популяциях первородки спаривались с самками почти столь же успешно, как и взрослые самцы (Ankney, Scott, 1982; Darley, 1982). При экспериментальном изъятии 15-ти самцов из размножающейся популяции в пров. Онтарио 4 холостых самца установили связи с «овдовевшими» самками, а два самца расширили свои территориальные участки и перешли от моногамии к бигинии (Darley, 1982). Другие эксперименты по изъятию самцов и прямые наблюдения свидетельствуют, что главным признаком при выборе брачного партнера служит для самок доминантный статус самца, который она может оценить, наблюдая за его взаимодействиями с другими самцами. Статус же самца связан с возрастом, размерами и опосредованно — с его «генетическим качеством» (Yokel, Rothstein, 1991).

В некоторых популяциях трупялов (шт. Канзас, Калифорния) образования пар на длительное время вообще не отмечено (Elliot, 1980; цит. по N. Davies, 2001; Rothstein, Verner, Stevens, 1984).

Рассмотрим некоторые особенности территориальных отношений у самцов и самок трупяла, так как зачастую они напрямую взаимосвязаны с характером социальной организации особей в популяции.

Прилет трупялов на места размножения для территории Канады и севера США регистрируется в конце марта — начале апреля. Первыми появляются взрослые самцы и самки, спустя две недели — годовалые самцы и еще через несколько дней — годовалые самки. Самки сразу по прилету оседают на постоянных участках, которые охраняют на протяжении всего сезона (Darley, 1983). Часто этими участками бывают территории, которые данные особи использовали в прошедшем году. В пров.

Манитоба территориальный консерватизм взрослых птиц, оцененный по возврату окольцованных особей, составлял в 1993—1998 гг. для самцов 66,9 %, для самок — 59,5 % (Woolfenden, Gibbs, Sealy, 2001). В другой популяции (пров. Онтарио) из 12-ти размножавшихся самцов 10 (83,3 %) возвратились на свои участки на следующий год (Darley, 1982).

Территории трупялов имеют более сложную структуру, нежели у видов-хозяев. Участки размножения, кормежки и ночевки могут быть отделены друг от друга на несколько км. По одним данным, расстояние между местами ночевки и размножения составляет в среднем 3,6 км, размножения и кормежки — 1,2 км, кормежки и ночевки — 2,6 км (Thompson, 1994). По другим, участки кормежки были удалены от мест размножения на 2,1—6,7 км (Rothstein, Verner, Stevens, 1984). Участки размножения (территории с высокой плотностью гнездования хозяев) трупялы посещали обычно утром, места кормежки — днем. Размеры участков в различных местах варьируют. В Калифорнии площадь района размножения составляла 68 га, а общий размер территории, включая места кормежек, — 442 га (Rothstein, Verner, Stevens, 1984). В Канаде у семи самок с цветными кольцами и микропередатчиками площадь участков размножения варьировала от 1,3 до 15,5 га. Территории отдельных самок перекрывались, но геометрический центр участка каждой из них сохранял постоянную локализацию в течение сезона (Teather, Robertson, 1985). По другим данным, здесь же самки охраняли свои участки (от 0,9 до 13,4 га, в среднем — $4,5 \pm 0,4$ га) на протяжении всего сезона, причем взрослые и годовалые самки имели участки одинаковой площади. В отличие от самок, поведение охраны территорий у самцов не выражено (Darley, 1983). Участки самцов (в среднем — 5,45 га) обычно больше, чем у самок (3,48 га), однако в случаях моногамии территории обитания партнеров в значительной мере совпадали. Территории бигинных и тригинных самцов включали в себя соответствующие участки самок (Teather, Robertson, 1986).

Агрессивность самок максимальна в лесных биотопах (территории размножения), но существенно снижалась, когда птицы вылетали на кормежку на открытые пространства (Teather, Robertson, 1985). Сходное поведение трупялов отмечено и в шт. Нью-Йорк, где самки защищали только территорию размножения площадью 10—33 га (Dufty, 1982; цит по N. Davies, 2001).

Таким образом, изложенные выше сведения демонстрируют сложность территориального репродуктивного поведения буроголового коровьего трупяла. В различных популяциях в определенное время может наблюдаться и типичная моногамия, и полигиния, и промискуитет. Во всех изученных популяциях присутствуют особи, не имеющие постоянных участков и партнеров. Причем это половозрелые особи, которые при определенных обстоятельствах могут вступать (или нет) в размножение. По наблюдениям Дж. Дарли, различий в состоянии репродуктивной системы в разгар периода размножения у территориальных и «бродячих» самок не обнаружено (Darley, 1983). То есть соотношение форм брачного поведения может зависеть от конкретной ситуации, определяемой множеством факторов. Одной из наиболее важных определяющих характера социальной организации трупялов, видимо, является распределение в простран-

стве гнезд видов-хозяев. Например, при высокой плотности гнездования потенциальных видов-воспитателей более эффективной является одна репродуктивная стратегия поведения, при низкой — другая. То же происходит и при воздействии других факторов.

Брачное поведение и взаимоотношения полов у других видов трупиалов изучены хуже. Наиболее вероятным типом парных отношений крикливых коровьих трупиалов является моногамия. У блестящего коровьего трупиала связь между самцом и самкой в период размножения выражена слабее, чаще наблюдается промискуитет (Mason, 1987).

Возможно, разнообразие форм брачных отношений в различных популяциях трупиалов свидетельствует об отсутствии единой эволюционно выработанной стратегии спаривания и является результатом «стечения обстоятельств» в данных конкретных условиях. Определенную целесообразность такого поведения некоторые исследователи связывают с другими биологическими особенностями трупиалов как гнездовых паразитов (Ankney, Scott, 1982). С другой стороны, возможно, отсутствие единой формы поведения и есть стратегия, учитывающая разнообразие биологических особенностей многочисленных видов-воспитателей.

4.2. СРОКИ РАЗМНОЖЕНИЯ ТРУПИАЛОВ И ВИДОВ-ХОЗЯЕВ.

Период размножения паразитических трупиалов на тех или иных участках ареала варьирует в зависимости от сроков размножения видов-воспитателей. Для буроголового коровьего трупиала в Северной Америке этот период продолжается с середины апреля до начала (середины) июля, обычно 8—10 недель.

4.2.1. Синхронизация периодов размножения.

Синхронизация периодов размножения буроголового коровьего трупиала и видов птиц-воспитателей его птенцов выражена хорошо. Особенно четко это прослеживается по отношению к основным видам-воспитателям. Например, с периодом откладки яиц основного хозяина — певчей зонотрихии (*Zonotrichia melodia*) — степень синхронизации составляла 87 %, а с периодом размножения золотистого лесного певуна (*Dendroica petechia*) на той же территории — 42,5 %. У последнего сильнее выражена дискриминация яиц трупиала, что характеризует его как менее удачного вида-воспитателя (McGeen, 1971). В шт. Колорадо подкладка яиц буроголовым трупиалом в гнезда сероголового виреона (*Vireo solitarius*) в 90,6 % случаев происходила в период массовой откладки яиц хозяином (Marvil, Cruz, 1989).

Количество гнезд, в которые откладываются яйца самки трупиала, четко взаимосвязано с общим числом доступных гнезд основных видов-воспитателей в этот период. По нашим расчетам, основанным на материалах исследований Р. Хилла (1976) в Канзасе, наблюдалась достоверная положительная корреляция этих показателей ($r=0,767$, $p<0,001$) (рис. 26).

4.2.2. Сезонные особенности паразитизма трупиалов.

С увеличением количества гнезд потенциальных воспитателей в течение сезона размножения растут и доля, и интенсивность паразитирован-

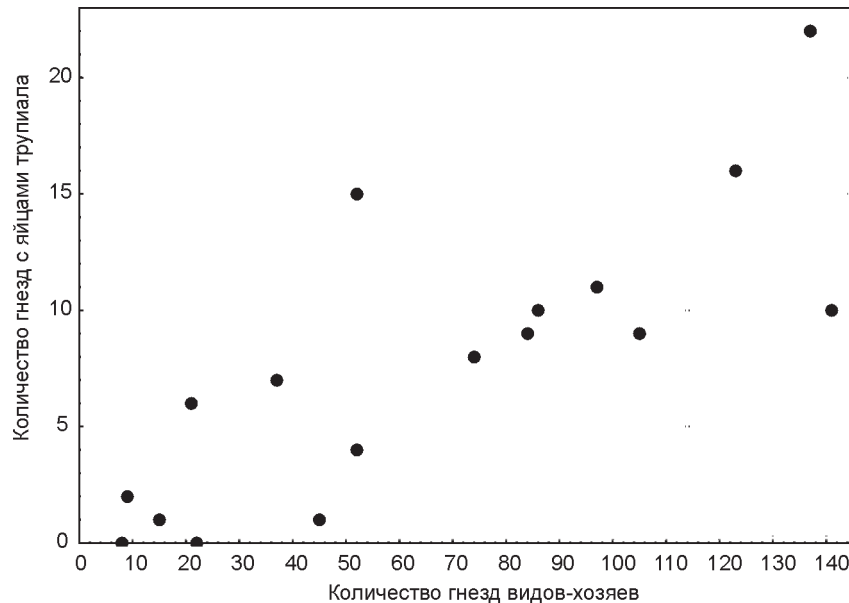


Рис. 26. Взаимосвязь общего количества доступных гнезд основных видов-воспитателей и числа гнезд, паразитированных трупялом за тот же период (пятидневку). Исходные данные по R. Hill (1976). Correlation of total number of nests of main hosts and number of nests parasitized by Brown-headed Cowbirds at the same period (5-days cycle) (Data from R. Hill, 1976).

ных трупялом гнезд. Общая динамика этого процесса сходна с таковой у паразитических кукушек. И у кукушек, и у трупялов наблюдается характерное запаздывание начала откладки яиц по сравнению с видом-хозяином. Кроме того, динамика появления гнезд хозяина с яйцами влияет на последующий ход размножения трупяла в данном сезоне. Наиболее ранние кладки видов-хозяев в меньшей степени страдают от паразитизма. Например, в низовьях р. Колорадо (США) доля гнезд черногорлого тауи (*Pipilo aberti*) с яйцами буроголового трупяла возрастала с 12,5 % в середине — конце апреля до 67 % в июне—июле. А у наиболее рано гнездящихся пар (27,5 % от всех в сезоне) паразитизма вообще не отмечено (Finch, 1983). Здесь же ранние гнезда сероголового виреона (*Vireo solitarius*) подвергались паразитизму реже (34 %), чем поздние (75 %) (Marvil, Cruz, 1989). В шт. Вашингтон (США) кладки, начатые блестящим малым трупялом (*Euphagus cyanocephalus*) до 9 мая, содержали яйца буроголового трупяла в 7 % случаев, а более поздние — в 50 % (Robinson et al., 1995, цит. по N. Davies, 2001). Доля паразитированных гнезд различных видов в шт. Огайо в мае составляла 37,9 %, в июне — 48,0 % и июле — 36,4 % (Thompson, Gottfried, 1976).

Как правило, наиболее интенсивная откладка яиц трупялами наблюдается в период массового размножения хозяев. Так, в Канзасе откладку яиц трупялом регистрировали с 21.04 по 16.07, но наиболее интенсивно — с 25.04 по 10.06, когда было отложено более 89 % всех яиц трупяла за сезон (Hill, 1976). Приуроченность периода интенсивного

паразитизма буроголового трупияла к пику гнездования красноплечевого черного трупияла наблюдали в шт. Висконсин (Clotfelter, Yasukawa, 1999), а также к четырем видам-воспитателям в Канаде (Scott, Lemon, 1996).

Кроме доли паразитированных гнезд, также закономерно изменяется и интенсивность паразитизма в течение сезона размножения. Наибольшее количество гнезд, содержащих два и более яиц трупияла, относится к периоду массовой откладки яиц хозяином. Наблюдения Б. Страусберге-ра за откладкой яиц буроголовым трупиялом в гнезда 7-ми видов-хозяев в шт. Иллинойс показали, что она продолжалась в течение 12-ти недель, начиная с 28-го апреля. У двух видов — садового цветного трупияла (*Icterus spurius*) и индигового овсянкового кардинала (*Passerina cyanea*) — размножение началось позднее на две и четыре недели, соответственно. Тем не менее, наибольшее количество гнезд хозяев с кладками было отмечено в первый месяц размножения (53,1 % от всех за сезон) и в этот же период наблюдалась наибольшая продуктивность самок трупияла, которые отложили 48,8 % от всех яиц за сезон. Максимальной в этот период была и интенсивность паразитизма — 1,75 яиц трупияла на одно паразитированное гнездо хозяина. В следующие четыре недели размножения трупиялом было отложено еще 43,5 % (всех яиц за сезон), а интенсивность паразитизма снизилась — 1,58 яиц на гнездо. В последний месяц размножения уменьшилось количество доступных гнезд хозяев, что несколько увеличило число паразитических яиц в одном гнезде (интенсивность паразитизма) — 1,62, но доля отложенных трупиялом яиц в этот период составила всего 7,7 % (Strausberger, 1998c).

4.3. ПОВЕДЕНИЕ САМОК ТРУПИАЛОВ ПРИ ПОИСКЕ ГНЕЗД ВИДОВ-ВОСПИТАТЕЛЕЙ И ПОДКЛАДЫВАНИИ В НИХ СВОИХ ЯИЦ.

4.3.1. Поиск гнезд и подкладывание яиц.

Тактика поиска гнезд буроголовым коровьим трупиялом варьирует в зависимости от характера местообитания. Р. Норман и Р. Робертсон, суммировав данные наблюдений различных авторов, выделили три главных метода поиска гнезд. В открытых биотопах это скрытное пассивное поведение, полная неподвижность при наблюдении за строящими гнездо птицами. В зарослях — медленное, также скрытное передвижение по земле и поисках гнезд, либо активное выпугивание насидывающих птиц (Norman, Robertson, 1975).

Последующими наблюдениями подтверждено использование трупиялами всех этих способов, а также сделаны некоторые дополнения. Так, поиск гнезд красноплечевого черного трупияла (*Agelaius phoeniceus*) самка буроголового коровьего трупияла осуществляла наблюдениями из укромного места на деревьях, а также ориентировалась на голос хозяев. Все гнезда с яйцами буроголовых трупиялов были ближе к местам «засидок», чем непаразитированные (Clotfelter, 1998). В другой популяции красноплечевого черного трупияла подкладка яиц трупиялом в неполные кладки хозяина отмечена на участках болот с деревьями, которые трупиялы использовали в качестве «наблюдательных пунктов» и тем самым

получали более точную информацию о состоянии гнезд. На участках болот без деревьев подкладка яиц осуществлялась чаще в пустые или насиженные кладки (Freeman, Gori, Rohwer, 1990). Степень укрытости гнезд хозяина и наличие удобных присад для наблюдений за ними трупиалами определяли вероятность паразитирования гнезд певчей зонотрихии (*Zonotrichia melodia*) (Larison et al., 1998). Билл Страусбергер дважды наблюдал в шт. Иллинойс провокационное поведение трупиаала во время поиска гнезда малой воробьиной овсянки (*Spizella pusilla*). Самка активно демонстрировала себя и летала над местом расположения гнезда овсянки. При этом самку во время поиска сопровождал самец трупиаала и в определенной степени их действия были согласованными (Strausberger, 1998a).

Тактика поиска гнезд трупиаалом может изменяться в зависимости от морфологических особенностей (размеров) вида-хозяина. Специальные наблюдения и эксперименты показали, что потенциальные виды-воспитатели хорошо отличают буроголовых коровьих трупиаалов от других птиц, а также различают самцов и самок трупиаалов. Способность к различению отмечена не только у взрослых, но и у молодых (первогодков) особей капюшонной вильсонии (*Wilsonia citrina*) (Mark, Stutchbury, 1994), золотистого лесного певуна (*Dendroica petechia*) (Gill, Neudorf, Sealy, 1997), обыкновенного гракля (*Quiscalus quiscula*) (Peer, Bollinger, 1997), красноплечевого черного трупиаала (Strausberger, Horning, 1998). Многие виды (и воспитатели, и нет) агрессивно реагируют на буроголовых трупиаалов (Robertson, Norman, 1977; Folkers, 1982; Smith, Arcese, McLean, 1983; Neudorf, Sealy, 1992, цит. по В. Strausberger, 1998a; и др.), и не только как на гнездовых паразитов, но и как на потенциальных хищников (Briskie, Sealy, 1989). В популяциях странствующего дрозда (*Turdus migratorius*), золотистого лесного певуна с длительной симпатрией с трупиаалом агрессивное антипаразитарное поведение было выражено сильнее (Briskie et al., 1992; цит. по В. Strausberger, M. Horning, 1998).

Однако агрессивная реакция может иметь как положительный результат для хозяев (защита от паразитизма), так и отрицательный, — указывая на место расположения гнезда. Как показали наблюдения, защита гнезда с помощью ответной агрессии (окрикивания) может быть эффективной для относительно крупных видов потенциальных хозяев, способных противостоять трупиаалу (Friedmann, 1963; Slack, 1976; Neudorf, Sealy, 1992; цит. по В. Strausberger 1998a). Эксперименты с гнездами 34-х различных видов птиц Р. Робертсона и Р. Нормана в 1972—1975 гг. в Канаде показали, что агрессивность видов-воспитателей к буроголовому трупиаалу прямо пропорциональна интенсивности паразитирования. Во всех случаях чувело самки трупиаала располагали одинаково, на уровне гнезда в 0,5 м от него, а тестирование реакции осуществляли с промежутком в 5 минут. Во всех гнездах в это время находились яйца, но насиживание еще не началось. Реакция одних и тех же видов на различные позы буроголового трупиаала была неодинакова. Наименее агрессивными хозяева были к самке трупиаала в «склоненной позе» (Robertson, Norman, 1976, 1977). Исследование поведения агрессии по отношению к трупиаалу с использованием той же методики было проведено и в различных популяциях малой воробьиной овсянки (*Spizella pusilla*) в 1994—

1998 гг. в трех штатах (Иллинойс, Миссури и Пенсильвания), где естественный уровень паразитизма буроголового трупяла в гнездах овсянки резко различается (52,1, 11,1 и 0,3 %, соответственно) (Burhans, Strausberger, Carey, 2001). Результаты исследований показали, что интенсивность поведения защиты (агрессии по отношению к трупялу) малой воробьиной овсянки положительно коррелировала с региональными частотами паразитизма. Кроме того, установлены и другие формы поведения овсянок, препятствующие паразитизму. Например, такой формой поведения авторы считают время появления хозяина у гнезда после рассвета. В среднем это время составляло 1,83; 13,5 и 23,1 минуты, соответственно, в Пенсильвании, Миссури и Иллинойсе. Таким образом, наблюдаются четкие региональные различия в паразитировании буроголовых трупялов на гнездах малой воробьиной овсянки и соответствующем поведением хозяина (Burhans, Strausberger, Carey, 2001). Специальное исследование такой формы поведения буроголовых трупялов, как «склоненная поза» или «умиротворяющая поза», показало, что в условиях неволи в течение 13 часов птицы 475 раз принимали эту позу, и доминантные особи делали так гораздо чаще. Вероятно, такое поведение буроголовых трупялов может рассматриваться как адаптация к гнездовому паразитизму (для уменьшения агрессивности со стороны хозяина) и для повышения иерархического статуса особи (Scott, Grumstrup-Scott, 1983).

Еще одну особенность защитного поведения хозяев выявили Р. Робертсон и Р. Норман при наблюдениях за поселениями красноплечего черного трупяла (*Agelaius phoeniceus*). В плотных (более 24-х гнезд на 1 га) поселениях красноплечего черного трупяла агрессивная реакция хозяев оказалась эффективной (групповая защита). Доля паразитированных буроголовым трупялом гнезд черного трупяла в таких поселениях была низкой. В местах гнездования отдельных пар агрессивная реакция хозяев скорее выдавала место расположения гнезда, так как пара черных трупялов не могла воспрепятствовать буроголовому трупялу подложить своё яйцо (Robertson, Norman, 1977). Позднее сходные данные были получены наблюдениями за взаимоотношениями буроголового трупяла и красноплечего черного трупяла в штате Айова, где агрессивность колониально гнездящихся черных трупялов была в 3 раза выше, чем одиночных (Folkers, 1982), Северной Дакоте (Linz, Bolin, 1982) и шт. Вашингтон (Freeman, Gori, Rohwer, 1990). В шт. Иллинойс количество паразитированных одиночных гнезд красноплечего черного трупяла (55 %) было в три раза выше, чем гнездящихся агрегированно (18 %). Кроме того, доля паразитированных гнезд красноплечего черного трупяла была достоверно меньшей в низменных местообитаниях (1,98 %) по сравнению с гнездами на равнине (37,4 %). То есть эффективность защиты гнезд красноплечим черным трупялом от паразитизма буроголового коровьего трупяла изменяется в зависимости от биотопа и пространственного распределения гнезд (Strausberger, 2001, 2002). Влияние конкретного места расположения гнезд малой воробьиной овсянки (*Spizella pusilla*) и индигового овсянкового кардинала (*Passerina cyanea*) на вероятность подкладки яйца трупялом доказана наблюдениями в шт. Миссури (Burhans, 1997). Отсутствие укрытия (веток) с боков и листьев сверху гнезда певчей зо-

нотрихии (*Zonotrichia melodia*) увеличивало риск их паразитирования (Larison et al., 1998). Как показали исследования в шт. Висконсин, гнездовой паразитизм буроголовых трупиалов может способствовать отбору на агрегированное (колониальное) гнездование у красноплечего черного трупиаала, так как пресс паразитизма на изолированные гнезда существенно выше (Clotfelter, Yasukawa, 1999b).

Положительная корреляция между степенью паразитизма и уровнем защиты гнезд отмечена для певчей зонотрихии (*Zonotrichia melodia*) (Smith, Arcese, McLean, 1983), поющего вироена (*Vireo gilvus*) (Ward, Smith, 2000). Однако для некоторых видов-хозяев трупиаала подобной взаимосвязи не обнаружено (Gill et al., 1997; цит. по B. Strausberger, 1998a).

Агрессивность, проявляемая мелкими видами-воспитателями, практически неэффективна. Зачастую такое поведение хозяев позволяет буроголовому трупиаалу быстрее обнаружить их гнездо. Например, в гнезда взрослых самок певчей зонотрихии (*Zonotrichia melodia*) трупиаалы откладывали яйца в два раза чаще, чем в гнезда годовалых. Причиной этого была более резкая реакция взрослых зонотрихий на появление трупиаала, что и позволяло трупиаалу находить их гнезда (Smith, 1981). У некоторых мелких видов потенциальных хозяев наблюдается особое адаптивное поведение у гнезда в присутствии трупиаала. Так, эмпидонакс Трейлли (*Empidonax traillii*) при появлении самки буроголового трупиаала снижал голосовую активность, демонстрировал ложное насиживание, а элементы агрессивного поведения проявлял не ближе 2 м от гнезда. Все это уменьшало риск обнаружения его гнезда гнездовым паразитом (Uyehara, Narins, 1995).

В целом адаптивный поведенческий комплекс видов-хозяев может иметь два компонента: основной — врожденный и второстепенный — приобретенный. Большинство наблюдений и экспериментов подтверждается высказанная ранее гипотеза (Robertson, Norman, 1976, 1977), что наиболее агрессивные виды-воспитатели имеют и наиболее продолжительную симпатрию с буроголовым трупиаалом.

Самки буроголового коровьего трупиаала не только наблюдают за постройкой гнезд, но и периодически посещают их, контролируя содержимое. Такое поведение способствует нормальной овуляции и синхронизации откладки яиц трупиаалом, что повышает вероятность успешного выкармливания его птенцов в гнезде вида-воспитателя. По наблюдениям за откладкой яиц трупиаалом (n=121) в гнезда прерийного лесного певуна (*Dendroica discolor*), 76 (62,8 %) из них были подложены в течение откладки яиц хозяином, 30 (24,8 %) — в пустые гнезда и 15 (12,4 %) — в завершенные кладки (Nolan, 1978; цит. по N. Davies, 2001). Откладку яиц в пустые гнезда наблюдали в 21,5 % паразитированных гнезд красноплечего черного трупиаала (Freeman, Gori, Rohwer, 1990) и в гнездо каролинского кустарникового крапивника (*Thryothorus ludovicianus*) (Cain, McCuiston, 1977). В гнездах золотистого лесного певуна яйца трупиаала появлялись либо до начала кладки хозяином (33,2 %, n=8), либо в тот же самый день (20,8 %, n=5), либо после откладки нескольких яиц (46 %, n=11). В целом около половины отложенных трупиаалом яиц (41 %) попадали в гнездо до появления в нем яиц хозяина (Sealy, 1992).

Многочисленными экспериментами с размещением опытных гнезд на участках размножения трупиалов в штатах Огайо, Канзас, Миннесота (США) и Канаде было показано, что прямые или косвенные показатели занятости гнезда хозяином играют определяющую роль в выборе их трупиалом для подкладки своего яйца. Так, в шт. Огайо в опытные гнезда были подложены по два яйца перепела и гнезда периодически перемещали. За время наблюдений (с мая по июль) ни в одном из 159 опытных гнезд не было обнаружено яиц или птенцов трупиала. В то же время из 76-ти натуральных гнезд различных видов на 31 (40,8 %) паразитизм зарегистрирован (Thompson, Gottfried, 1976). В Канаде из 1532-х искусственных гнезд, в которые было положено по одному яйцу перепела, лишь в одном появилось яйцо трупиала, а проклеванное яйцо перепела оказалось выброшенным (Jobin, Picman, 1994). В Миннесоте в 25 брошенных гнезд потенциальных хозяев трупиала подложили сразу по три яйца воробья, а в другие 25 подкладывали по 1 яйцу ежедневно. Единственное яйцо трупиала появилось в гнезде второй группы (Thompson, Gottfried, 1981). В Канзасе в старые гнезда различных видов птиц ежедневно выкладывали по одному яйцу, имитируя их естественную откладку. Самка трупиала отложила яйца в два гнезда из 20 опытных гнезд (Lowther, 1979).

Таким образом, активность видов-воспитателей у гнезда и ежедневное появление в нем новых яиц хозяина являются определяющими факторами, стимулирующими откладку яиц буроголовым коровым трупиалом.

Свое яйцо самка трупиала обычно подкладывает ранним утром. В среднем по 36-ти наблюдениям, это происходило за 11 минут до восхода солнца. Непаразитирующие трупиалы (*Agelaius phoeniceus*, *Quiscalus quiscula*) и некоторые другие виды-воспитатели откладывают яйца вскоре после восхода (Scott, 1991). Семь случаев подкладки яиц буроголовым трупиалом различным видам хозяев в Канаде были зафиксированы по времени в промежутке 25—44 минут до восхода солнца (Neudorf, Sealy, 1994). В гнезда красного кардинала (*Cardinalis cardinalis*) в шт. Техас трупиалы подкладывали яйцо за 14—24, в ср. — за 18,2 минуты до восхода солнца (Peer, Sealy, 1999). В гнезда малой воробьиной овсянки (*Spizella pusilla*) в шт. Иллинойс за 20—25 минут, в среднем — за $22,0 \pm 1,5$, а в шт. Миссури — за 9—22, в среднем — за $14,7 \pm 2,17$ минуты до восхода солнца (Strausberger, Burhaus, 2001). Имеются также единичные наблюдения и вечерней откладки яйца трупиалом (Earley, 1991).

Время, требуемое на подкладку яйца самкой трупиала, составляет менее минуты. По наблюдениям в Канаде, среднее время подкладки яйца равнялось 41 ± 5 секунд ($n=21$) (Sealy, Neudorf, Hill, 1995). По данным других авторов — 7 сек. (Earley, 1991), 5—10 сек. (Peer, Sealy, 1999), 20—40 сек. (Scott, 1991). В сравнении с видами-хозяевами это время существенно меньше. У шести видов трупиаловых очередное яйцо откладывается за 21,5—53,4 минуты, а у 13-ти других исследованных видов воробьинообразных — за 20,7—103,7 минуты. А учитывая то, что выставленное у гнезда чучело буроголового коровьего трупиала виды-воспитатели обнаруживали и начинали атаковать через 3—17 мин. можно считать быструю откладку яиц трупиалом адаптацией, способствующей принятию их яиц хозяевами (Sealy, Neudorf, Hill, 1995). Вероятно, и отклад-

ку яиц в утренних сумерках можно считать адаптацией к гнездовому паразитизму трупипала.

При подкладке своего яйца самка трупипала поедает, выбрасывает или повреждает часть яиц хозяина. Из 36-ти наблюдаемых случаев изъятия яиц в 25 (70 %) яйцо хозяина было съедено самкой трупипала, а в 11 (30 %) — выброшено из гнезда (Scott, Weatherhead, Ankey, 1992). Поедание трупипалом одного яйца хозяина отмечено также при наблюдениях за подкладкой яиц в гнезда мичиганского лесного певуна (*Dendroica kirtlandii*) (Mayfield, 1961). По наблюдениям в неволе, самка трупипала изымала и съедала значительно больше яиц, чем откладывала (King, 1979; цит. по D. Scott, P. Weatherhead, C. Ankey, 1992).

Часть яиц хозяев самка трупипала может повреждать. Так, на яйцах красноплечего черного трупипала были обнаружены маленькие треугольные отверстия около 1 мм в диаметре. Эмбрионы в них были мертвы. Все эти гнезда содержали яйца буроголового коровьего трупипала. Всего перфорированные яйца отмечены в 20 % гнезд, где паразитировал коровий трупипал. В то же время ни на одном из 500 яиц из гнезд, на которые трупипалы не паразитировали, отверстий не обнаружено. И хотя прямых наблюдений такого поведения трупипалов не зарегистрировано, высока вероятность, что яйца повреждали самки трупипала (Carey, 1986). В 11-ти (68,7 %) из 16-ти гнезд восточного королевского тиранна (*Tyrannus tyrannus*) либо выброшено (6 случаев), либо повреждено (5) яйцо хозяина (Murphy, 1986). В гнездах западного эмпидонакса (*Empidonax difficilis*) поврежденные яйца хозяина обнаруживали после вылупления птенцов трупипала, причем поврежденность яиц возрастала с увеличением возраста птенцов трупипала (Dolan, Wright, 1984).

Случаев уничтожения трупипалом кладок видов-хозяев полностью в природе не наблюдали, но определенные косвенные доказательства такого поведения есть. В случае гибели гнезда с яйцами большинство мелких воробьиных делают повторные (возобновленные) кладки, что создает дополнительные условия для гнездовых паразитов. В частности, более точной синхронизации периодов размножения и паразитирования на большем количестве гнезд. Отдельные наблюдения, подтверждающие наличие такой тактики поведения у трупипалов, имеются. Так, при наблюдениях за размножением певчей зонотрихии была обнаружена корреляция между долей неудачных попыток гнездования и паразитизмом буроголового трупипала. Во время экспериментов около 25 % гнезд зонотрихии с искусственными яйцами разоряли птицы, сходные по размерам с трупипалом (Smith et al., 1992). Анализ материалов 19-летних наблюдений паразитизма буроголового трупипала в Канаде также убеждает в существовании направленного поведения разорения гнезд хозяев трупипалом (Arcese, Smith, Hatch, 1996). Так, по данным этих авторов, в течение 5-ти лет, когда трупипалы были очень редки или отсутствовали, гибель гнезд певчей зонотрихии составляла в среднем $20,40 \pm 1,50$ %, тогда как в другие годы — $31,70 \pm 4,90$ % (n=6 лет). Еще одним косвенным доказательством является тот факт, что гнезда зонотрихий с яйцами трупипалов реже подвергались хищничеству, чем непаразитированные. Среди первых 72 % (n=243) оказались успешными, а среди вторых — только 64 % (n=651)

(различие достоверно). Средняя выживаемость птенцов в паразитированных гнездах оказалась также выше ($0,78 \pm 0,03$), чем без трупялов ($0,70 \pm 0,05$). То есть трупялы регулярно разоряли гнезда, обнаруженные слишком поздно, чтобы подложить в них яйцо. По мнению авторов, такое поведение трупялов является обычным, воздействует на популяцию вида-хозяина и представляет адаптацию к гнездовому паразитизму (Arcese, Smith, Hatch, 1996). Обнаруженная в штате Висконсин отрицательная корреляция между интенсивностью паразитизма и успехом размножения красноплечевого черного трупяла в непаразитированных гнездах также косвенно указывает на возможность их намеренного разорения буроголового трупялом (Clotfelter, Yasukawa, 1999a). Поскольку более 40% изымаемых из гнезд яиц хозяев самкой трупяла не были съедены и никогда не наблюдалось поедание птенцов видов-хозяев, это поведение нельзя напрямую связывать с получением добавочного питания (Scott, Weatherhead, Ankey, 1992).

Поведение, связанное с изъятием яиц вида-хозяина трупялами, в целом очень напоминает поведенческую тактику кукушек. Однако объяснить это поведение только получением трупялами дополнительного питания нельзя. Подкладка яиц «в обмен», возможно, облегчает его прием хозяином, но, в отличие от кукушек, птенцы трупяла не выбрасывают яиц или птенцов вида-воспитателя, и изъятие яиц самкой трупяла, в первую очередь, может рассматриваться как поведение, синхронизирующее откладку яиц и повышающее репродуктивный успех гнездового паразита, особенно в гнездах более крупных видов.

4.3.2. Количество яиц, откладываемых одной самкой трупяла в гнездо хозяина и за весь сезон размножения.

Как и у многих других облигатных гнездовых паразитов, число яиц, откладываемых самкой трупяла за сезон, взаимосвязано с количеством доступных гнезд видов-хозяев. В то же время специальные многолетние исследования яичников самок трупяла, добытых в репродуктивный период в Канаде, показали, что продукция яиц относительно постоянна в течение всего периода размножения (Scott, 1978; Scott, Ankey, 1979, 1980, 1983). Яичник и яйцевод очень быстро развиваются в апреле, достигают полного размера в мае и остаются в этом состоянии до конца сезона размножения (начало июля). К концу июля яичник регрессирует и имеет ту же массу, что и в начале апреля. У большинства самок буроголового коровьего трупяла, добытых в пик размножения, имеются фолликулы трех размерных групп диаметром 8 мм (откладка яйца на следующий день), 6 мм — через день и 4 мм — откладка яйца через два дня. В среднем 75 % добытых самок имели в яйцеводе готовое к откладке яйцо. Обследование яичников показало, что трупялы откладывали яйца своеобразными кладками. Средний размер такой кладки составлял 4,0—4,6 яйца, затем следовал небольшой перерыв в 1,4—2,3 дня, после чего кладка возобновлялась (Scott, Ankey, 1979, 1983).

Одна самка трупяла откладывает до 40 яиц в течение 8-недельного сезона размножения. То есть скорость откладки яиц составляет 0,66—0,80, в среднем — 0,73 яйца в день (Scott, 1978; Scott, Ankey, 1979, 1980; Ankey, Johnson, 1985). В условиях неволи 25 самок буроголового

коровьего трупияла с 16.05 по 22.07 (68 дней) отложили 361 яйцо. Индивидуальные различия продуктивности были существенными. Одна из самок откладывала яйца ежедневно в течение 32-х дней, другая отложила только одно яйцо за тот же период. Максимальное количество яиц одной самки составило 40 яиц, в среднем для всех самок — 16,4 яйца. Скорость откладки яиц различными самками варьировала от 0,18 до 0,91, в среднем — 0,56 яйца в день (Jackson, Roby, 1992). По другим данным, средняя плодовитость одной самки за сезон размножения составляет 13 яиц (Darveau, 1988). Наблюдения за индивидуально помеченными самками показали плодовитость, равную 18, 19 и 25 яйцам за сезон (McGeen, McGeen, 1968; Walkinshaw, 1949; все цит. по N. Davies, 2001).

В гнездо хозяина самка буроголового трупияла обычно откладывает одно яйцо. В случаях, когда в гнезде находили несколько яиц трупияла одновременно, это обычно были яйца нескольких самок. Так, в 13-ти (92,8%) из 14 гнезд более чем с одним яйцом трупияла яйца были отложены двумя и более самками (Fleischer 1985; цит. по R. Fleischer, N. Smith, 1992). В то же время имеются наблюдения откладывания двух и более яиц одной самкой в гнездо (Alderson, Gibbs, Sealy, 1999).

Как уже указывалось выше, интенсивность паразитизма (количество подложенных яиц в одно гнездо) взаимосвязана с численностью размножающихся трупиялов, количеством доступных гнезд хозяев и долей паразитированных гнезд. Наиболее часто в гнездах хозяев обнаруживали 1—3 яйца буроголового трупияла одновременно, но известны случаи откладки и большего числа яиц несколькими самками. Так, в шт. Небраска (США) в 15-ти (46,9 %) гнездах красноплечего черного трупияла содержалось по одному яйцу, а в 17-ти (53,1 %) — более одного. Из 17-ти гнезд американской спизы (*Spiza americana*) в трех было по одному яйцу трупияла и в 6-ти (66,7 %) — более одного (Hergenrader, 1962). В гнездах серого юнко (*Junco hyemalis*) (шт. Вирджиния) обнаружено от 1 до 6-ти, в среднем — 1,7 яйца буроголового трупияла (Wolf, 1987). В Канзасе гнезда трех видов-воспитателей содержали в среднем 2,7 яйца трупияла, причем с одним яйцом было только 26 % гнезд (Elliott, 1977). В известном обзоре Г. Фридманн приводит несколько случаев обнаружения гнезд различных видов с 5, 6, 8, 9, 11 и 12-ю яйцами буроголового трупияла (Hofslund, 1950; Berger, 1955; цит. по Н. Friedmann, 1963). В гнездах восточного королевского тиранна (*Tyrannus tyrannus*), напротив, число гнезд с одним яйцом паразита преобладало (78,9 % всех случаев) (Murphy, 1986). Однако в случае с последним видом возможен недоучет кладок с двумя и более яйцами трупияла, так как для тиранна характерна активная дискриминация яиц паразита.

Обобщенные данные наблюдений по 1563-м гнездам 28-ми видов-хозяев буроголового коровьего трупияла в США и Канаде (около 40 источников) свидетельствуют, что в 57,2±1,96 % случаев в гнезде находилось одно яйцо трупияла, 29,6±1,81 % гнезд содержали два яйца, 9,1±1,24 % — три и 4,1 % — более трех яиц трупияла. В среднем на одно паразитированное гнездо хозяина приходится 1,71 яйца буроголового трупияла (Hofslund, 1957; Mayfield, 1961; Friedmann, 1963; Klaas, 1975; Hill, 1976; Middleton, 1977; Elliott, 1978; Petrinovich, Patterson, 1978; Woodward,

Woodward, 1979; Finch, 1983; Zimmerman, 1983, цит. по P. Lowther, 1984; Murphy, 1986; Wolf, 1987; Marvil, Cruz, 1989; Hoover, Brittingham, 1993; Scott, Lemon, 1996; Eckerle, Breitwisch, 1997; Peer, Bollinger, 1997; Sargent et al., 1997; Strausberger, Ashley, 1997; Strausberger, 1998с, и другие). Присутствие в гнезде хозяина в среднем более чем одного яйца паразита свидетельствует о высокой численности и плодовитости трупиалов, а также, вероятно, об определенном недостатке доступных гнезд хозяев в период массовой откладки яиц трупиалами.

4.4. МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЯИЦ ТРУПИАЛОВ. ИНКУБАЦИОННЫЙ ПЕРИОД.

В отличие от кукушек, яйца буроголового трупиала и по окраске, и по размерам имеют только приблизительное сходство с яйцами видов-хозяев. Окраска яиц различных самок варьирует, но не очень сильно. В то же время, самки имеют четкие индивидуальные признаки в окраске, которые позволяли в эксперименте безошибочно определять 65 % яиц (Dufty, 1983). Яйца имеют светлый фон (от белого, светло-серого до кремового) с многочисленными крапинками (мелкими или средней величины), разбросанными по всей поверхности яйца или сгущающимися у одного из полюсов. Средние размеры яиц буроголового трупиала составляют 21,45×16,42 мм (Bent, 1958; цит. по В. Peer, E. Bollinger, 1997), масса в среднем — 3,04±0,28 г (n=65) (Strausberger, 1998b), по другим данным — 3,17 г (2,53—3,82) (Ankney, Johnson, 1985). В течение сезона размножения размер и масса яиц варьируют. По материалам из Канзаса, размеры яиц буроголового трупиала увеличивались от апреля к июлю (n=78, различие достоверно). Отличий в распределении яиц в гнезда отдельных видов-хозяев в различных районах штата и специализации к отдельным видам хозяев (по размеру, окраске яиц) не выявлено (Lowther, 1977). Данные измерений яиц Б. Страусбергером в шт. Иллинойс также демонстрируют увеличение массы яиц со второй до восьмой недель размножения, но затем наблюдалось снижение массы яиц в течение девятой и десятой недели. Уравнение, наилучшим образом аппроксимирующее эти изменения массы, имеет вид: $Y = 2,293 + 0,267x - 0,02x^2$ ($r=0,471$; $p<0,002$), где x — неделя размножения, Y — масса яйца (Strausberger, 1998с). В то же время в другой популяции трупиалов в Канаде снижения массы яиц к концу сезона не наблюдали. Уравнение, характеризующее изменение массы яиц, имело линейный характер: $Y = 3,05 + 0,0104x$ ($p=0,01$), где x — день размножения, Y — масса яйца (Ankney, Johnson, 1985).

Инкубационный период яйца буроголового трупиала, по данным различных исследований, составляет 10—14 дней (Norris, 1947; цит. по В. Strausberger, 1998b; Scott, Lemon, 1996), что несколько меньше, чем у большинства видов-хозяев (12—15 дней). В среднем инкубационный период составляет 11,61 дня (n=24) (Strausberger 1998b) или 11,9 дня (n=12) (Scott, Lemon, 1996). Одной из причин укороченного (по сравнению с яйцами хозяев) периода инкубации яиц трупиалов является более интенсивное развитие эмбриона (Friedmann, 1927; цит. по D. McMaster, S. Sealy,

1998). Однако, как показали последующие исследования, продолжительность инкубационного периода зависит еще от ряда факторов. Экспериментально инкубируемое изолированное яйцо трупияла имело среднюю продолжительность $12,4 \pm 0,1$ дня, а инкубируемое в составе кладки – $12,0 \pm 0,2$ дня. В этой же ситуации яйца хозяина (золотистого лесного певуна) имели более короткий период инкубации — $11,9 \pm 0,1$ и $11,8 \pm 0,1$ дня (изолированное и в кладке). В естественных же условиях птенцы трупияла вылуплялись раньше или одновременно с птенцами хозяев. Анализ экспериментальных данных, соотношения объема яиц и продолжительность естественной инкубации у трупияла и золотистого лесного певуна, а также морфологических характеристик эмбрионов обоих видов, позволил сделать ряд интересных выводов. Птенцы трупияла имеют относительно бóльшую скорость эмбрионального роста, особенно на начальных стадиях развития. В то же время присутствие более крупного (по объему и массе) яйца трупияла в кладке тормозит развитие яиц хозяина, и птенцы вылупляются в среднем на 1,3 дня позже (McMaster, Sealy, 1998). Более длинные инкубационные периоды яиц хозяина в присутствии большего яйца трупияла отмечены и другими исследователями (Dolan, Wright, 1984). Еще одну особенность влияния «большого яйца» трупияла на меньшие хозяина в условиях эксперимента выявил Б. Страусбергер, когда яйцо трупияла подкладывали в кладку зебровой амадины. При постоянной температуре воздуха средняя температура яйца зебровой амадины в кладке из 4-х яиц составляла $37,3 \pm 0,74$ °C, а в кладке из 3-х яиц амадины плюс яйцо трупияла — $36,8 \pm 0,78$ °C ($p < 0,001$). В сравнении с вычисленными по аллометрическим уравнениям от массы самки масса яйца трупияла оказалась на 25 %, а продолжительность периода инкубации на 10 % меньше, чем расчетные (Strausberger, 1998b). В то же время сокращенный период инкубации яиц трупияла в гнездах красноплечего черного трупияла (*Agelaius phoeniceus*) и обыкновенной воробьиной овсянки (*Spizella passerina*) был характерен только для паразитированных кладок, содержащих небольшое число яиц (Wood, Bollinger, 1997). В связи с этим поведение самок трупияла при подкладке своего яйца, связанное с поеданием (выбрасыванием или повреждением) части яиц хозяина, оказывается еще более целесообразным.

Таким образом, удаление яиц хозяина самкой трупияла, относительно быстрое развитие эмбриона в яйце и торможение инкубации яиц хозяина обеспечивают птенцу трупияла более раннее вылупление, что способствует лучшему выживанию его в дальнейшем.

4.5. РАЗВИТИЕ ПТЕНЦА ТРУПИАЛА И ОСОБЕННОСТИ ЕГО ПОВЕДЕНИЯ В ГНЕЗДЕ ХОЗЯИНА.

Птенец трупияла растет в гнезде вместе с птенцами хозяина. Инстинктом выбрасывания (как у большинства паразитических кукушек) он не обладает, хотя известны отдельные случаи и такого поведения. В штате Миссури 15.07.1995 г. наблюдали, как птенец буроголового коровьего трупияла выбросил из гнезда птенца индигового овсянкового кардинала (*Passerina cyanea*). Оба птенца имели возраст 6 дней, но птенец трупияла

был заметно крупнее (18,2 г и 6,9 г, соответственно). После того, как самка покормила птенца трупиала и улетела, птенец кардинала приподнялся на край гнезда, а при попытке вернуться в лоток оказался на спине птенца трупиала, который выпрямился и выбросил его из гнезда (Dearborn, 1996). В то же время случайное выбрасывание крупным птенцом более мелкого известно и у некоторых непаразитических видов воробьинообразных.

От момента вылупления до вылета из гнезда масса птенца трупиала увеличивается в среднем в 9,3 раза (3—28 г) (Scott, 1979). Слетки-самцы перед вылетом имели достоверно большую массу, чем самки ($31,11 \pm 0,83$ г и $26,10 \pm 0,84$ г $p < 0,005$) (Scott, Lemon, 1996), хотя в более раннем возрасте (7 дней) различия могут быть сглаженными или отсутствовать (Weatherhead, 1989). Глаза частично приоткрываются на 4-й, полностью открыты на 6-й день. Для определения возраста птенца наиболее подходит общая длина тела и длина крыла. Внешне птенцы трупиала (различных подвидов) выглядят, в общем, одинаково. Лишь в окраске клювных валиков наблюдается географическая изменчивость. Птенцы трупиала из юго-западных районов США имеют желтые клювные валики, а с остальной территории США и Канады — белые. Виды-воспитатели принимают и выкармливают птенцов независимо от окраски клювных валиков, но птенцы с желтыми — лучше выкармливаются приемными родителями (Rothstein, 1978). Общим для всех птенцов трупиала является высокая пищевая активность, что обеспечивает их успешное выкармливание многочисленными видами-хозяевами. В гнездах мелких видов такое поведение обычно приводит к гибели части (или всех) птенцов хозяина, в гнездах относительно крупных видов способствует выживанию птенца трупиала в конкуренции за пищу с птенцами вида-воспитателя. Так, птенцы индигового овсянкового кардинала (*Passerina cyanea*) в гнезде с птенцом буроголового трупиала получали меньшее количество корма, чем птенцы в непаразитированном гнезде. И это несмотря на то, что активность выпрашивания корма у птенцов овсянкового кардинала в паразитированном гнезде была выше. Повышенной была и частота приносов корма взрослыми кардиналами птенцам в паразитированном гнезде. Однако большую его часть перехватывал птенец трупиала (Dearborn, Anders, Thompson, 1998). Сходную ситуацию наблюдали в гнездах каролинского кустарникового крапивника (*Thryothorus ludovicianus*) и сероголового виреона (*Vireo solitarius*), причем в обоих случаях отмечена гибель птенцов хозяина от истощения (Hobson, 1974; Marvil, Cruz, 1989). В гнездах более крупных видов-воспитателей столь выраженного давления на птенцов хозяев, видимо, не происходит. Например, скорости роста и развития птенцов красного кардинала (*Cardinalis cardinalis*) в гнездах с птенцом трупиала или без него не отличались (Eckerle, Breitwisch, 1997). Вылет происходит в возрасте 9—13 дней (Scott, 1979).

После оставления гнезда слетков трупиала хозяева подкармливают еще в течение 16—28 дней до приобретения ими самостоятельности. Активность выпрашивания корма слетками трупиала также высокая, что стимулирует активное кормление их приемными родителями, а иногда и другими видами. Так, самцы *Dendroica nigrescens* и *Oporornis tolmiei* од-

новременно кормили слетка трупяла (Salt, 1997). В провинции Онтарио (Канада) наблюдали, как самки обыкновенной воробьиной овсянки (*Spizella passerina*) и домового воробья (*Passer domesticus*) неоднократно по очереди кормили слетка буроголового коровьего трупяла (Scott, 1988). В шт. Монтана (США) трижды наблюдали, как молодого трупяла одновременно кормили особи различных видов: *Sethophaga ruticilla* и *Dendroica petechia*; *Vireo olivaceus* и *Empidonax traillii*; *Sethophaga ruficilla* и *Vireo olivaceus* (Klein, Rosenberg, 1986).

4.6. ВИДЫ-ВОСПИТАТЕЛИ БУРОГОЛОВОГО КОРОВЬЕГО ТРУПЯЛА И ОСОБЕННОСТИ ЕГО ВЗАИМООТНОШЕНИЙ С РАЗЛИЧНЫМИ КАТЕГОРИЯМИ ХОЗЯЕВ.

4.6.1. Виды-воспитатели буроголового коровьего трупяла.

По всему ареалу буроголового коровьего трупяла насчитывается более 220-ти видов, в гнездах которых обнаруживали его яйца или птенцов. В то же время, если исключить случайные виды, у которых отмечено менее десяти находок, список сокращается до 88-ти видов. Общей количественный анализ соотношения случаев паразитизма буроголового трупяла у различных видов проведен на основании обобщения результатов доступных нам исследований (Friedmann, 1963, 1966; Power, 1966; Taylor, 1966; Hobson, 1974; Rolfs et al., 1974; цит. по P. Lowther, 1984; Klaas, 1975; Platt, 1975; цит. по P. Lowther, 1984; Hill, 1976; Kimp et al., 1976; Wilson, 1976; цит. по P. Lowther, 1984; Rothstein, 1976; Woodward, 1976; Cain, McCuiston, 1977; Elliott, 1977, 1978; Petrinoich, Patterson, 1978; Scott, 1977; Middleton, 1977; Woodward, Woodward, 1979; Clark, Robertson, 1981; Linz, Bolin, 1982; Houston, Brown, 1982; Rothstein, 1982; Finch, 1983; Verner, Ritter, 1983; Zimmerman, 1983; цит. по P. Lowther, 1984; Bowers, Dunning, 1984; Lowther, 1984, 1985; Airola, 1986; Crzybowski, Clapp, Marshall, 1986; Murphy, 1986; Miles, 1986; Murphy 1986; Picman, 1986; Briskie, Sealy, 1987; Wolf, 1987; Sedgwick, Knopf, 1988; Marvil, Cruz, 1989; Petit, 1989; Weatherhead, 1989; Briskie, Sealy, Hobson, 1990; Coker, Confer, 1990; Freeman, Gori, Rohwer, 1990; De Geus, Best, 1991; Earley, 1991; Spencer, 1992, цит. по N. Davies, 2001; Hoover, Brittingham, 1993; Robinson et al., 1995; цит. по N. Davies, 2001; Uyehara, Narins, 1995; Kozlovic, Knapton, Barlow, 1996; Goguen, Mathews, 1996; Braden, McKernan, Powell, 1997; Eckerle, Breitwisch, 1997; Peer, Bollinger, 1997; Stutchbury, 1997; Sargent et al., 1997; Curson, Goguen, Mathews, 1998; Davis, Sealy, 1998; Messerly, 1998; Rukavina, 1998; Strausberger, 1998; Wilson, Cooper, 1998; Chace, Cruz, 1999; Clotfelter, Yasukawa, 1999; Davis et al., 1999; Morse, Robinson, 1999, цит. по N. Davies, 2001; Friesen, Wyatt, Cadman, 1999; Spautz, 1999; Whitfield, Enos, Rowe, 1999; Winter, 1999; Koons, 2000; Peer et al., 2000; Ward, Smith, 2000; Strausberger, 2001; Ortega, Ortega, 2001; Burhans, Strausberger, Carey, 2001; Hersek et al., 2002). Приводим перечень этих наиболее обычных воспитателей (полный список см. 2.4.1.) птенцов буроголового трупяла (виды расположены по количеству зарегистрированных случаев паразитизма, от большего к меньшему, слева направо):

4.6. Виды-воспитатели буроголового коровьего трупиала и особенности ...

<i>Dendroica petechia</i>	<i>Zonotrichia (Melospiza) melodia</i>	<i>Spizella passerina</i>
<i>Vireo olivaceus</i>	<i>Agelaius phoeniceus</i>	<i>Sayornis phoebe</i>
<i>Hylocichla mustelina</i>	<i>Spiza americana</i>	<i>Geothlypis trichas</i>
<i>Pipilo erythrophthalmus</i>	<i>Seiurus aurocapillus</i>	<i>Cardinalis cardinalis</i>
<i>Spizella pusilla</i>	<i>Passerina cyanea</i>	<i>Setophaga ruticilla</i>
<i>Richmondia cardinalis</i>	<i>Icteria virens</i>	<i>Oporornis formosus</i>
<i>Empidonax traillii</i>	<i>Vireo bellii</i>	<i>Vireo flavifrons</i>
<i>Sturnella magna</i>	<i>Vireo solitarius</i>	<i>Carpodacus mexicanus</i>
<i>Chondestes grammacus</i>	<i>Vireo plumbeus</i>	<i>Bombcilla cedrorum</i>
<i>Seiurus motacilla</i>	<i>Toxostoma rufum</i>	<i>Catharus fuscescens</i>
<i>Dendroica kirtlandii</i>	<i>Piranga olivacea</i>	<i>Vireo gilvus</i>
<i>Dendroica pensylvanica</i>	<i>Spinus (Carduelis) tristis</i>	<i>Dendroica coronata</i>
<i>Empidonax virescens</i>	<i>Poocetes gramineus</i>	<i>Spizella pallida</i>
<i>Calamospiza melanocorys</i>	<i>Spinus (Carduelis) pinus</i>	<i>Guiraca caerulea</i>
<i>Vireo griseus</i>	<i>Icterus spurius</i>	<i>Prothonotaria citrea</i>
<i>Vireo atricapillus</i>	<i>Sialia sialis</i>	<i>Ammodramus savannarum</i>
<i>Contopus virens</i>	<i>Melospiza georgiana</i>	<i>Passerina ciris</i>
<i>Tyrannus tyrannus</i>	<i>Dumetella carolinensis</i>	<i>Turdus migratorius</i>
<i>Icterus galbula</i>	<i>Dendroica discolor</i>	<i>Pheucticus ludovicianus</i>
<i>Helmiteros vermivorus</i>	<i>Eremophila alpestris</i>	<i>Mniotilta varia</i>
<i>Vermivora pinus</i>	<i>Vireo modestus</i>	<i>Zonotrichia albicollis</i>
<i>Passerculus sandwichensis</i>	<i>Polioptila caerulea</i>	<i>Sturnella neglecta</i>
<i>Catharus guttatus</i>	<i>Dendroica chrysoparia</i>	<i>Dolichonyx oryzivorus</i>
<i>Pipilo aberti</i>	<i>Polioptila melanura</i>	<i>Thryothorus ludovicianus</i>
<i>Dendroica magnolia</i>	<i>Passer domesticus</i>	<i>Contopus sordidulus</i>
<i>Vermivora ruficapilla</i>	<i>Salpinctes obsoletus</i>	<i>Wilsonia citrina</i>
<i>Quiscalus quiscula</i>	<i>Dendroica cerulea</i>	<i>Junco hyemalis</i>
<i>Parula americana</i>	<i>Zonotrichia leucophrys</i>	<i>Ammodramus henslowii</i>
<i>Psaltiriparus minimus</i>	<i>Sayornis saya</i>	<i>Dendroica caerulescens</i>

По данным Г. Фридманна (Friedmann, 1963, 1966), постоянно и наиболее часто воспитывают птенцов буроголового трупиала 17 видов воробьинообразных. Из 9000 зарегистрированных находок наибольшее количество случаев паразитизма отмечено на гнездах золотистого лесного певуна (*Dendroica petechia*, более 1300 находок), певчей зонотрихии (*Zonotrichia (Melospiza) melodia*, более 1000), красноглазого виреона (*Vireo olivaceus*, 875) и обыкновенной воробьиной овсянки (*Spizella passerina*, 650). Кроме того, значительное количество случаев паразитизма трупиала зарегистрировано на гнездах *Sayornis phoebe* (375), *Pipilo erythrophthalmus* (300), *Seiurus aurocapillus* (280), *Geothlypis trichas* (250), *Setophaga ruticilla* и *Passerina cyanea* (по 200 находок), *Icteria virens* и *Agelaius phoeniceus* (по 180), *Oporornis formosus* (150), *Empidonax traillii* (150), *Vireo bellii*, *Spizella pusilla* и *Vireo flavifrons* (от 100 до 125 находок). В группу локальных воспитателей Г. Фридманн включает другие 33 вида: *Catharus fuscescens* и *Dendroica kirtlandii* (около 80-ти случаев у каждого), *Hylocichla mustelina*, *Dendroica pensylvanica* и *Seiurus motacilla* (по 75), *Poocetes gramineus* и *Cardinalis cardinalis* (около 70-ти), *Vireo gilvus* (60), *Contopus virens*, *Prothonotaria citrea*, *Piranga olivacea*, *Passerina ciris*, *Spiza americana*, *Melospiza georgiana*, *Spizella pallida*, *Spinus (Carduelis) tristis* (более 50-ти у каждого), *Pheucticus ludovicianus* (40), *Empidonax virescens*, *Helmiteros vermivorus*, *Zonotrichia albicollis*, *Mniotilta varia*, *Vermivora pinus* и *Vireo*

modestus (от 34 до 40 случаев паразитизма у каждого), *Guiraca caerulea*, *Dendroica discolor*, *Chondestes grammacus* и *Sialia sialis* (более 30-ти), *Polioptila caerulea*, *Toxostoma rufum*, *Passerculus sandwichensis*, *Catharus guttatus* и *Dumetella carolinensis* (от 25 до 30 находок). На указанные 50 видов к концу 60-х годов приходилось 87 % всех зарегистрированных случаев паразитизма буроголового трупияла (Friedmann, 1963, 1966).

В целом значение перечисленных видов, видимо, сохраняется и в последние годы. При увеличении общего количества зарегистрированных случаев паразитизма более чем на треть (около 14000) доля тех же 50-ти видов сохранилась (86 %).

Характер количественного распределения случаев паразитизма буроголового трупияла у различных видов очень сходен с таковым у обыкновенной кукушки. Около половины (46 %) приходится на шесть видов. 75 % всех находок сделано в гнездах 20-ти видов (рис. 27). На все остальные 200 видов приходится, соответственно, только 25 % от всех зарегистрированных находок, причем для 138-ми видов — это единичные случаи (на рис. 27 — правая часть распределения).

Среди конкретных воспитателей наибольшее количество случаев паразитизма отмечено у представителей рода лесных певунов *Dendroica* (15,8 %, 20 видов). Однако подавляющее большинство из них (84 %) зарегистрировано в гнездах одного вида — золотистого лесного певуна (*Dendroica petechia*) (13,2 % от всех случаев). На долю 15-ти видов виронов (*Vireo*) приходится 11,5 % случаев паразитизма, среди которых более половины на красноглазого вироона (*Vireo olivaceus*). Далее следуют шесть видов рода *Spizella* — 9,1 %, из которых 8,5 % приходится на долю обыкновенной и малой воробьиной овсянок (*S. passerina*, *S. pusilla*).

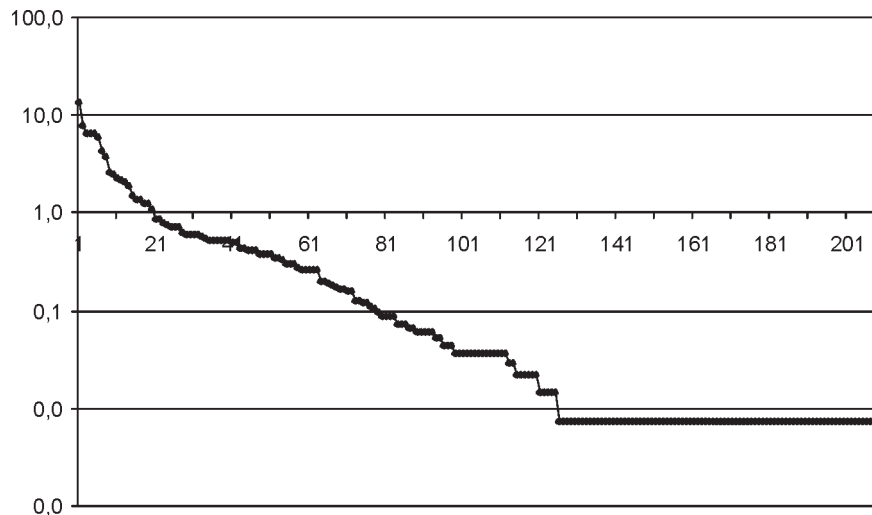


Рис. 27. Распределение случаев регистрации паразитизма буроголового трупияла (в %) в гнездах 220 различных видов-хозяев (логарифмическая шкала). Distribution of cases of recorded parasitism of Brown-headed Cowbirds (in %) in the nests of 220 different host-species (logarithmic scale).

Далее следует певчая зонотрихия (*Zonotrichia (Melospiza) melodia*) — 7,6 %, красноплечий черный трупял (*Agelaius phoeniceus*) — 6,2 %, восточный фоб (*Sayornis phoebe*) — 5,9 %, американский лесной дрозд (*Hylocichla mustelina*) — 4,2 % и американская спиза (*Spiza americana*) — 3,6 %.

В то же время, в отличие от кукушек, количество находок яиц трупялов в гнездах тех или иных видов не отражает напрямую значения этих видов как воспитателей. Подкладка яиц трупялом осуществляется почти во все обнаруженные и доступные гнезда всех видов на участке его обитания. В этом репродуктивная стратегия этих двух групп облигатных паразитов существенно различается. Поэтому к категории основных хозяев трупяла следует относить только виды с постоянно высокой долей паразитированных гнезд и хорошими качествами воспитателей птенцов трупяла.

4.6.2. Доля паразитированных гнезд различных видов-воспитателей и интенсивность паразитизма трупялов.

Доля паразитированных гнезд у одних и тех же видов может сильно варьировать в различных точках ареала, а также в различных местообитаниях. В табл. 14 представлены сведения о количестве паразитированных трупялом гнезд 54-х видов-хозяев. Как видим, для одного и того же вида доля паразитированных гнезд может различаться в несколько раз (*Zonotrichia (Melospiza) melodia*, *Spiza americana*, *Spizella passerina*, *Sayornis phoebe*, *Passerina cyanea*, *Icterus spurius*, *Dendroica petechia*) или даже десятков раз (*Cardinalis cardinalis*, *Agelaius phoeniceus*, *Spizella pusilla*, *Spizella pallida*). В определенной степени взаимосвязанно с долей паразитированных гнезд меняется и интенсивность паразитизма. По нашим расчетам, наблюдается достоверная положительная корреляция ($r=0,64$, $p<0,01$) этих двух параметров (рис. 28). Взаимосвязь хорошо аппроксимируется уравнением линейной регрессии: $Y = 1,12 + 0,01x$, где Y — среднее количество яиц трупяла на одно паразитированное гнездо, а x — доля паразитированных гнезд (в %). Для вычислений использованы данные по 28-ми видам-хозяевам буроголового коровьего трупяла в США и Канаде (около 40 источников) (Hofslund, 1957; Fox, 1961; Mayfield, 1961; Friedmann, 1963; Klaas, 1975; Hill, 1976; Middleton, 1977; Elliott, 1978; Petrinovich, Patterson, 1978; Woodward, Woodward, 1979; Finch, 1983; Zimmerman, 1983, цит. по P. Lowther, 1984; Murphy, 1986; Wolf, 1987; Marvil, Cruz, 1989; Hoover, Brittingham, 1993; Scott, Lemon, 1996; Eckerle, Breitwisch, 1997; Peer, Bollinger, 1997; Sargent et al., 1997; Strausberger, Ashley, 1997; Strausberger, 1998c, 2001, и другие).

Особенно четко такая взаимосвязь прослеживается на примере трех видов, по которым имеются наблюдения в различных точках ареала (рис. 29).

Для каждого конкретного участка наблюдений характерно наличие нескольких видов птиц, которым трупялы подкладывают яйца. Как правило, одни виды подвергаются паразитизму в большей степени, другие в меньшей. Но все же такой четко выраженной специализации на определенном виде, как у кукушек, у самок трупялов не наблюдается. Например, Г. Фридманн наблюдал самок трупяла, две из которых подложили

Таблица 14

Доля паразитированных буроголовым коровым трупиалом (*Molothrus ater* (Bodd.)) гнезд некоторых видов-воспитателей в различных точках ареала (% от общего количества осморгенных гнезд).
Frequency of parasitized nests of some host-species by Brown-headed Cowbirds (*Molothrus ater* (Bodd.)) in different points of its natural habitat (% of total number of monitored nests)

Вид-воспитатель Host-species	Доля паразитированных гнезд (%%) Frequency (%%) of parasitized nests	Всего обследовано гнезд, район наблюдений Total number of monitored nests, places of study	Источник сведений Reference, year
1	2	3	4
<i>Sayornis phoebe</i>	10,1	68, Канзас, США	Hill, 1976
	20,0	594, Канзас, США	Lowther, 1984
	24,3	391, Канзас, США	Klaas, 1975
<i>Sayornis saya</i>	2,7	37, Канзас, США	Hill, 1976
<i>Tyrannus tyrannus</i>	8,8	262, Нью-Йорк, Канзас, США	Murphy, 1986
<i>Contopus sordidulus</i>	15,8	101, С.-В. Мексика	Curson, Goguen, Mathews, 1998
<i>Empidonax virescens</i>	21	США	Wilson, Cooper, 1998
<i>Empidonax traillii</i>	40,7	27, Колорадо, США	Sedgwick, Knopf, 1988
<i>Empidonax minimus</i>	65	Калифорния, США	Whitfield, Enos, Rowe, 1999
<i>Empidonax alpestris</i>	2,7	262, Манитоба, Канада	Briskie, Sealy, 1987
<i>Eremophila alpestris</i>	45,2	31, Канзас, США	Hill, 1976
<i>Lanius ludovicianus</i>	2,7	110, Айова, США	De Geus, Best, 1991
<i>Bombycilla cedrorum</i>	7,5	334, Мичиган, США	Rothstein, 1976b
<i>Dumetella carolinensis</i>	44	16, Онтарио, Канада	Scott, 1977
<i>Toxostoma rufum</i>	6,1	49, Канзас, США	Hill, 1976
<i>Sialia sialis</i>	15,2-17,5	28, Вирджиния, США	Woodward, Woodward, 1979
<i>Hyllocichla mustelina</i>	17,4-42,1	855, различные штаты США	Hoover, Brittingham, 1993
	47	154, Онтарио, Канада	Friesen, Wyatt, Cadman, 1999
<i>Poliophtila melanura</i>	31,5-45,7	Калифорния, США	Braden, McKernan, Powell, 1997
	66,7	6, Аризона, США	Taylor, 1966
<i>Salamospiza melanocorys</i>	15,5	142, Канзас, США	Hill, 1976
	20,8	77, Канзас, США	Wilson, 1976; цит. по Р. Lowther, 1984
<i>Passerella iliaca</i>	78	Калифорния, США	Airola, 1986
<i>Zonotrichia (Melospiza) melodia</i>	59,2	54, Иллинойс, США	Strausberger, 1998
	85	54, Онтарио, Канада	Scott, Lemon, 1996
<i>Zonotrichia leucophrys</i>	3,2	370, Калифорния, США	Petrinovich, Patterson, 1978

4.6. Виды-воспитатели буроголового коровьего трупиала и особенности ...

<i>Ammodramus savaannarum</i>	22,2	18, Канзас, США	Hill, 1976
	50,0	18, Канзас, США	Elliott, 1978
<i>Junco hyemalis</i>	39	Вирджиния, США	Wolf, 1987
<i>Spizella passerina</i>	22,1	77, Колорадо, США	Ortega, Ortega, 2001
	50,0	24, Иллинойс, США	Strausberger, 1998
	92	25, Онтарио, Канада	Scott, Lemon, 1996
	0,3	681, Пенсильвания, США	Burbans, Strausberger, Carey, 2001
	11,1	442, Миссури, США	Strausberger, 2001
<i>Spizella pusilla</i>	52,1	71, Иллинойс, США	Strausberger, 2001
	54,3	35, Канзас, США	Platt, 1975; цит. по Р. Lowther, 1984
	84,6	13, Канзас, США	Lowther, 1984
	31,9	69, Колорадо, США	Finch, 1983
<i>Pipilo aberti</i>	50,0	28, Канзас, США	Hill, 1976
<i>Spiza americana</i>	52,9	17, Небраска, США	Hergenhader, 1962
	69,4	620, Канзас, США	Zimmerman, 1983; цит. по Р. Lowther, 1984
	5,4	92, Южная Каролина, США	Whitehead, Schweitzer, Post, 2000
	48	115, Огайо, США	Eckerle, Breitwisch, 1997
	60,4	187, Онтарио, Канада	Scott, 1963; цит. по Н. Friedmann, 1966
<i>Cardinalis cardinalis</i>	69,5	95, Иллинойс, США	Strausberger, 1998c
	82	106, Онтарио, Канада	Scott, Lemon, 1996
	27,3	22, Южная Каролина, США	Whitehead, Schweitzer, Post, 2000
	13,6	22, Южная Каролина, США	Whitehead, Schweitzer, Post, 2000
	85,0	67, Иллинойс, США	Strausberger, 1998
<i>Passerina ciris</i>	35,3	17, Южная Каролина, США	Whitehead, Schweitzer, Post, 2000
	21	1885, Манитоба, Канада	Spencer, 1992, цит. по N. Davies, 2001.
	30,2-41,3	Манитоба, Канада	Weatherhead, 1989
<i>Dendroica petechia</i>	40	Калифорния, США	Airola, 1986
<i>Dendroica chrysoparia</i>	41,3	109, Онтарио, Канада	Clark, Robertson, 1981
	78,9	19, Техас, США	Pulich, 1965; цит. по Н. Friedmann, 1966
<i>Dendroica coronata</i>	39	Калифорния, США	Airola, 1986
<i>Dendroica kirtlandii</i>	6,6	1142, Мичиган, США	Mayfield, 1961
<i>Seiurus aurocapillus</i>	29,0	Массачусетс, США	Hersck et al., 2002
<i>Prothonotaria citrea</i>	0-20,3	Теннеси, США	Petit, 1989
<i>Geothlypis trichas</i>	16-36	149, Калифорния, США	Spautz, 1999
<i>Geothlypis (Oporornis) formosa</i>	3-60	Иллинойс, США	Morse, Robinson, 1999, цит. по N. Davies, 2001
<i>Wilsonia citrina</i>	42,8	14, Юж. Каролина, США	Sargent et al., 1997
<i>Icteria virens</i>	53	Пенсильвания, США	Stutchbury, 1997
	37,1	35, Южная Каролина, США	Whitehead, Schweitzer, Post, 2000

Окончание табл. 14

1	2	3	4
<i>Vireo atricapillus</i>	93,7	16, Оклахома, США	Szybowski, Clapp, Marshall, 1986
<i>Vireo bellii</i>	67,6	37, Канзас, США	Lowther, 1984
<i>Vireo solitarius</i>	48,7	78, Колорадо, США	Marvil, Cruz, 1989
<i>Vireo solitarius plumbeus</i>	51,9	185, Колорадо, США	Chase, Cruz, 1999
<i>Vireo gilvus</i>	до 80	Брит. Колумбия	Ward, Smith, 2000
<i>Icterus spurius</i>	50,0	28, Канзас, США	Lowther, 1984
	100,0	9, Иллинойс, США	Strausberger, 1998
	2,0	101, Иллинойс, США	Strausberger, 2001
	2,7	73, Южная Каролина, США	Whitehead, Schweitzer, Post, 2000
	7,7	1325, Вашингтон, США	Freeman, Gori, Rohwer, 1990
	2-32	Висконсин, США	Clotfelter, Yasukawa, 1999
<i>Agelaius phoeniceus</i>	27,5-34,1	Манитоба, Канада	Weatherhead, 1989
	21,9	228, Канзас, США	Hill, 1976
	22,9	240, Канзас, США	Lowther, 1984
	37,4	240, Иллинойс, США	Strausberger, 2001
	42,2	258, Сев. Дакота, США	Linz, Bolin, 1982
	54,2	59, Небраска, США	Hergenrader, 1962
<i>Sturnella magna</i>	70,0	40, Канзас, США	Elliot, 1978
<i>Sturnella neglecta</i>	6,9	29, Канзас, США	Hill, 1976
<i>Euphagus cyanocephalus</i>	7-50	Вашингтон, США	Robinson et al., 1995; цит. по N. Davies, 2001
<i>Spinus (Carduelis) pinus</i>	38,8	67, Канзас, США	Rolfs et al., 1974; цит. по R. Lowther, 1984
<i>Spinus (Carduelis) tristis</i>	54,9	51, Канзас, США	Hill, 1976
	9,4	234, Онтарио, Канада	Middleton, 1977
<i>Carpodacus mexicanus</i>	24,4	406, Онтарио, Канада	Kozlovic, Knappton, Barlow, 1996

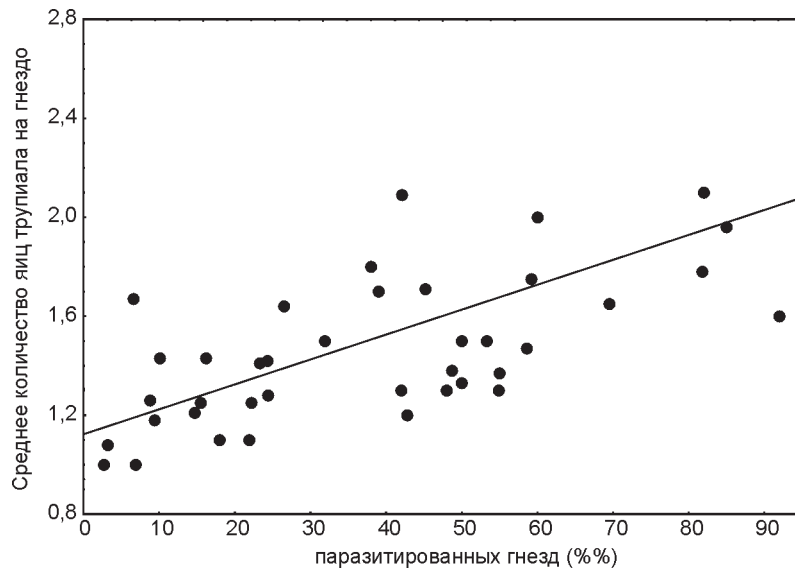


Рис. 28. Взаимосвязь интенсивности и уровня паразитизма буроголового коровьего трупиала в гнездах 28-ми видов-хозяев в США и Канаде. Interrelations of intensity and ratio of parasitism of Brown-headed Cowbirds in nests of 28 host-species in the USA and Canada.

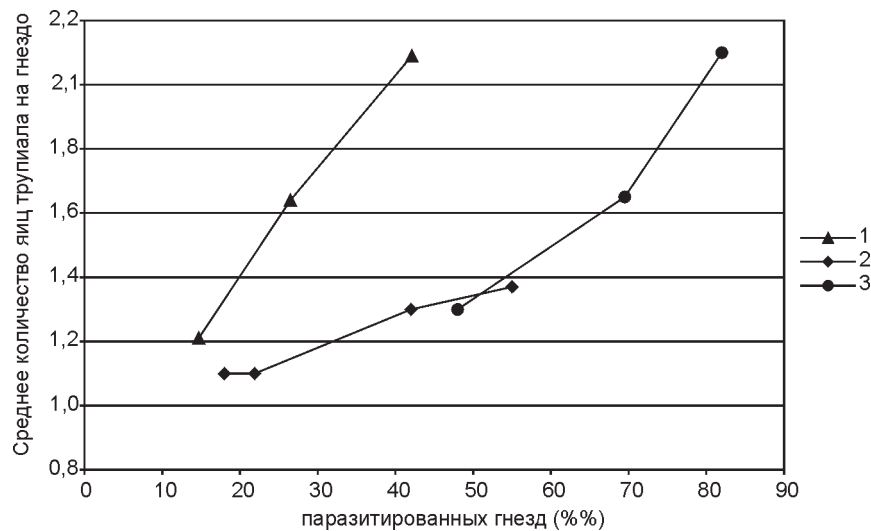


Рис. 29. Взаимосвязь интенсивности и уровня паразитизма буроголового коровьего трупиала в гнездах *Hylocichla mustelina* (1), *Agelaius phoeniceus* (2) и *Cardinalis cardinalis* (3). (Исходные данные: Hill, 1976; Hoover, Brittingham, 1993; Eckerle, Breitwisch, 1997; Scott, Lemon, 1996; Strausberger, Ashley, 1997; Strausberger, 1997, 2001). Interrelations of intensity and ratio of parasitism of Brown-headed Cowbirds in nests of *Hylocichla mustelina* (1), *Agelaius phoeniceus* (2) и *Cardinalis cardinalis* (3) (Data from: Hill, 1976; Hoover, Brittingham, 1993; Eckerle, Breitwisch, 1997; Scott, Lemon, 1996; Strausberger, Ashley, 1997; Strausberger, 1997, 2001).

по 5 яиц в гнезда двух и трех видов, а одна самка отложила 4 яйца в гнезда трех видов (Friedmann, 1963). В Мичигане одна самка трупяла сопровождаемая в течение 41 дня, отложила 19 яиц: 11 в гнезда певчей зонотрихии (*Zonotrichia (Melospiza) melodia*), 6 — золотистого лесного певуна (*Dendroica petechia*) и два — в гнезда эмпидонакса (*Empidonax traillii*). В то же время некоторые самки откладывали яйца в течение одного сезона в гнезда одного вида (18 яиц, в гнезда золотистого лесного певуна) (McGeen, McGeen, 1968; цит. по N. Davies, 2001). В другом случае из 25 яиц, отложенных одной самкой за сезон, 23 были подложены в гнезда малой воробьиной овсянки (*Spizella pusilla*) (Walkinshaw, 1949; цит. по N. Davies, 2001).

В среднем доля паразитированных гнезд различных видов на участке самки трупяла обычно не превышает 10—25 %. Так, в штате Канзас (США) частота паразитизма колебалась от 2,7 % у феба (*Sayornis saya*) до 100 % на кардинале (*Cardinalis cardinalis*), в среднем же у всех 14-ти видов составляла 21,3 % (Hill, 1976). В Техасе наиболее высокая степень паразитирования гнезд трупялом отмечена у виреонов (*Vireo atricapillus*, *Vireo griseus*), а у кардинала (*Cardinalis cardinalis*) и овсянкового кардинала (*Passerina ciris*) она была в 3—4 раза ниже (Barber, Martin, 1997). В Калифорнии средняя частота паразитирования гнезд 8-ми видов составляла 12,6 %, хотя у отдельных (*Passerella iliaca*) достигала 78 % (Airola, 1986). Такое соотношение может определяться малым (или большим) общим количеством гнезд отдельных видов, и тогда доля паразитированных гнезд может быть либо высокой, либо низкой (соответственно), либо предпочтением самками трупяла отдельных видов. Рассмотрим свойства, определяющие значение того или иного вида как хозяина буроголового коровьего трупяла и факторы, влияющие на частоту паразитизма.

Б. Страусбергер и М. Эшли выделяют следующие основные факторы, влияющие на частоту паразитизма трупяла у того или иного вида: «эффект местообитания», доступность гнезд потенциальных воспитателей, размеры и масса тела вида-хозяина и специфические особенности и качество вида-воспитателя (Strausberger, Ashley, 1997). Рассмотрим эти факторы, используя опубликованные различными авторами результаты исследований гнездового паразитизма буроголового трупяла.

«Эффект местообитания» может проявляться как сам по себе (открытые или лесные участки), так и в особенностях размещения гнезд на этих территориях потенциальных видов-хозяев (одиночно или агрегированно). По наблюдениям Б. Страусбергера и М. Эшли в шт. Иллинойс, на открытых территориях размножались четыре потенциальных вида-воспитателя трупяла (*Dolichonyx oryzivorus*, *Sturnella magna*, *Ammodramus saviannarum* и *Spiza americana*), но ни в одном из 22-х гнезд яиц или птенцов трупяла не отмечено. Кроме того, все эти виды не отмечены как дискриминирующие яйца паразита. В соседних лесных участках все обнаруженные девять гнезд *Vireo olivaceus*, *Hylocichla mustelina* и *Pheucticus ludovicianus* содержали яйца трупяла (Strausberger, Ashley, 1997). Вероятнее всего, отсутствие паразитизма в открытых местообитаниях было связано с сочетанием факторов, благоприятствующих хозяину в активной охране гнезд и препятствующих поведенческой тактике самки трупяла при поиске гнезд.

Специальные исследования влияния структуры ландшафта и фрагментации леса в штатах Калифорния, Айдахо, Монтана, Иллинойс, Индиана, Миннесота, Миссури, Висконсин и Мичиган (США) на распределение и паразитизм трупиала показали, что наиболее важным фактором встречаемости и обилия буроголовых трупиалов оказалось расстояние до крупных сельскохозяйственных угодий (не более 4-х км от них) (Verner, Ritter, 1983; Robinson et al., 1995; Tewksbury et al., 1999; Young, Hutto, 1999; Stribley, Haufler, 1999; Morse, Robinson, 1999, цит. по N. Davies, 2001). В штате Массачусетс гнезда золотоголового дроздового певуна (*Seiurus aurocapillus*), расположенные в островных участках леса, окружающих сельскохозяйственными территориями, чаще подвергались паразитизму трупиала, чем при отсутствии сельхозугодий (Hersek et al., 2002).

Сокращение растительности в новых поселках Центральной Бразилии оказалось благоприятным и для блестящего коровьего трупиала, предпочитающего сельскохозяйственные территории и городские районы (Cavalcanti, Pimentel, 1988). В то же время отмечены и противоположные тенденции в паразитизме трупиалов. Так, в провинции Онтарио (Канада) гнезда американского чижа (*Spinus (Carduelis) tristis*), расположенные в естественных местообитаниях, чаще подвергались паразитированию буроголовым трупиалом, чем в городе и пригороде (Middleton, 1977). «Эффект местообитания» может проявляться не только в общей структуре ландшафтов, но и в связи с биотопическими особенностями распределения видов-хозяев, пространственным размещением гнезд и деталями их конкретного окружения. В штате Миссури иктерии (*Icteria virens*) гнездились в небольших и более крупных «пятнах» кустарников, причем в последних чаще, чем ожидалось при случайном выборе. Гнезда, расположенные в небольших «пятнах», чаще разорялись хищниками, а паразитизм трупиала отмечен, в основном, в другой группе гнезд (Burhans, Thompson, 1999). Влияние агрегированного и разреженного размещения гнезд хозяев (Robertson, Norman, 1977; Folkers, 1982; Linz, Bolin, 1982; Freeman, Gori, Rohwer, 1990), степень укрытости гнезд хозяина (Burhans, 1997; Larison et al., 1998; Chase, Cruz, 1999; Spautz, 1999) и наличие удобных присад для наблюдений за ними самками трупиала (Clotfelter, 1998; Freeman et al., 1990) во многом определяли вероятность паразитирования и уже упоминались нами в разделе «Поиск гнезд».

подавляющее большинство случаев обнаружения яиц и птенцов трупиала относится к видам, имеющим открытые или полузакрытые гнезда. У типичных дуплогнездников, несмотря на отсутствие у них выраженного дискриминационного поведения (Rothstein, 1975), случаи паразитизма единичны (Hobson, 1974; Picman, 1986). То есть степень доступности гнезд потенциальных воспитателей положительно коррелирует с частотой паразитизма трупиала.

Среди видов-воспитателей буроголового трупиала большинство имеют сходную с ним или меньшую массу тела. Как показывают наблюдения, относительно крупные виды могут активно противостоять попыткам подложить яйцо самке трупиала (Friedmann, 1963; Slack, 1976; Neudorf, Sealy, 1992; цит. по В. Strausberger 1998a). В тех же случаях, когда подкладка яйца все же происходит (в гнезда таких видов), ни яйцо, ни

птенец трупиаала не имеют дополнительных преимуществ, как в гнездах мелких видов. Одним из немногих исключений является желтоголовый трупиаал (*Xanthocephalus xanthocephalus*), в гнездах которого, несмотря на меньшие размеры, птенцы буроголового трупиаала успешно конкурировали с птенцами хозяина за пищу, благодаря относительно большему размеру зева (Ortega, Cruz, 1992; цит. по D. Scott, R. Lemon, 1996). В целом успешность паразитирования трупиаала у крупных видов ниже (Wiley, 1988).

Другими качествами, определяющими значение потенциальных видов-хозяев как воспитателей птенцов трупиаала, являются видовые особенности дискриминационного (по отношению к яйцам паразита) и кормового поведения. Так, редкие случаи паразитирования трупиаала в гнездах деревенской ласточки (*Hirundo rustica*) Г. Фридманн объясняет резко различным (с трупиаалом) кормовым поведением слетков (Friedmann, 1963). По этой же причине древесные ласточки (*Tachycineta bicolor*) отмечены как неудачные воспитатели трупиаала (Mills, 1988). Мексиканская чечевица (*Carpodacus mexicanus*) — случайный хозяин буроголового коровьего трупиаала (Friedmann, 1966). По наблюдениям в Канаде, несмотря на средний уровень паразитирования гнезд (24,4 %), факты успешного выкармливания птенцов трупиаала этим растительноядным видом единичны. Так, из 127-ми яиц трупиаала в 99-ти гнездах мексиканской чечевицы под наблюдением до стадии вылупления дожили 79 (62,2 %) яиц, из них вылупилось 67 (52,7 % от общего количества отложенных яиц) птенцов. Однако птенцы трупиаала в гнездах чечевицы проживали в среднем только 3,2 дня. Масса птенцов была на 22 % ниже, чем нормальная для данного возраста. В итоге лишь один птенец трупиаала вылетел из гнезда чечевицы в возрасте 14 дней, но уже на следующий день был обнаружен мертвым. Погибших от истощения птенцов трупиаала находили либо в гнездах (35,6 %), либо под ними на земле (64,4 %). Причем последних удаляли из гнезд взрослые чечевицы (Kozlovic, Knapton, Barlow, 1996). Гибель птенцов трупиаала из-за несоответствия кормов отмечена также в гнездах домового воробья (*Passer domesticus*) и американского чижа (*Spinus (Carduelis) tristis*) (Eastzer et al., 1980; цит. по D. Kozlovic, R. Knapton, J. Barlow, 1996; Middleton, 1977). По этой же причине может погибать значительная часть птенцов трупиаала в гнездах американского кедрового свиристеля (*Bombycilla cedrorum*) (Rothstein, 1976b). В Пуэрто-Рико среди видов-воспитателей блестящего коровьего трупиаала не были отмечены исключительно растительноядные и виды с необычными способами передачи корма птенцам (например, голуби) (Wiley, 1988).

Одним из важнейших факторов, определяющих значение вида как хозяина буроголового коровьего трупиаала, является его отношение к подложенным яйцам паразита. Учитывая это, дискриминационное поведение видов-воспитателей трупиаалов рассмотрено в отдельном разделе (см. раздел 5.3.3.3).

В целом, характеризуя особенности биологии основных видов-воспитателей трупиаала, можно отметить, что все они обладают рядом общих свойств: доступными для подкладки яиц гнездами; относительно высокой численностью; сходными или меньшими размерами тела; периодом размножения, совпадающим со сроками размножения трупиаала; отсут-

ствием или слабой дискриминацией подкладываемых яиц; способностью выкармливать птенцов насекомыми (или преимущественно насекомыми).

4.7. УСПЕШНОСТЬ РАЗМНОЖЕНИЯ БУРОГОЛОВОГО ТРУПИАЛА У РАЗЛИЧНЫХ ВИДОВ-ВОСПИТАТЕЛЕЙ.

Отсутствие четкой «видовой» специализации трупиала в паразитировании приводит обычно к тому, что на своем участке самка подкладывает яйца в гнезда нескольких видов. При такой ситуации часть яиц неизбежно попадает «неудачным» видам. Среди них одни обладают способностью различать подложенные трупиалом яйца и избавляться от них. Другие принимают и насиживают яйца, но неспособны нормально выкормить птенцов трупиала. И только у некоторых видов птенцы трупиала благополучно вылетают из гнезд. Доля таких случаев в целом невысока и составляет по обобщенным нами данным наблюдений за судьбой 1717 яиц в гнездах 22-х видов-хозяев $60,3 \pm 1,77$ %, вылупившихся и $24,3 \pm 1,03$ % птенцов-слетков от общего числа отложенных яиц. Причем, в отличие от обыкновенной кукушки, у трупиала наибольшая доля гибели приходится на стадию выкармливания птенцов (62 %), а не на насиживание (38 %). Вероятно, такая относительно невысокая успешность размножения, предопределяет потребность откладки значительного числа яиц каждой самкой трупиала. По подсчетам Д. Скотта и С. Энкея, при средней скорости откладки 0,73 яйца в день каждая продуцирует до 40 яиц в год, а с учетом средней продолжительности жизни (2 года) — до 80-ти яиц, что соответствует выживаемости в среднем 15 % слетков от числа отложенных яиц, 50 % слетков — до приобретения ими самостоятельности и 40 % молодых — до наступления половозрелости (Scott, Ankey, 1980). По другим данным, до самостоятельности доживает 67 % слетков трупиала (Wolf, 1987).

Основной причиной гибели яиц и птенцов трупиала в гнездах красного кардинала является хищничество — 53,4 % всех отложенных яиц. Различные формы дискриминации яиц гнездового паразита развиты слабо: 2,7 % яиц трупиала зарыты в подстилку гнезда и 2,0 % брошены в гнезда до завершения кладки. Напротив, в гнездах золотистого лесного певуна хищниками было уничтожено только 3,5 % яиц в кладках, а основной отход происходил из-за оставления кладок (43,4 %) и замуровывания подложенных трупиалом яиц в подстилку (35,1 %) (Scott, Lemon, 1996).

В гнездах таких видов, как *Zonotrichia leucophrys*, *Sayornis phoebe*, *Ammodramus savannarum*, *Vireo olivaceus*, *Eremophila alpestris*, *Junco hyemalis*, *Euphagus cyanocephalus*, успешно выкармливаются от 30 до 70 %, в среднем — 47,8 % птенцов буроголового трупиала (Klaas, 1975; Hill, 1976; Petrinovich, Patterson, 1978; Wolf, 1987; Scott, Lemon, 1996). В гнездах таких видов, как *Carpodacus mexicanus*, *Spinus (Carduelis) tristis*, *Spinus (Carduelis) pinus*, *Cistothorus palustris*, *Calamospiza melanocorys*, *Dumetella carolinensis*, *Sturnella magna*, случаи успешного выкармливания птенцов трупиала единичны или не превышают 10 % от числа отложенных яиц (Hill, 1976; Middleton, 1977; Scott, 1977; Elliott, 1978; Eastzer et al., 1980; цит. по D. Kozlovic, R. Knapton, J. Barlow, 1996; Picman, 1986).

4.8. ВЛИЯНИЕ ТРУПИАЛОВ НА УСПЕШНОСТЬ РАЗМНОЖЕНИЯ И ЧИСЛЕННОСТЬ ВИДОВ-ВОСПИТАТЕЛЕЙ.

Влияние паразитизма буроголового коровьего трупияла на успешность размножения видов-хозяев проявляется в повышении доли брошенных кладок, уменьшении размера кладки (выводка) хозяина и, как следствие, в общем снижении итоговой успешности размножения. Оставление гнезд хозяевами после подкладывания яйца трупияла отмечено лишь у некоторых видов и не является общей стратегией защиты от паразитизма. Подобные случаи зарегистрированы, например, у *Sayornis phoebe* (9,1 % брошенных паразитированных кладок) (Klaas, 1975), *Spizella passerina* (29 % паразитированных гнезд и 5 % — нет) (Ortega, Ortega, 2001). Малая воробьиная овсянка (*Spizella pusilla*) в штате Иллинойс бросила 48 % гнезд с подложенными яйцами трупияла и ни одного — без яиц паразита. В штате Миссури — 45 % паразитированных гнезд и за тот же период только 1,0 % непаразитированных (Strausberger, 2001).

Снижение размеров кладок и выводков отмечено практически у всех видов-хозяев буроголового трупияла, что является следствием изъятия части яиц самкой трупияла при подкладке своего (Graber, 1961; цит. по Н. Friedmann, 1966; Mayfield, 1961; Klaas, 1975; Middleton, 1977; Elliott, 1978; Smith, 1981; Finch, 1983; Wolf, 1987; Marvil, Cruz, 1989; Eckerle, Breitwisch, 1997; Chace, Cruz, 1999; Spautz, 1999 и другие). Снижение размера кладки отмечено в среднем от 0,3 яйца в гнездах кардинала (*Cardinalis cardinalis*) (Eckerle, Breitwisch, 1997) до 1,87 — у лесного певуна (*Dendroica kirtlandii*) (Mayfield, 1961). Общая средняя по всем обработанным источникам (видам) составила 0,9 яйца на гнездо.

Снижение итоговой успешности размножения различных видов-воспитателей в результате паразитирования буроголовым трупиялом составляло: у *Dendroica petechia* — 36 % (с 80 % в гнездах без паразитизма до 44 % с трупиялом) (Clark, Robertson, 1981; Goossen, Sealy, 1982); так же у *Dendroica kirtlandii* в штате Мичиган — на 36 % (Mayfield, 1961); у *Vireo solitarius* доля вылупившихся яиц снижалась с 83 до 61 %, а вылет птенцов — с 69 до 18 % (Marvil, Cruz, 1989); у *Vireo plumbeus* — с 73,5 до 43,9 % (вылупление) и с 54,4 до 14,6 % (вылет) (Chace, Cruz, 1999); в гнездах *Empidonax traillii* успешность гнездования снижалась с 56,3 до 18,2 % (Sedgwick, Knopf, 1988); в гнездах *Spizella pallida*, *S. passerina*, *S. pusilla* (шт. Миннесота) отмечено снижение в среднем на 34 % (Buech, 1982); у *Sayornis phoebe* — на 18 % (Klaas, 1975). Сходная ситуация отмечена наблюдениями за успешностью размножения *Pipilo aberti* (Finch, 1983), *Zonotrichia melodia* (Smith, 1981), *Cardinalis cardinalis* (Eckerle, Breitwisch, 1997), *Seiurus aurocapillus* (Hersek et al., 2002) и других видов. Обобщенные данные по 15-ти видам-хозяевам трупияла показывают снижение доли благополучно вылетевших птенцов (от числа отложенных яиц) в среднем на 35,6 %. То есть причиной гибели более трети ежегодного потомства обычных видов-хозяев трупияла является гнездовой паразитизм.

В то же время, как показывают исследования, паразитизм буроголового трупияла — не единственный фактор, снижающий успешность размножения упомянутых видов. Соизмеримые или даже большие потери яиц (кладок) и птенцов (выводков) происходят из-за хищничества. Так,

снижение итоговой успешности размножения различных видов-воспитателей трупиала из-за гибели гнезд от хищников составляло 22—84,1 % от общего количества отложенных яиц. В штате Пенсильвания основной причиной гибели гнезд капюшонной вильсонии (*Wilsonia citrina*) являются хищники, которые уничтожают 22—52 % кладок (Stutchbury, 1997). В штате Южная Каролина у этого же вида гибнет от хищничества 39 % гнезд, а у *Oporornis formosus* — 27 % (Sargent et al., 1997). Здесь же гибель яиц и птенцов голубой гуираки (*Guiraca caerulea*) от паразитизма трупиала составляла 2,9 %, тогда как от хищников — 84,1 % (Whitehead, Schweitzer, Post, 2000). В провинции Онтарио (Канада) от хищничества ежегодно погибает 36 % кладок американского чижа (*Spinus (Carduelis) tristis*) (Middleton, 1977). Главной причиной снижения успешности размножения обыкновенной воробьиной овсянки (*Spizella passerina*) является хищничество (53 %), так как на долю паразитизма приходится только 6 % (Ortega, Ortega, 2001). Сходная ситуация отмечена наблюдениями за успешностью размножения *Zonotrichia melodia*, *Spizella passerina*, (Martin, 1993; цит. по D. Scott, R. Lemon, 1996.), *Cardinalis cardinalis* (Scott, Lemon, 1996; Eckerle, Breitwisch, 1997), *Polioptila melanura californica* (Braden, McKernan, Powell, 1997), *Agelaius phoeniceus* (Clotfelter, Yasukawa, 1999a,b). Обобщенные данные показывают, что снижение доли благополучно вылетевших птенцов (от числа отложенных яиц) из-за хищничества составляет в среднем 46,0 %, что даже несколько выше, чем от паразитизма.

Тем не менее, по мнению ряда исследователей, интенсивный паразитизм трупиала может приводить к снижению численности некоторых видов-воспитателей. В основном это происходит в результате выбрасывания самкой трупиала яиц хозяина (Lorenzana, Sealy, 1999). В большинстве исследований цена паразитизма трупиала определяется как различие числа вылетевших птенцов хозяина в гнездах, подверженных и не подверженных паразитированию. Результаты показывают, что паразитизм значительно снижал продуктивность видов-хозяев, причем более крупные виды птиц в меньшей степени страдали от паразитизма трупиала, чем более мелкие виды.

В ряде случаев были использованы специальные методы контроля численности буроголовых трупиалов для сохранения популяций: *Dendroica kirtlandii* (Kelly, DeCapita, 1982), *Polioptila melanura californica* (Braden, McKernan, Powell, 1997), *Wilsonia citrina* (Stutchbury, 1997), *Empidonax traillii* (Whitfield, Enos, Rowe, 1999), *Vireo bellii pusillus*, *Vireo atricapillus*, *Empidonax traillii extimus*, *Dendroica chrysoparia* (Hall, Rothstein, 1999). Однако очевидных и ощутимых результатов увеличения численности сохраняемых видов не наблюдали. По мнению большинства исследователей, главными причинами снижения численности ряда видов-хозяев трупиала являются разрушение естественных местообитаний в местах размножения и хищничество. Среди других причин — паразитизм трупиала, лесные пожары и состояние мест зимовок (Mayfield, 1961; Smith, 1981; Kelly, DeCapita, 1982; Crzybowski, Clapp, Marshall, 1986; Marvil, Cruz, 1989; Eckerle, Breitwisch, 1997; Braden, McKernan, Powell, 1997; Stutchbury, 1997; Burhans, Thompson, 1999; Clotfelter, Yasukawa, 1999a, b; Whitfield, Enos, Rowe, 1999; Sukes, Clench, 1998; цит. по N. Davies, 2001.

Глава 5. ВНУТРИВИДОВОЙ ГНЕЗДОВОЙ ПАРАЗИТИЗМ У ПТИЦ (РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ХАРАКТЕРИСТИКА ЯВЛЕНИЯ)

Факты обнаружения кладок с яйцами, подложенными конспецифичными самками, известны давно, для многих видов и чаще всего описывались как случайные и аномальные. Первой попыткой обобщения этих разрозненных фактов была работа У. Уом-Тов (1980). В ней упомянуто 55 видов птиц, в гнездах которых зарегистрированы внутривидовые подкладки яиц (Уом-Тов, 1980). В последующих обобщающих исследованиях количество видов возросло и достигло, по данным Р. В. МакУиртера (1989), 79, по данным Ф. С. Рохвера, С. Фримана (1989) — 141 вида. Наибольшее количество исследований и обзоров касается внутривидового паразитизма гусеобразных (Сайлер, 1992; Веаучамп, 1997, 1998; Еадие, Шерман, Семел, 1998;). В последней опубликованной сводке были упомянуты уже 236 видов, у которых зарегистрирован внутривидовой паразитизм (Уом-Тов, 2001). Анализ отечественных публикаций и материалов зарубежных работ позволил дополнить этот список и увеличить количество видов до 303 (рис. 30, приложение 1).

Общая динамика накопления знаний о внутривидовом паразитизме у различных видов птиц свидетельствует, с одной стороны, о неослабевающим интересе к явлению, с другой — о совершенствовании методов идентификации паразитических яиц. Поскольку при внутривидовом паразитизме подкладка яиц происходит в гнезда конспецифичных особей, заре-

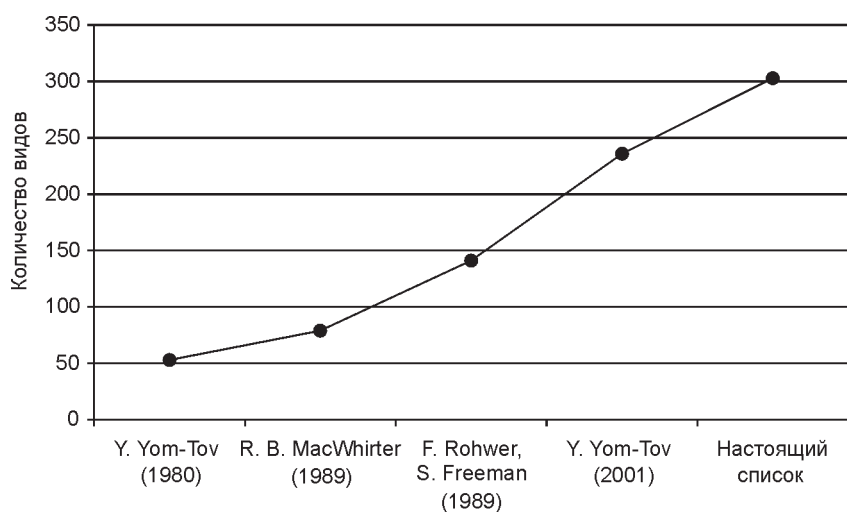


Рис. 30. Динамика накопления сведений о случаях внутривидового паразитизма у различных видов птиц. Dynamics of revision of data concerned to the cases of intraspecific brood parasitism in different bird species.

гистрировать такие случаи не всегда просто. К настоящему времени разработаны и используются орнитологами различные специальные методы.

5.1. ОБЗОР МЕТОДОВ ИДЕНТИФИКАЦИИ КЛАДОК С ЯЙЦАМИ, ПОДЛОЖЕННЫМИ КОНСПЕЦИФИЧНЫМИ ОСОБЯМИ.

5.1.1. Полевые и лабораторные методы исследований.

Исследования внутривидового паразитизма базируются на различных методах определения подложенных яиц. Их можно объединить в две группы: полевые орнитологические методы (не требующие специального оборудования и затрат) и лабораторные (образцы получают, как правило, в полевых условиях), а сам анализ осуществляется в лаборатории и требует специального оборудования и реактивов.

К первой группе относятся:

- Прямые полевые наблюдения за ходом откладки яиц и насиживания. Основными критериями являются: появление двух и более яиц в день; появление новых яиц после завершения кладки; особо асинхронное вылупление птенцов; случаи сверхувеличенных размеров кладок.

- Исследование внешней морфологии яиц в кладках (индивидуальные особенности самок, проявляющиеся в окраске яиц; оценки вариации размеров яиц в кладке).

- Морфологическое обследование яичников самок, приступивших к насиживанию кладки.

- Экспериментальные методы, основанные на физиологических особенностях формирования яйца.

Ко второй группе относятся:

- Генетические и биохимические тесты (доказательства). Гибридизация мини- и микросателлитных ДНК (метод ДНК-дактилоскопии), анализ гомозиготных аллелей, контроль генетически детерминированных окрасочных морф. Биохимический метод основан на белковом полиморфизме яиц, поскольку белок альбумин имеет самоцье происхождение. Оценки производятся по результатам электрофореза белков.

Генетическим доказательством внутривидовых подкладок яиц у голубого тетерева послужил анализ гомозиготных аллелей (Redfield, 1973, цит. по Y. Yom-Tov, 1980). Существование двух морф окраски позволило идентифицировать случаи внутривидового паразитизма у белых гусей, когда в гнездах «белых» родителей появлялись птенцы «голубой» морфы (Cooke и Mirsky, 1972 цит. по Y. Yom-Tov, 1980; B. Rattray, F. Cooke, 1984; D.B. Lank, R.F. Rockwell, F.Cooke, 1990). Методом ДНК-дактилоскопии доказано смешанное происхождение птенцов в гнезде эму (Taylor et al., 2000), береговой ласточки (Alves, Bryant, 1998), зебровой амадины (Birkhead et al., 1990) и других видов. Методом электрофореза белков доказаны случаи внутривидового паразитизма у обыкновенного скворца (Romagnano, McGuire, Power, 1989; Romagnano, Hoffenberg, Power, 1990).

Данная группа методов в настоящее время обладает наибольшей степенью достоверности, особенно метод ДНК-дактилоскопии, позволяющий определить не только случаи подкладки яиц, но и факты происхождения птенцов от внепарных копуляций. Эти методы, несмотря на явное лидер-

ство в точности, имеют ряд проблем и недостатков. В частности, это необходимость использования достаточно дорогостоящих материалов и оборудования, владение специальными биохимическими методами исследований и, главное, — необходимость взятия биологических образцов у птенцов и их «родителей». Последнее может быть существенно лимитировано вероятностью гибели взрослых птиц и особенно — высокой вероятностью гибели самого гнезда и, соответственно, птенцов. По обобщенным оценкам, гибель гнезд от различных причин может достигать 40—80 % у открытогнездящихся и 10—40 % у закрытогнездящихся видов птиц. Причем, существенная часть гнезд гибнет на стадии откладки и насиживания яиц. Кроме того, для большинства видов птиц обычными являются естественная эмбриональная гибель и неоплодотворенные яйца. Их суммарное значение может достигать 10 % отложенных яиц.

Таким образом, возможность использования этих методов может быть ограничена гнездами, для которых установлен размер полной кладки, все яйца оказались оплодотворенными, все птенцы успешно вылупились и дожили до возраста взятия проб, взрослые птицы пойманы на гнезде (у гнезда) и получены образцы ткани. Однако данные «неудобства» имеют значение только для оценки доли гнезд с подложенными яйцами в популяции. Для доказательства самого факта внутривидового паразитизма (наличия яиц конспецифичных самок в гнезде и случаев внепарных копуляций) метод ДНК-дактилоскопии является самым точным и удобным. Б. Страусбергером и М. Эшли в США и независимо от них М. Андерссоном и М. Эхлундом в Швеции недавно доказана возможность ДНК-дактилоскопии анализа с использованием не крови птенцов, а скорлупы, подскорлуповых оболочек яиц и эмбрионов, сохраняя их жизнеспособность (Andersson, Åhlund, 2001; Strausberger, Ashley, 2001).

Тем не менее методы первой группы часто также достаточно надежны, а сочетание с относительной простотой делает их популярными среди многих орнитологов. Рассмотрим наш опыт, а также особенности применения этих методов другими исследователями.

Прямые полевые наблюдения за ходом откладки яиц и насиживания. Критериями внутривидовых подкладок являются: появление двух и более яиц в день; появление новых яиц после завершения кладки; особо асинхронное вылупление птенцов; случаи сверхувеличенных размеров кладок. Кроме того, в ряде исследований было использовано вскрытие и морфологическое обследование яичников самок, приступивших к насиживанию кладки, а также метод, использующий физиологические особенности формирования яйца.

Последний предложен Ж. Арамисом (Haramis et al, 1983, цит. по J. M. Eadie, K.M. Cheng, C.R. Nichols, 1987) и осуществляется с помощью инъекции тетрациклина. Он основан на том, что тетрациклин связывается с кальцием при формировании скорлупы и обуславливает характерное свечение в ультрафиолетовом свете. Однако этот метод имеет ряд существенных ограничений. Д. Эди, К. Шенгом и К. Николс показано, что тетрациклин включается в кальциевый метаболизм птицы и влияет на ее репродуктивные способности (Eadie et al., 1987). Опыты с домашними курами (три серии) показали, что различные дозы тетрациклина во всех

случаях давали характерное свечение скорлупы в ультрафиолетовом свете. Эффект сохранялся в течение 20 дней после инъекции, причем интенсивность свечения не зависела от дозы тетрациклина. Отрицательные последствия инъекции тетрациклина проявлялись в сокращении яйценоскости у кур. В то же время птенцы, вылупившиеся из этих яиц, не отличались ни размером, ни поведением (Eadie et al., 1987). Возможные отдаленные последствия пока не изучены.

Таким образом, при использовании тетрациклина нельзя оценивать величину кладки и энергетические затраты самки, но можно идентифицировать «чужие» яйца в гнездах. В природных условиях применение этого метода имеет очевидные сложности и ограничения.

Морфологическое обследование яичников самок, приступивших к насиживанию кладки. Метод основан на морфологических различиях овулировавших (лопнувших) и других фолликулов в яичнике самки. Данный метод регистрации количества отложенных яиц был предложен давно М. М. Слепцовым (1948). Под бинокляром отличия фолликулов, как правило, хорошо видны, так как овулировавшие фолликулы крупнее и имеют характерный рубец от разрыва. Со временем эти различия нивелируются, поэтому точное определение числа овулировавших фолликулов возможно сразу после завершения кладки. К моменту вылупления птенцов (например у гусеобразных) различия полностью исчезают, так как фолликулы полностью регрессируют (Seme, McGraw, 1991). Этим методом определены случаи внутривидовых подкладок и потерь яиц у морянки (*Clangula hyemalis*) (Дементьев и др., 1952), обыкновенного скворца (Davis, 1958; Нумеров, 1978; Kennedy, Stouffer, Power, 1989). Негативным моментом этого метода является необходимость умерщвления обследуемых птиц.

Контроль последовательности откладки яиц, насиживания и вылупления птенцов — один из самых простых и часто используемых методов наблюдений за гнездовой жизнью птиц. Его с успехом можно применять для выявления случаев внутривидовых подкладок яиц. Осмотр содержимого гнезд необходимо проводить 2—3 раза в сутки (в период откладки яиц и вылупления птенцов) и регулярно в течение периода насиживания. Яйца метят по порядку откладки, используя доступные средства. Мы делали это, используя простой мягкий карандаш и бесцветный лак.

подавляющее большинство видов воробьиных птиц и некоторые виды других систематических групп откладывают одно яйцо в сутки. Появление в кладке 2-х яиц в течение суток, без пропусков в откладке в предыдущий и последующий дни, может быть критерием подкладки яйца другой самкой. Более 90 % случаев подкладок яиц в гнездах обыкновенного скворца нам удалось выявить таким способом (см. 5.3.2.). В Нью-Джерси метод наблюдений за откладкой позволил выявить 48 (90,6 %) из 53 случаев. (Romagnano, Hoffenberg, Power, 1990). По наблюдениям в шт. Миссури (США), увеличение кладок каролинской утки (*Aix sponsa*) происходило в среднем на 1,76 яйца в день. В отдельных случаях в гнезде появлялись до 7—8 яиц в день (Semel, Sherman, 1986). В Туркмении в гнездах камышиниц (*Gallinula chloropus*) неоднократно наблюдали откладку более, чем одного яйца в день (Чернов, 1990). Данный метод был исполь-

зован также для выявления случаев внутривидовых подкладок яиц у европейского кеклика (*Alectoris graeca*) (Mackie, Buechner, 1963; цит. по Yom-Tov, 1980), рыжей свистящей (*Dendrocygna bicolor*) и осенней (*Dendrocygna autumnalis*) уток (Dickey, Van Rossem, 1923; Delnicki, Bolen, Cottan, 1976; цит. по Yom-Tov, 1980) и других видов.

5.1.2. Внутрикладковая изменчивость яиц и ее использование для определения кладок с подложенными яйцами.

С помощью исследования внешней морфологии яиц в кладках (индивидуальные особенности самок, проявляющиеся в окраске яиц; степень вариации размеров яиц в кладке) установлены случаи внутривидового паразитизма у двух видов ласточек: деревенской и белолобой (Brown, Sherman, 1989), делавэрской чайки (Fetteroli, Blokpoel, 1984), восточного королевского тиранна (Bischoff, Murphy, 1993), камышницы (McRae, 1997), обыкновенного гоголя (Pöysä H., et. al 2001) и ряда других видов. Мы использовали оценку вариабельности яиц в кладках для обыкновенного скворца для этих же целей (см. раздел 5.3.2.).

Исследование внешней морфологии яиц в кладках, учитывая индивидуальные особенности самок, проявляющиеся в окраске яиц, также можно использовать для выявления случаев внутривидового паразитизма. Например, индивидуальные особенности пигментации яиц виргинской американской куропатки (*Colinus virginianus*), месопотамского воробья (*Passer moabiticus*) и северного маскового ткача (*Ploceus taeniopterus*) позволили идентифицировать яйца, подложенные другими самками (Rosene, 1969, цит. по Yom-Tov, 1980; Yom-Tov, 1980; Jackson, 1992). Возможность определения последовательности отложенного яйца в кладке сизой чайки (*Larus canus*) на основании характеристик скорлупы яйца показана П. Навроцким (Nawrocki, 1989). Соответственно, «сбой» в последовательности может рассматриваться, как потенциальный случай потери яйца или внутривидовой подкладки. Общая закономерность, установленная П. Навроцким, состоит в том, что в кладках сизых чаек из 3-х яиц возрастает количество штрихов и черточек по сравнению с округлыми пятнами в зависимости от очередности снесения яйца, от 1-го к 3-му. Если же штрихов и черточек нет ни на одном из яиц кладки или же они многочисленны на всех, — пятна на 3-м яйце мельче, чем на первом и втором. Вероятная ошибка определения первого яйца довольно высока — 27 % (n= 55). Однако достоверность определения 3-го яйца существенно выше: ошибка у опытных исследователей <2 % (n=136), у лиц, не имеющих опыта, — около 5 % (протестировано 35 человек, n= 350) (Nawrocki, 1989).

Рассмотрим некоторые особенности применения морфологических методов оценки вариабельности яиц в кладках для выявления случаев внутривидового паразитизма в кладках камышницы (*Gallinula chloropus*). В 1991—1992 гг. в Англии для определения подложенных яиц С. МакРи использовала наблюдения за последовательностью их откладки, цветные фотографии кладок и морфологические характеристики (масса, длина, диаметр), а также метод ДНК-дактилоскопии в качестве контроля (McRae, 1997). Результаты анализа приведены в табл. 15. По отдельности каждый критерий позволял определить 10—63 % подложенных яиц. По всем

морфологическим параметрам, используя сведения о длине, диаметре, массе, форме и особенностях окраски яиц, удается правильно идентифицировать подложенные другими самками яйца в 80 % кладок камышниц. А дополнение этих критериев (1—4) информацией о ходе откладки яиц позволило выявить все случаи (100 %) внутривидовых подкладок яиц.

В другом исследовании использованы данные из трех популяций обыкновенного гоголя (*Vicephala clangula*), гнездящихся в местечке Evo (61°10' N, 25°05' E, 1996—1999 гг.), Intsila (61°35' N 29°40' E, 1992—1999 гг.) и Maaninka (63°09' N 27°17' E, 1999). Популяции расположены в 220 км друг от друга и, по данным кольцевания, обмен особями не отмечен. Средний размер кладок без подложенных яиц составил 9,2 яйца на гнездо (n=596), для кладок с паразитическими яйцами — 12,4 (n=21) самок (Röysä H., et. al., 2001).

Объединением и комбинированием данных этих трех популяций были созданы экспериментальные кладки, которые включали яйца, по крайней мере, трех различных самок. Случайным образом были выбраны по три яйца от каждой первоначальной кладки и созданы экспериментальные кладки по 9 яиц. Всего было сформировано 72 кладки по 3 яйца и из них же 24 кладки по 9 яиц. Для анализа использованы основные морфологические показатели — длина и диаметр. Кроме длины и диаметра яиц, вычислили массу каждого яйца, используя уравнение Ровера

Таблица 15

Результаты определения паразитических яиц (ПЯ) в кладках камышницы по внешней морфологии (контроль — метод ДНК-дактилоскопии, 20 кладок) по S. McRae (1997).

Accuracy of some field methods for identifying parasitic eggs based on a sample of ten parasitized and ten nonparasitized clutches of Moorhen eggs as verified by DNA fingerprinting (by S. McRae, 1997)

№	Критерии оценки Criteria for identifying a parasitic egg	%% правильно определенных кладок с ПЯ %% of parasitic eggs correctly identified	%% правильно определенных кладок без ПЯ %% of non- parasitized nests identified	Всего правильно определено (%%) Percentage of total correct
1	Цветная фотография кладки Colour photograph	10	70	40
2	Длина и диаметр яиц Length and diameter eggs	47	90	62
3	Длина, диаметр и масса яйца Weight, length and diameter eggs	63	80	72
4	Вместе критерии 1+3 Combination of 1+3	60	100	80
5	Откладка 2-х яиц в день Two eggs laid the same day	60	100	100
6	Откладка яиц (более чем через 2 дня) после завершения кладки Egg laid >2 days after clutch completion	40		
7	Вместе все критерии Combination of 1+6	100	100	100

(Rohwer), для водоплавающих птиц. Предварительно расчетами доказано, что по средним размерам яиц изученные популяции достоверно не различались.

Для статистических расчетов был применен стандартный метод оценки сходства — Евклидово расстояние. Впервые данный критерий был использован Джоном Эди и рекомендован для идентификации кладок 2-х и более самок исландского гоголя (Eadie, 1989; цит. по Н. Røysä et al., 2001). Используя эту меру сходства, он вычислял Евклидово расстояние для каждой пары яиц в пределах кладки. Д. Эди установил, что расстояние между двумя наиболее несходными яйцами (максимальное Евклидово расстояние, MED) в кладках одной самки, как правило, не превышало значения 2,5 и не было никогда больше, чем 3,0. В кладках 2-х и более самок значение MED всегда было более 3,0 (Eadie, 1989, цит. по Røysä H., et.al 2001). Исследования Х. Пойса в Финляндии полностью подтвердили полученные результаты Д. Эди, полученные для исландского гоголя в Канаде (Røysä H., et. al 2001). То есть основанные на принципе: вариабельность яиц в кладке одной самки ниже, чем вариабельность яиц между кладками (самками), позволяет с помощью метода Эди идентифицировать кладки гоголя.

Таким образом, использование параметров внешней морфологии яиц (длина, диаметр, масса, форма и особенности окраски) в сочетании с наблюдениями за ходом откладки яиц может дать достаточно точную информацию о наличии подложенных яиц в кладках (случаях внутривидового паразитизма).

5.1.3. Случаи появления новых яиц после завершения кладки.

После завершения кладки у самок наблюдается интенсивный регресс размеров яичника, поэтому для надежной идентификации необходимо осматривать фолликулы сразу после завершения кладки. У отдельных видов период, свидетельствующий о завершении кладки, может быть различным (у воробьинообразных — 2—3 дня насиживания), но к фактам появления яиц в насиженных кладках нужно относиться с осторожностью. В орнитологической литературе описано множество случаев «задержки в откладке последнего яйца». Не сомневаясь в целом в реальности подобного явления, считаем, что эти общеизвестные факты требуют дополнительной проверки на принадлежность этого последнего яйца самке-хозяйке гнезда. Данный метод позволил идентифицировать первые случаи внутривидового паразитизма у обыкновенного скворца (Үом-Тов, Dunnet и Anderson, 1974). Как следствие откладки яиц в завершенные и насиженные кладки, в таких гнездах наблюдается сверхасинхронное вылупление птенцов и увеличенный размер кладок (см. ниже).

Перечисленные полевые методы просты, надежны, но имеют и недостатки. Они требуют достаточно существенных временных затрат (если гнезд под контролем много); часть случаев внутривидовых подкладок остается незарегистрированной, так как отдельные яйца иногда исчезают из гнезд; и самое существенное, что при столь частых посещениях гнезд часть кладок оставляется птицами или гибнет от хищников (эффект присутствия исследователя) (Нумеров, 2002).

5.1.4. Об увеличенных размерах кладок у птиц.

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; Klomp, 1970; Loman, 1982; Паевский, 1985; и другие). Кроме того, установлены особенности изменчивости размеров кладок отдельных экологических и систематических групп птиц (Lack, 1967; Johnsgard, 1973; Safriel, 1975; Зимин, 1988). Кроме общеизвестных — обилия и доступности пищи в предгнездовой период, — установлено влияние на размер кладки широты, долготы или высоты над уровнем моря (Wagner, 1957; Royama, 1969; Krementz, Handford, 1984; Ковшарь, 1971), хищничества (Ricklefs, 1970) и других факторов. Этими исследованиями показано, что размер кладки любого вида птиц является результирующей видовых, генетически детерминированных признаков, воздействий факторов среды и биотического окружения (сила, направленность и стабильность влияния), внутривидовых механизмов (плотность популяции, возраст самок) и других. В последние годы интенсивно разрабатывается направление, связанное с выявлением уровня видовой детерминированности размера кладки, на основе определения главенствующей роли тактильного или гормонального контроля размера кладки (Haywood, 1993). Многие виды при потере (исчезновении) яйца из кладки докладывают дополнительные яйца, пока не наступит момент «тактильного или визуального удовлетворения» количеством отложенных яиц, а затем приступают к насиживанию полной кладки. Другие, имея четко определенное количество созревших фолликулов, откладывают соответствующее число яиц, и в случае исчезновения некоторого количества яиц размер кладки уменьшается.

В контексте предлагаемого рассмотрения вопроса нас интересовало максимальное количество яиц в нормальной кладке тех или иных видов. Так как внутривидовые подкладки яиц происходят не только на стадии кладки, но и по ее завершении, и даже через несколько дней после начала насиживания увеличенное число яиц (по сравнению с максимальным нормальным размером кладок) может быть критерием откладки яиц в гнездо двумя и более самками.

Поскольку нас интересовал именно вопрос о распространенности внутривидовых подкладок яиц, а специальные исследования, посвященные этому явлению, выполнены только для некоторых видов и в ограниченном числе мест, мы привлекли имеющийся материал по размеру кладок. Здесь мы приводим анализ некоторых сведений о максимальной величине кладки у гусеобразных (*Anseriformes*), пастушковых (*Rallidae*) и некоторых других видов птиц. Гусеобразные выбраны нами как хорошо изученная группа птиц, виды которой обладают достаточно большими размерами кладок.

В результате анализа литературы выяснилось, что практически на всём пространстве ареала у гусеобразных зарегистрированы кладки с «повышенным» количеством яиц. Однако эти случаи многие авторы рассматривают как следствие благоприятных условий или высокой плодовитости отдельных особей. В то же время специальное многолетнее иссле-

дование А. И. Михантьева и М. А. Селивановой (2001) свидетельствует о том, что если не принимать в расчет гнезда с признаками совместной откладки яиц двумя или более самками, а также гнезда, обнаруженные брошенными или разоренными, распределение величин кладок у всех видов соответствует нормальному с вероятностью не ниже 99,9 %. Для сравнения рассмотрим примеры распределений, когда в обработку включены все кладки, даже с чрезмерно большим размером. Графики построены нами по материалам соотношения кладок с различным числом яиц из работ В. В. Немцева (1956) для гоголя, Н. Г. Скрябина (1975) — для серой утки и Г. К. Иванова (1980) — для красноголового нырка (рис. 31). Для удобства визуализации данные представлены не в виде гистограммы, а линиями. Как видим, для всех графиков (особенно А и С) характерно наличие «хвостов» в правой части распределения. То есть наличие кладок, отложенных несколькими самками, приводит к характерному удлинению правой части распределения и, соответственно, отклонению от нормального распределения.

Кроме того, анализ внутрикладковой вариабельности яиц, выполненный с использованием коэффициента вариации и показателя MED (максимальной дистанции Евклида), показал, что кладки очень большого размера выделяются повышенным уровнем вариабельности.

По нашим наблюдениям на юго-востоке Мещерской низменности и Воронежской области, среди 22-х измеренных кладок красноголового нырка 3 (13,6 %) содержали более 12 яиц. Кроме того, некоторые яйца в этих кладках выделялись размерами и степенью насиженности. 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 использован стандартный показатель изменчивости — коэффициент вариации (CV%) длины и диаметра яиц каждой кладки, а также максимальная дистанция Евклида (MED), применяемая в кластерном анализе. Последний показатель был с успехом использован для идентификации кладок нескольких самок исландского и обыкновенного гоголя в Канаде и Финляндии (Eadie, 1989, цит. по Н. Røysä et. al, 2001).

Кроме собственных наблюдений, для вычислений нами использованы сведения о размерах яиц (пять кладок 7—15 яиц), полученные в Липецкой области (Климов и др., 1998). Результаты анализа приведены на рис. 32. Выделены точки (рис. 32 А), соответствующие коэффициентам вариации кладок с более чем 12-ю яйцами. Линиями обозначена область среднепопуляционных (нормальных) вариаций, вычисленная по средним значениям кладок. Как видим, только три кладки из пяти, подозреваемых на принадлежность более чем одной самке, проявили повышенную вариабельность.

Две точно вписались в «нормальную область», а значительное количество кладок с 7—12-ю яйцами проявили повышенную вариабельность. Возможно, среди них также содержались паразитические яйца, но отсутствие дополнительных доказательств о принадлежности этих кладок одной или двум и более самкам не позволяет сделать окончательных выводов.

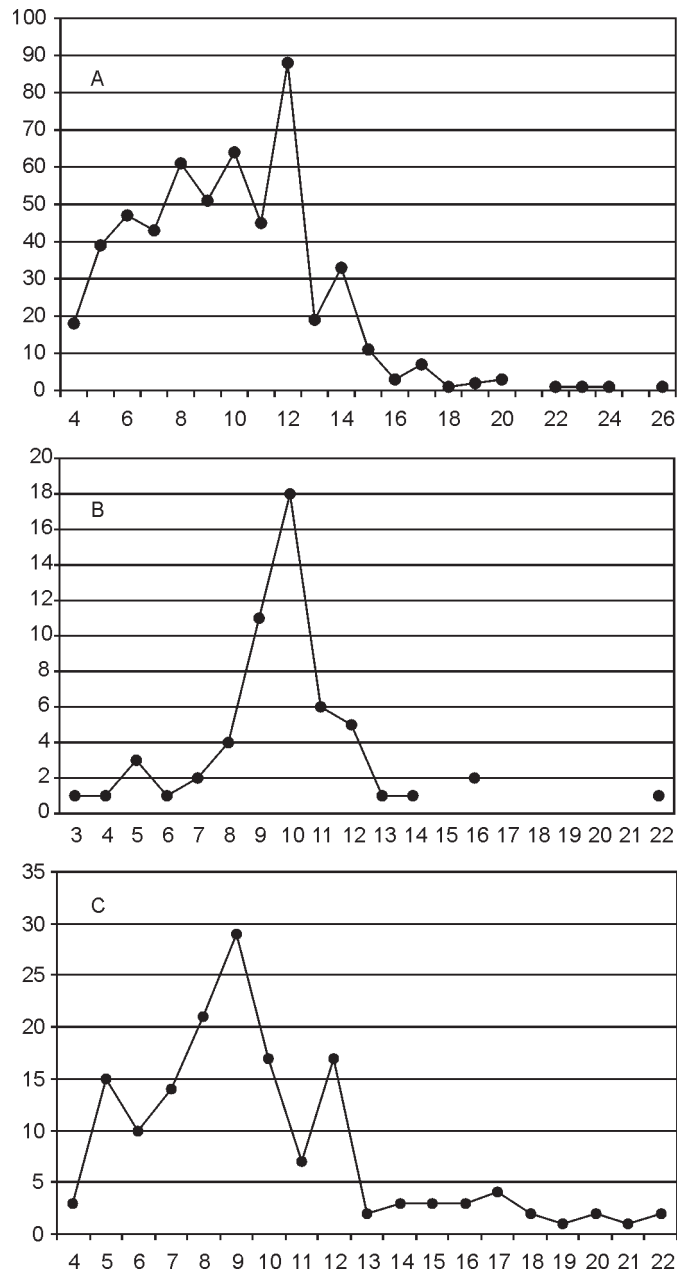


Рис. 31. Распределение кладок с различным числом яиц. А — гоголя (n=539, по В. В. Немцеву, 1956), В — серой утки (n=57, по Н. Г. Скрябину, 1975) и С — красноголового нырка (n=156, по Г. К. Иванову, 1980). Distribution of clutches with different eggs number. A — Common Goldeneye (n=539, data from V. V. Nemzev, 1956), B — Gadwall (n=57, data from N. G. Skryabin, 1975) and C — Pochard (n=156, data from G. K. Ivanov, 1980).

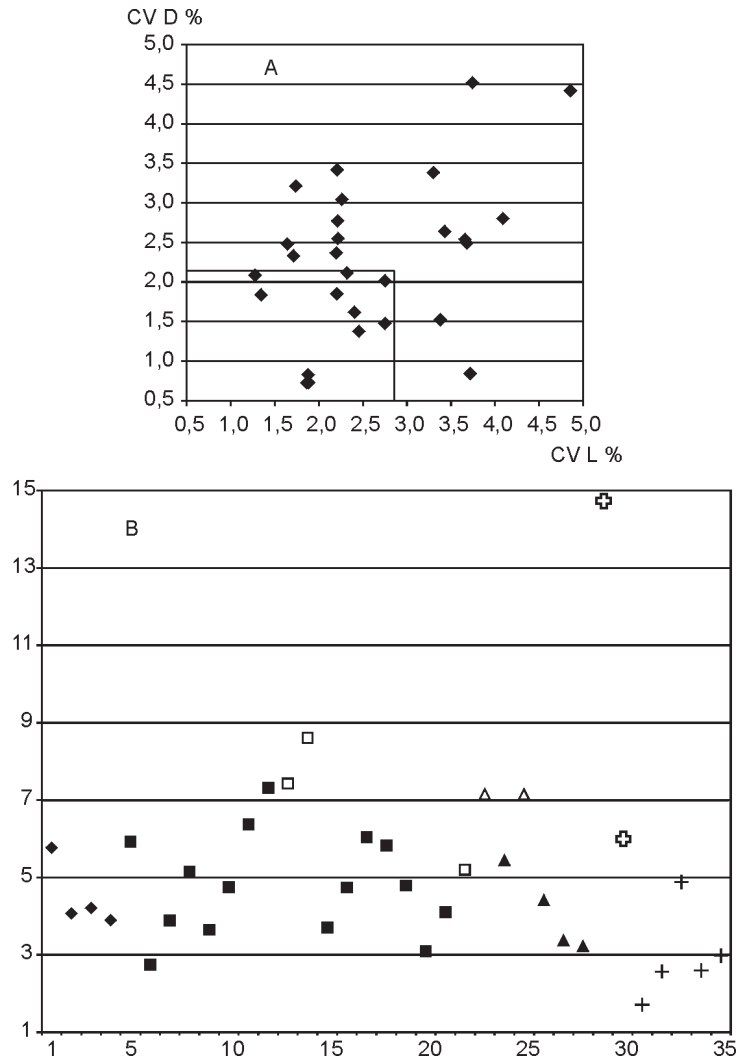


Рис. 32. А — распределение коэффициентов вариации яиц кладок красноголового нырка на плоскости координат изменчивости длины и диаметра. В — значения максимальной дистанции Евклида яиц в кладках нырка: 1 — Рязанская область (кладки 1—4), 2 — Воронежская область (кладки 5—22), 3 — Липецкая область (кладки 23—28). 4 — хохлатая чернеть (Воронежская и Липецкая области, кладки 29—36). Выделены кладки, содержащие более 12 яиц. А — distribution CV of eggs in Pochard clutch in coordinates of length and diameter variability. В — maximum Euclidean distances (MED) of eggs in clutch. 1 — Ryazan' oblast' (clutches 1—4), 2 — Voronezh oblast' (clutches 5—22), 3 — Lipetsk oblast' (clutches 23—28). 4 — the Tufted Duck (Voronezh and Lipetsk oblast', clutches 29—36). Clutches with more than 12 eggs are underlined.

Рассмотрим результаты оценки вариабельности этих же кладок другим методом — MED (максимальной дистанции Евклида), рис. 32 В. Четыре кладки из пяти кладок (>12 яиц) имели значения MED, превышающие 7,0. Такое же высокое значение (7,32) имела и одна 8-яйцевая кладка, а одна кладка из 13-ти яиц — значение MED 5,2. Для всех других кладок показатель MED имел значение менее 7,0. Среди семи кладок хохлатой чернети (рис. 32 В, 4) две содержали 14 и 18 яиц. Одна из них по показателю MED явно была кладкой двух или более самок, другая имела значение MED 6,0. Хотя, возможно, для хохлатой чернети нормальное значение вариации по этому показателю равно шести или пяти. В целом следует отметить, что, используя максимальную дистанцию Евклида и такой показатель внутрискладковой изменчивости, как коэффициент вариации, можно выявить повышенную изменчивость кладок, но для однозначных выводов о принадлежности кладки нескольким самкам требуются специальные исследования.

Дополнительно к вышеприведенным материалам нами вычислены средние значения дистанции MED для кладок красноголового нырка и хохлатой чернети, содержащих до 12-ти или более яиц. На рис. 33 представлены эти результаты. Среднее значение MED для величин кладок 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 ($p < 0,01$).

Таким образом, учитывая отклонения в нормальности распределения и повышенную вариабельность яиц в кладках, содержащих более 12-ти яиц, можно с большой вероятностью предполагать, что яйца в этих кладках отложены двумя и более самками. Многие авторы, 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;

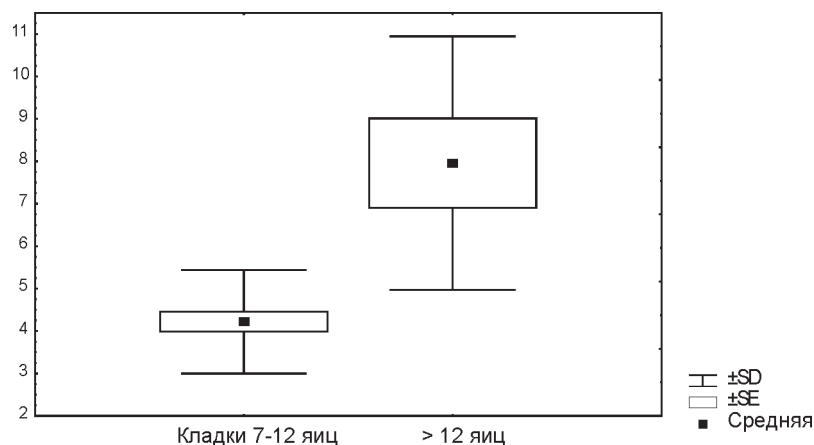


Рис. 33. Средние значения максимальных дистанций Евклида (MED), ошибка (SE) и среднее квадратичное отклонение (SD) в кладках красноголового нырка и хохлатой чернети различной величины (7—12 яиц и более 12 яиц). The mean MED, SE and SD in clutches the Pochard and the Tufted Duck, containing normal (7—12 eggs) and oversized clutches (>12 eggs).

Jansen, Bollinger, 1998, и другие). Для таких видов, как каролинская утка, нормальным считается размер кладки, не превышающий 15 яиц (Semel, Sherman, 2001). Уже упоминавшееся исследование А. И. Михантьева и М. А. Селивановой (2001) наглядно демонстрирует, что если не принимать в расчет гнезда с признаками совместной откладки яиц двумя или более самками, размеры кладок никогда не превышают нормы. Средняя многолетняя (1969—1998 гг.) величина кладки у кряквы составила $8,3 \pm 0,1$ (по годам: $9,6 \pm 0,2$ — $7,2 \pm 0,3$ яиц, $n=691$), у красноголового нырка — $8,5 \pm 0,1$ ($10,1 \pm 0,3$ — $7,2 \pm 0,3$, $n=617$) и у хохлатой чернети — $8,6 \pm 0,1$ ($9,8 \pm 0,2$ — $7,4 \pm 0,3$, $n=584$) яиц на гнездо (Михантьев, Селиванова, 2001).

Случаи регистрации кладок, превышающих максимальные значения по количеству содержащихся в них яиц, мы находим в литературе для многих видов птиц. Естественно, считать их все априори случаями внутривидового паразитизма нельзя, но все они требуют специального рассмотрения, так как могут содержать яйца нескольких самок и, соответственно, исказить результаты вычислений ряда популяционных показателей, например, таких, как вариация размера кладки (при малой выборке и самой средней, рис. 34), уровень внутрикладковой изменчивости яиц (рис. 33).

На рис. 34 хорошо видно, что в отдельные годы средние размеры кладок 1 и 2 очень близки, что определяется малой долей увеличенных кладок. В годы, когда доля кладок, отложенных двумя и более самками, возрастала, различие средних оказывалось более существенным.

Рассмотрим еще один пример из другой систематической группы птиц — ржанкообразных (*Charadriiformes*). Общеизвестно, что нормальная кладка большинства видов куликов состоит из 4-х яиц, а большин-

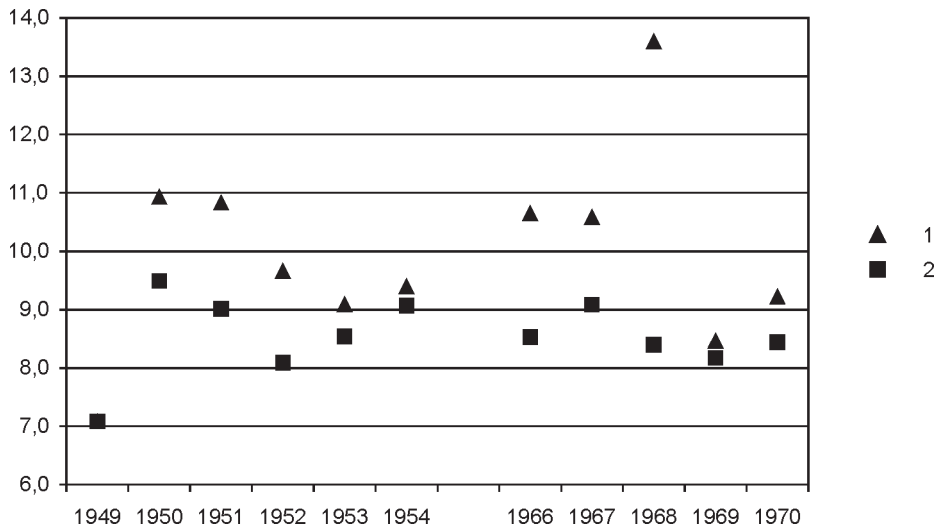


Рис. 34. Средние размеры кладок гоголя (1949—1954 гг., по В. В. Немцеву, 1956) и красноголового нырка (1966—1970 г., по Г. К. Иванову, 1980). Средние вычислены по нормальным кладкам (2) и с учетом кладок, имеющих увеличенный размер (1). The mean clutch size of Common Goldeneye (1949—1954, data from V. V. Nemzev, 1956) and the Pochard (1966—1970, data from G. K. Ivanov, 1980). Means calculated, exclude oversized clutches (2), and include them (1).

ства видов чаек и крачек — из 2—3-х яиц. Причем, у последних 3-е яйцо рассматривают как дополнительное или страховочное. Оно, как правило, меньше по размеру и массе (Gochfeld, 1977; Lundberg, Väisänen, 1979; Baerends, Hogan-Warburg, 1982; Pierotti, Bellrose, 1986). То есть вариативность нормальных кладок озерной чайки исходно более высокая (по сравнению с некоторыми другими видами), так как в 82,5% случаев третье (по порядку откладки) яйцо обладает отличающимися (обычно наименьшими) длиной и диаметром (Gochfeld, 1977).

По данным измерений яиц озерной чайки, полученных нами в Воронежской области, мы вычислили показатель вариации (MED) яиц в кладках, содержащих три и четыре яйца. Результаты вычислений представлены отдельно по годам — 1994 г. (низкая численность), 1995 и 1997 гг. (высокая численность) (рис. 35). Как видим, значение показателя вариации в годы высокой численности (1995, 1997) превышало таковой 1994 г., но самый высокий показатель MED (4,84) был отмечен для кладок из 4-х яиц. Это свидетельствует, по нашему мнению, о том, что такие кладки (более 3-х яиц) содержали яйца нескольких самок.

Доля кладок, содержащих более 3-х яиц, колеблется от 1,3 до 3,6 % в различных точках ареала озерной чайки, составляя в среднем 2,52 %. Эти обобщенные данные вычислены по осмотрам 1388 кладок в Сев. Казахстане, Рязанской, Воронежской и Липецкой областях (Самородов, 1985; Нумеров и др., 1995; Климов и др., 1998). В Усть-Камчатском районе в одной кладке озерной чайки зарегистрировано 5 яиц (Дьяконов, 1967). В 1978—1983 гг. в Предуралье и Зауралье С.С. Калининым (1984) среди 129 кладок озерной чайки выявлено 27 (20,9 %) кладок, яйца в которые

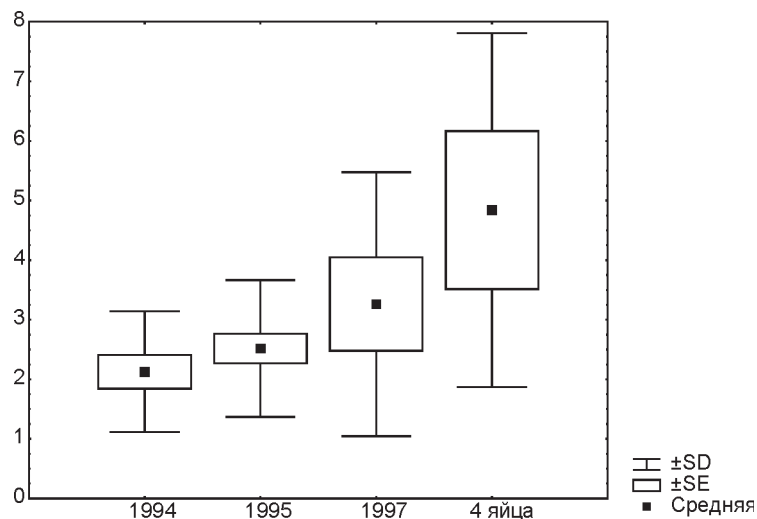


Рис. 35. Средние значения максимальных дистанций Евклида (MED), ошибка (SE) и среднее квадратичное отклонение (SD) в 3-х яйцевых кладках озерной чайки (*Larus ridibundus*) в 1994 (n=13 кладок), 1995 и 1997 годах (n=30) и кладок содержащих 4 яйца (n=5). The mean MED, SE and SD in three eggs clutches (1994, 1995, 1997) the Black-headed Gull and clutches contained 4 eggs.

отложены несколькими самками. Однако отсутствие в последней работе первичных данных и ссылок на критерии выделения кладок нескольких самок не позволяет оценить точность такого чрезвычайно высокого процента.

Встречаемость кладок, содержащих более 3-х яиц у серебристой чайки, значительно ниже, чем у озерной, и колеблется от 0,4 до 0,9 % в различных точках ареала в среднем 0,70 %. Обобщенные данные представлены по осмотрам 2438 кладок В. В. Бианки (1967) на Белом море, В. М. Модестовым (1967) — на о. Харлов, Баренцево море, Н. Г. Скрыбинным и В. И. Шароглазовым (1974) — на Байкале, В. А. Зубакиным (1975) — на Сиваше и В. Д. Поповым (1979) — на Северном Байкале.

По материалам наблюдений в Верхнем Подонье (наши данные по Воронежской области и Липецкой области из С. М. Климов и др. (1998)), мы провели анализ вариабельности нормальных и кладок с увеличенным числом яиц чомги, лысухи и камышницы. У всех видов значения показателя MED (максимальная дистанция Евклида) длины и диаметра яиц в больших кладках были выше, чем в нормальных. Причем у чомги ($6,54 \pm 0,92$ и $3,52 \pm 0,27$) различия оказались высокодостоверными ($n=25$, $p<0,01$). У лысухи достоверно отличался уровень вариации яиц в кладках с 5-6-ю яйцами и более чем 7-ю яйцами ($n=64$, $p<0,01$). Вариабельность яиц в кладках с 7—8, 9 и более 9-ти яйцами достоверно не различалась, но наиболее крупные кладки имели и самые высокие значения MED (рис. 36). Сходная ситуация отмечена и для кладок камышницы ($n=14$). Но это по средним значениям, а для отдельных кладок, как нормальных, так и увеличенного размера, значения MED колебались от 1,5 до 8,6.

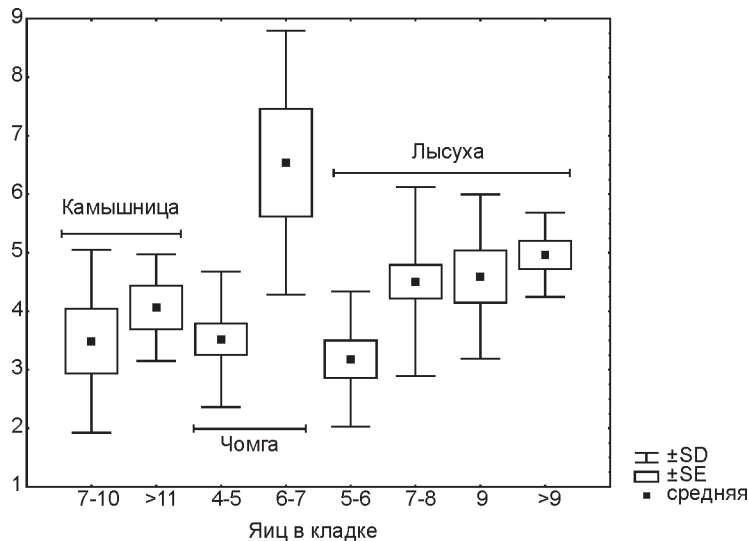


Рис. 36. Средние значения максимальных дистанций Евклида (MED), ошибка (SE) и среднее квадратичное отклонение (SD) в кладках камышницы, чомги и лысухи, содержащих нормальное и увеличенное число яиц. The mean MED, SE and SD in clutches *Gallinula chloropus*, *Podiceps cristatus* and *Fulica atra*, containing normal and oversized clutches

Такое же распределение значений вариации мы получили при анализе размеров яиц сороки в кладках различной величины (все измерения яиц сделаны в городе Воронеже и окрестностях). Для каждого размера кладки средний показатель MED вычислен по 10 кладкам (с 9-ю яйцами по 8-ми кладкам). Средние значения показателя MED в кладках 5, 6 и 7 яиц были приблизительно сходными (2,36—2,48). Кладки из 8 и 9-ти яиц явно выделяются среди других (рис. 37). Наиболее высокий показатель ($3,50 \pm 0,43$) получен для кладок, содержащих восемь яиц! Однако для 9-яйцевых кладок средняя максимальная дистанция Евклида оказалась ниже — $2,91 \pm 0,53$. Полученные результаты кажутся не совсем логичными, что свидетельствует о необходимости дополнительных исследований.

Так же, как и уклоняющиеся в бóльшую сторону (по количеству яиц) кладки, уклоняющиеся в меньшую, вызывают такие же отклонения от нормального распределения, но «маленькие» кладки исследователи, как правило, не принимают в расчет, считая их неполными. С крупными кладками почти всегда поступают менее осторожно, относя такие случаи к фактам феноменальной плодовитости или уникальности данного местобитания. В качестве иллюстрации сказанного приведем некоторые сведения из опубликованных материалов. Заметим сразу, что для однозначного трактования всех этих случаев как фактов внутривидового паразитизма у нас оснований нет. Тем не менее, считаем, что подобные данные требуют более детального анализа с использованием дополнительных критериев оценки вариабельности яиц в таких кладках (Нумеров, 2002).

По наблюдениям в дельте реки Волги, в 30—50-е годы в кладках серого гуся содержалось 3—6 яиц ($n=120$). Однако в редких случаях кладки

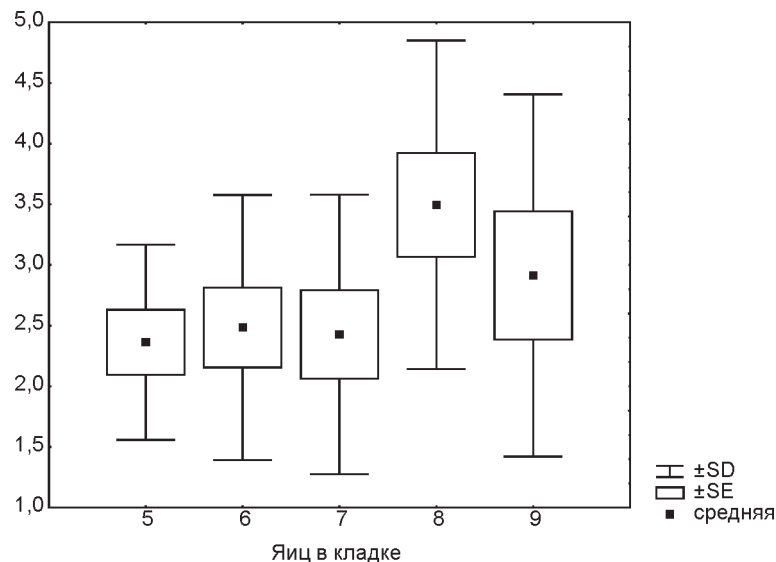


Рис. 37. Средние значения максимальных дистанций Евклида (MED), ошибка (SE) и среднее квадратичное отклонение (SD) в кладках сороки, содержащих 5—9 яиц. The mean MED, SE and SD in clutches *Pica pica*, containing 5—9 eggs.

содержали до 13 яиц (Луговой, 1963). Здесь же в 4-х случаях отмечены кладки лысухи, содержащие 10-12 яиц ($n=200$), тогда как нормальный размер кладки составлял 5—9 яиц (Луговой, 1963). В Уральской области встречены 10 кладок лысухи, содержащих 11—13 яиц (Дебело 1977). Как аномалии в яйценоскости птиц на Камчатке П.Н. Дьяконов (1967) приводит сведения о кладке серощекой поганки (5 яиц) и кладке чирка-свистунка — 18 яиц.

Анализ музейных материалов и литературных данных показал, что укрупненные кладки отмечены у 15 из 18 изученных видов чаек и у 14 из 15 видов крачек (Соповег, 1984). Частота встречаемости укрупненных кладок у гнездящихся в Америке чеграв, серебристых и делавэрских чаек достоверно увеличилась с 1950-х гг., возможно, под воздействием пестицидов. Однако для большинства видов чайковых такого увеличения не произошло (Соповег, 1984).

В Читинской области в 1993—1996 гг. у большого баклана кладки из 8-ми яиц составили 0,38 % ($n=11037$) (Ткаченко, 1998). А в Северном Приазовье среди 2074 кладок баклана обнаружено четыре, содержащие 8 и 9 яиц (0,2 %) (Покуса, 1998).

В недавней публикации В. Н. Мосейкина (2001) приводятся факты встреч укрупненных кладок у дроф. Приводим цитату из статьи: «В старой орнитологической литературе есть указания о нахождении в гнездах дроф того времени 4—5 и даже 6 яиц (Мензбир, 1901), которые современные орнитологи посчитали ошибочными (Флинт, Исаков, 1987). Между тем уже в течение XX столетия исследователи отмечали сокращение, а после 1950 г. даже полное исчезновение кладок дроф, содержащих более чем два яйца, и увеличение процента кладок только с одним яйцом (Гаврин, 1962; Рябов и др., 1984). Неожиданный для многих феномен роста численности дроф в Поволжье, отмеченный в 70—80-е гг. (Хрустов, Мосейкин, 1981), характеризовался появлением и увеличением количества кладок, содержащих 3 яйца, а в 1990 г. здесь было обнаружено гнездо дрофы с кладкой из 5 яиц (!). Отмечена определенная цикличность в появлении увеличенных кладок, когда общее количество яиц, откладываемых дрофами, возрастает примерно вдвое. Кроме того, анализ учетов птиц и находок их гнезд показывает, что высокая продуктивность здесь обеспечивалась не только за счет увеличенных кладок, но и за счет роста количества самок, решивших в данном сезоне приступить к гнездованию». Отметим, что встречи крупных кладок происходили в годы, когда общее количество яиц, откладываемых дрофами, возрастало вдвое! Сходная ситуация наблюдалась при увеличении уровня внутривидового паразитизма у гоголя и каролинской утки на с.-в. шт. Иллинойс (США) (см. 5.2.1.).

В Ставропольском крае за 17 лет осмотрено около 1000 гнезд деревенской ласточки, среди которых кладки из 7 яиц (птенцов) зарегистрированы в 8 гнездах, с 8-ю птенцами — одно гнездо и одна кладка из 10 яиц (Хохлов, Мельгунов, 1991). По мнению авторов публикации, возможно, крупные кладки обусловлены оптимальными климатическими и кормовыми условиями.

В Сан-Хосе (Коста-Рика) средний размер кладки домового воробья составил $2,0 \pm 0,63$ яйца. В одной кладке обнаружено 10 яиц. С учетом

этой кладки средний размер возрастал до 3,14 яйца на гнездо (Fleischer, 1982).

Как видим, встречи чрезмерно больших кладок зарегистрированы у многих видов и в различных частях ареала. Объяснения причин их появления, которые приводят авторы публикаций, различны. В то же время во многих публикациях сведения о размерах кладок, включая особо крупные, приводятся без комментариев. Возникает вопрос: как все-таки рассматривать случаи встреч очень крупных кладок — как проявление внутривидовых подкладок или феноменальной плодовитости отдельных особей? Однозначного ответа нет. В каждом конкретном случае нужно детально рассматривать ситуацию. Например, в случае насильственного захвата гнезда или использования брошенного гнезда, в котором остались яйца бывшего хозяина, могут возникать смешанные межвидовые или очень крупные одновидовые кладки (подробнее см. раздел 8.1.2.). Другой ситуацией, при которой могут появляться очень крупные кладки, являются случаи совместного или кооперативного гнездования нескольких самок. Известны редкие случаи откладки удвоенного количества яиц (двух кладок) в гнездо одной самкой у куликов. И все же чаще всего чрезмерно крупные кладки возникают у большинства видов по причине внутривидовых подкладок яиц. Как показано нами выше, яйца таких кладок обнаруживают повышенную вариабельность, и это дополнительно свидетельствует об их принадлежности нескольким самкам. При составлении списка видов, для которых зарегистрированы случаи внутривидового паразитизма, мы использовали в отдельных случаях этот критерий, основываясь на первичных материалах, приведенных в публикациях, и мнении ее автора.

Некоторые проблемы, связанные с увеличенным размером кладок и выводков, обсуждаются также на примере обыкновенного скворца в разделе 5.3.2.9.

5.2. ОСОБЕННОСТИ ВНУТРИВИДОВОГО ПАРАЗИТИЗМА НЕВОРОБЬИНЫХ ПТИЦ.

5.2.1. Отряд *Anseriformes* — Гусеобразные.

Случаи внутривидовых (впрочем, как и межвидовых) подкладок яиц известны у гусеобразных давно. Связано данное обстоятельство, в первую очередь, с хорошей изученностью группы, которая, в свою очередь, определялась важным хозяйственным значением.

Список видов, у которых зарегистрированы внутривидовые подкладки яиц у гусеобразных, вероятно, один из самых больших и включает 88 видов (58,3 %) от общего числа видов в отряде (количество видов приводится по списку R. Howard, A. Moore (1980)).

Несмотря на то, что специальных исследований, посвященных внутривидовому паразитизму, у гусеобразных больше, чем в других группах птиц, они охватывают незначительную часть видов отряда и выполнены в ограниченном числе мест. Основными критериями внутривидового паразитизма явились: появление двух и более яиц в день; появление новых яиц после завершения кладки; исследование внешней морфологии яиц в

кладках; морфологическое обследование яичников самок, приступивших к насиживанию кладки; гибридизация мини- и микро-сателлитных ДНК (метод ДНК-дактилоскопии); анализ гомозиготных аллелей; контроль генетически детерминированных окрасочных морф; биохимический анализ белков. А так как нас интересовала распространенность внутривидовых подкладок яиц у всех видов отряда, мы привлекли имеющийся материал и по размеру кладок. Обоснование правомерности такого подхода см. отдельно. Рассмотрим особенности гнездовой биологии некоторых наиболее изученных в отношении внутривидового паразитизма видов.

5.2.1.1. Некоторые видовые особенности проявления гнездового паразитизма.

5.2.1.1.1. Красноголовый нырок (*Aythya ferina* (L.)).

Хохлатая чернеть (*Aythya fuligula* (L.)).

Оба вида широко распространены на территории Евразии. Гнездятся на заросших тростником и другими водными растениями мелководьях озер, в дельтах рек, водоемах рыбоводческих хозяйств, на островах временных водоемов и в других местах, часто совместно. Гнезда устраивают на сплавинах, заламах тростника, густой траве на островах.

Внутривидовой паразитизм у красноголового нырка и хохлатой чернети известен давно (Дементьев и др., 1952). Критерием откладки яиц двумя и более самками в одно гнездо являлось повышенное их количество. В полной кладке обычно 8—12 яиц, но наблюдали кладки с 22, 24 и 27-ю яйцами (Дементьев и др., 1952). По данным В. Макача, нормальные кладки у обоих видов состоят из 7—10 яиц, редко 12—13 яиц, а случаи находок кладок с 16-ю и 18-ю яйцами относятся к кладкам нескольких самок (Makatsch, 1974). Средняя многолетняя (1969—1998 гг.) величина кладки у этих видов (без гнезд с признаками совместной откладки яиц двумя или более самками, брошенных и разоренных) составляла для красноголового нырка $8,5 \pm 0,1$ (по годам: $10,1 \pm 0,3$ — $7,2 \pm 0,3$, $n=617$) яиц на гнездо, для хохлатой чернети — $8,6 \pm 0,1$ (по годам: $10,0 \pm 0,4$ — $6,3 \pm 0,3$, $n=584$) (Михантьев, Селиванова, 2001).

Учитывая вышеприведенные сведения, а также результаты других исследований (Скрябин, 1967, 1975; Меднис, 1968; Иванов, 1980), можно заключить, что кладки красноголового нырка и хохлатой чернети, содержащие более 12 яиц, с высокой вероятностью являются кладками двух или более самок.

Доля таких кладок на озере Байкал у красноголового нырка составила 6,7 % (14 из 209 обследованных). Внутривидовые подкладки яиц у хохлатой чернети обнаружены в 13-ти гнездах (5,7 % из 227 обследованных) (Скрябин, 1967). На озере Энгуре (Латвия) в 1958—1966 гг. отмечено 8 случаев для красноголового нырка (3,1 %, $n=261$) и 30 случаев для хохлатой чернети (4,8 %, $n=626$) откладки яиц двумя или более самками в одно гнездо (Меднис, 1968). Исследования Г.К. Иванова (1980) в 1966—1972 гг., в Новосибирской области показали, что доля кладок, отложенных более чем одной самкой красноголового нырка (13—22 яйца), составила 14,7 % от общего количества обследованных ($n=156$). В долине р. Гвадалквивир (Испания) отмечены внутривидовые подкладки яиц и смешан-

ные выводки (Amat, 1985). На Украине отмечена одна кладка 2-х самок красноголового нырка с 22 яйцами (Лысенко, 1991). В Московской области в 1982—1983 и 1986—1993 гг. на водоемах рыбоводческих хозяйств в 111 гнездах нырка и 599 чернети кладки, отложенные несколькими самками, составили от 20,0 до 52,6 % и от 17,3 до 26,5 % (красноголовый нырок и хохлатая чернеть, соответственно) ежегодно (Суханова, 1988; Sukhanova, 1996). На юге Западной Сибири смешанные кладки хохлатой чернети составляли от 0,9 до 12,5 % по годам (Юрлов, Михантьев, Селиванова, 1994).

По наблюдениям П. Розениуса в Швеции, доля кладок хохлатой чернети из 14 и 16 яиц составила 5,7 % от всех обнаруженных гнезд с нормальным числом яиц (6—12, $n=70$) (Rosenius, 1926-1949, цит. по W. Makatsch, 1974). В Уральской области в 1970—1972 гг. две кладки (7,4 %, $n=27$) чернети содержали 15 яиц (вероятно, нескольких самок) (Дебело 1977). В 1975—1990 гг. в Верхнем Приобье и Барабинской низменности кладки, содержащие яйца нескольких самок хохлатой чернети, обнаружены в 23 % случаев ($n=159$) (Яновский, 1991). В Чехословакии доля кладок нескольких самок хохлатой чернети составила 20 %, в Ирландии — 11 % и в Финляндии — 10 % (J. Havlin, 1966; O. Hilden, 1964; S. Bengtson, 1972; цит. по F. C. Rohwer, S. Freeman, 1989). По наблюдениям в Эстонии в 1957—1970 гг., доля кладок, содержащих яйца нескольких самок, составила 5,95—10,1 % ($n=2329$) (Лиллелехт, 1975).

У другого близкородственного вида (ранее считавшегося подвидом красноголового нырка, по Г. П. Дементьеву и др., 1952) — американского красноголового нырка (*Aythya americana* (Eyton)) в 1986—1988 гг. в шт. Манитоба (Канада) среди 33-х обследованных гнезд треть содержала яйца нескольких самок (Sørensen, 1991, 1993). В шт. Юта (США) доля таких гнезд составляла 17 %, а в Зап. Монтане — 36 % (Joynner, 1983; Lokemoen, 1966; цит. по F. C. Rohwer, S. Freeman, 1989).

По нашим наблюдениям на юго-востоке Мещерской низменности и Воронежской области, среди 22-х измеренных кладок красноголового нырка 3 (13,6 %) содержали более 12 яиц. Кроме того, некоторые яйца в этих кладках выделялись размерами и степенью насиженности. Среднее значение максимальной дистанции Евклида (MED) для кладок 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 ($p < 0,01$). Учитывая эти данные, возможно, все кладки красноголового нырка и хохлатой чернети, имеющие значения MED выше 5,0, являются кладками нескольких самок (для яиц гоголя пороговое значение этого критерия равно 3,0 (Pöysä et. al, 2001)).

По мнению многих авторов, случаи внутривидового паразитизма у красноголового нырка и хохлатой чернети проявляются чаще при увеличении численности и, как правило, повышении плотности гнездования. По данным Р. А. Сагитова (1981), при низкой плотности гнездования (<5 гнезд/га) число смешанных кладок составляло 6 %, а в районе крупной колонии озерных чаек при высокой плотности (до 50 гнезд/га) — 23,6 %. Дополнительные данные о связи плотности гнездования красноголового нырка и хохлатой чернети с явлением внутривидового парази-

тизма приводит О. В. Суханова для Московской области (Суханова, 1988; Sukhanova, 1996). По ее наблюдениям, смешанные (внутривидовые) кладки составляли в 1983, 1987 и 1988 гг. у хохлатой чернети 17,3, 26,5 и 26,3 % (по годам), у красноголового нырка — 20,0, 52,6 и 44,4 % от общего количества найденных гнезд. Возрастание случаев гнездового паразитизма в 1987 г. связано с неблагоприятными погодными условиями (задержка откладки яиц на две недели и сокращение мест гнездования в связи с очень высоким уровнем воды). Наибольший процент смешанных кладок отмечен в колониях чайковых птиц (табл. 16). Таблица составлена нами на основании данных, содержащихся в статьях.

Тяготение уток к колониям чайковых установлено повсеместно в местах совпадения ареалов этих видов и известно давно. Кроме предупреждения об опасности и активной защиты территории, колонии чаек «привлекают» другие виды опосредованно. Р. Р. Будрис и С. Синкявичус (1983) отмечают и важную средообразующую роль чаек в изменении растительного покрова, что способствует гнездованию водоплавающих и околоводных птиц. Но, как показывают материалы табл. 16, одновременно с увеличением плотности гнездования уток в колониях увеличивается и доля внутривидовых подкладок яиц. По данным О. В. Сухановой, процент благополучно вылупившихся птенцов из яиц в нормальных кладках хохлатой чернети (80,5 %) существенно выше, чем в смешанных (49,5 %) (Sukhanova, 1996). В то же время за счет увеличенного размера смешанных кладок (яйца нескольких самок) среднее количество вылупившихся птенцов на гнездо выше в таких кладках (8,3) по сравнению с кладками одной самки (7,5). В расчете на самку, наоборот, — 3,9 и 7,5 птенца. В целом успешность размножения чернети и нырка вне колоний чайковых выше, чем в колониях (табл. 17). Причем у хохлатой чернети доля бро-

Таблица 16

Внутривидовые подкладки яиц у красноголового нырка и хохлатой чернети в гнездах, расположенных в колониях чаек, и вне колоний (по Сухановой, 1988; Sukhanova, 1996).

Intraspecific parasitism in the nests of Tufted Duck (*Aythya fuligula*) and the Pochard (*Aythya ferina*) (Data from O.V. Sukhanova, 1988; 1996), located in or outside *Laridae* colonies

Места расположения гнезд Location of nests	Хохлатая чернеть <i>Aythya fuligula</i>			Красноголовый нырок <i>Aythya ferina</i>		
	Всего кладок Total clutches	Кладок двух и более самок Frequency of brood parasitism		Всего кладок Total clutches	Кладок двух и более самок Frequency of brood parasitism	
		абс.	%		абс.	%
В колониях чаек Inside <i>Laridae</i> colonies	386	89	23,1	45	18	40
На границе колоний In the periphery of colonies	105	25	23,8	29	7	24,1
Вне колоний чаек Outside <i>Laridae</i> colonies	58	8	13,8	33	6	18,2
Вместе Total	549	122	22,3	107	31	29,0

шенных гнезд в колониях чаек выше в 13,8 раза, чем вне колоний, а доля разоренных гнезд, наоборот, выше в 5,5 раза в гнездах за пределами колоний. То есть для чернети размещение гнезд в колониях чайковых, видимо, несет определенные преимущества. Для красноголового нырка таких не наблюдается.

В связи с этим интересными представляются данные, полученные в центральной Финляндии. С помощью специальных экспериментов установлено, что тяготение гнездиться внутри колоний чаек более выражено у хохлатой чернети (61,5 % гнезд) по сравнению с красноголовым нырком (29,3 % гнезд) (Väänänen, 2000).

В то же время не всегда размножение в колониях чаек и соответствующее повышение плотности гнездования ведут к увеличению доли внутривидовых подкладок яиц. Так, увеличение численности красноголового нырка на озере Кротова Ляга (Северная Кулунда Новосибирской области) со 150 пар в 1968 г. до 500 пар в 1969 г. привело к повышению плотности гнездования с 1,3 пары на 10 га до 8,5 пары на 10 га. Особенно возросла плотность гнездования нырков в колониях чаек с 3 пар до 31 пары на 10 га, однако доля паразитических кладок снизилась с 50,0 % (1968) до 3,7 % (1969) (Иванов, 1980).

5.2.1.1.2. Обыкновенный гоголь (*Vucephala clangula* (L.)).

Распространен по всей лесной зоне Европы, Азии и Сев. Америки. Гнездится в дуплах деревьев по берегам рек, озер и искусственных водоемов, охотно занимает искусственные гнездовья соответствующих размеров.

Внутривидовой паразитизм у обыкновенного гоголя известен давно (W. Brestwer 1900, цит. по Y. Yom-Tov, 2001; Дементьев и др., 1952). Размер нормальных полных кладок варьирует географически, но обычно находится в пределах 4—12 яиц, однако наблюдали кладки 2-х и более

Таблица 17

Успешность размножения хохлатой чернети и красноголового нырка, гнездящихся в колониях чаек и вне колоний (по Сухановой, 1988; 1996)
Breeding succes of Tufted Duck (*Aythya fuligula*) and the Pochard (*Aythya ferina*), located in or outside *Laridae* colonies
(Data from O.V. Sukhanova, 1988; 1996)

Места расположения гнезд Location of nests	Хохлатая чернеть <i>Aythya fuligula</i>				Красноголовый нырок <i>Aythya ferina</i>			
	всего Total nests	% успешных гнезд Successfully nests (% %)	% брошенных % deserted	% разоренных % predatory	всего Total nests	% успешных гнезд Successfully nests (% %)	% брошенных % deserted	% разоренных % predatory
В колониях Inside <i>Laridae</i> colonies	264	55,3	38,6	6,1	25	60	12	28
На границе колоний In the periphery of colonies	68	77,9	10,3	11,8	16	81,2	6,3	12,5
Вне колоний Outside <i>Laridae</i> colonies	36	63,4	2,8	33,8	16	68,8	6,2	25
Вместе Total	368	60,3	29,9	9,8	57	68,4	8,8	22,8

самок с 14—18-ю яйцами (Дементьев и др., 1952). По данным В. Макача, нормальные кладки у гоголя состоят из 8—9 яиц, редко 6—14 яиц, а случаи находок кладок с 16—22-мя яйцами относятся к кладкам нескольких самок (Makatsch, 1974).

По наблюдениям В. В. Немцева (1956) на Рыбинском водохранилище в 1949 г., из 24-х кладок ни одна не содержала более 12 яиц. При повышении численности в 1950 г. до 70 гнезд, а в 1951 г. — до 94 гнезд доля кладок, отложенных двумя и более самками, возросла до 24,3 и 30,8 %, соответственно. В дальнейшем, несмотря на увеличение числа заселенных гнездовых (до 157 в 1954 г.), доля внутривидовых подкладок яиц снизилась до 6,4 %. Всего за все годы из 539 кладок 83 (15,4 %) содержали яйца 2-х и более самок (Немцев, 1956). В 1975—1990 гг. в Верхнем Приобье и Барабинской низменности кладки с яйцами нескольких самок обнаружены в 20 % случаев (n=128) (Яновский, 1991). Регулярный внутривидовой паразитизм у гоголя (8,9 % осмотренных гнезд) отмечен на ю-з. Швеции в 1974—1977 гг. Позднее, в 1978—1980 гг., уровень паразитизма определен в 34 % (Eriksson, 1979; Andersson, Eriksson, 1982). По данным Х. Дава и С. Фредги, до 39 % кладок гоголя являются кладками двух или более самок (H. Dow, S. Fredga, 1984; цит. по F. C. Rohwer, S. Freeman, 1989). В Кандалакшском заповеднике по окраске, форме и величине яиц в кладке установлено, что до 5 самок обыкновенного гоголя могут откладывать яйца в одно гнездо (Бианки, 2001).

Специальное исследование гнездящихся гоголей и случаев внутривидового паразитизма у них проведено на ю.-в. Финляндии (Pöysä, 1999a, 1999b; Pöysä et al., 2001). Определение подложенных яиц проведено по фактам откладки 2-х и более яиц в день и по критерию MED. Последний показатель был с успехом использован для идентификации паразитических кладок исландского гоголя Д. Эди в Канаде (Eadie, 1989; цит. по H. Pöysä et al., 2001). В результате исследований установлено, что в изучаемой популяции в 1992—1998 гг. средняя доля гнезд с подложенными яйцами составила 57,5 % с колебаниями по годам от 33,3 до 94,4 %. Интенсивность внутривидового гнездового паразитизма не была напрямую связана с ограничением доступных мест для размножения. Высокий уровень гибели гнезд от хищников тоже не мог полностью объяснить случаи внутривидовых подкладок яиц, так как «паразитические» яйца появились в гнездах раньше, чем проявилось хищничество. Хотя, по данным автора, гибель гнезда в период откладки яиц может стимулировать паразитическую откладку яйца самкой, потерявшей собственную кладку, в чужие гнезда. В то же время Х. Пойса считает, что хищничество является важным экологическим фактором, влияющим на частоту внутривидового гнездового паразитизма обыкновенного гоголя. По его мнению, гнезда с меньшим риском гибели чаще становятся местом подкладки «паразитических» яиц (Pöysä, 1999a, 1999b; Pöysä et al., 2001). По материалам этих работ нами составлен график, который действительно демонстрирует отсутствие непосредственной взаимосвязи между долей заселенных гнездовых, уровнем гибели и внутривидовыми подкладками яиц (рис. 38).

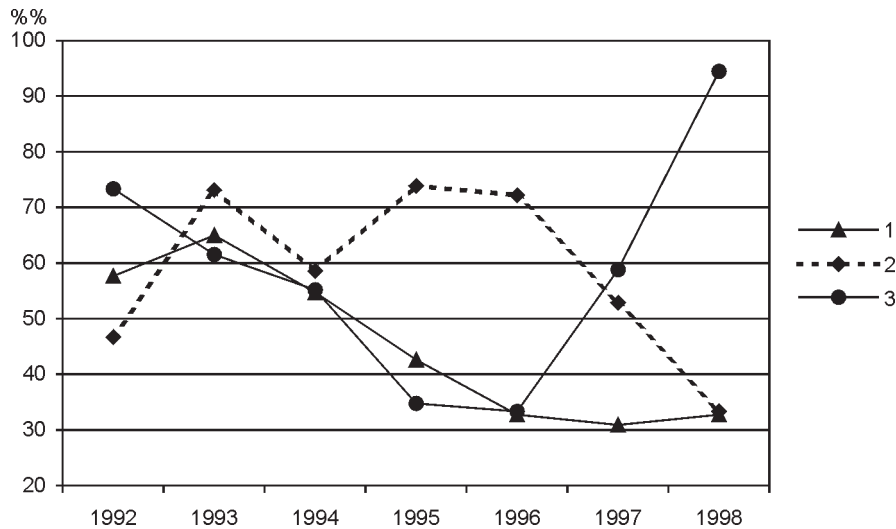


Рис. 38. Изменение доли занятых гнездовий (1), уровня гибели гнезд (2) и доли гнезд с внутривидовыми подкладками яиц (3) у обыкновенного гоголя в Финляндии (по Н. Pöysä, 1999a). Variation of portion of occupied nest-boxes (1), predatory ratio (2) and percentage of the parasitized nests in Common Goldeneye in Finland (Data from H. Pöysä, 1999a).

5.2.1.1.3. Исландский гоголь (*Vucephala islandica* (Gm.)).

Распространен в Исландии, ю.-з. части Гренландии и Сев. Америке. Гнездится в закрытых норах и других укрытиях на земле и над землей, охотно заселяет искусственные гнездовья.

По наблюдениям в Исландии, 49 (21,5 %) кладок из 228 содержали яйца 2-х и более самок (Palmer (1976), цит. по Erskine, 1990).

Наиболее детальные и длительные наблюдения по виду собраны в Британской Колумбии Джоном Эди (Eadie, Sherman, Semel, 1998). В среднем в 35 % гнезд зарегистрированы случаи внутривидового паразитизма (Eadie, 1989 цит. по J. Eadie, P. Sherman, B. Semel, 1998). Для вычислений использованы обобщенные данные за 9-летний период по 13 озерам.

Установлена отрицательная взаимосвязь плотности размещения искусственных гнездовий (на 1 км береговой линии озера) с количеством гнездящихся исландских гоголей и долей гнезд с внутривидовым паразитизмом ($r = -0,81$, $p = 0,02$; $r = -0,71$, $p < 0,05$, соответственно). А взаимосвязь плотности размещения искусственных гнездовий с процентом вылупления птенцов оказалась умеренно положительной ($r = 0,46$, $p > 0,10$). Однако следует сделать некоторые комментарии к этим результатам. В силу того, что исландский гоголь является высокотерриториальным видом, увеличение количества гнездовий не всегда приводит к увеличению количества гнездящихся пар, но уменьшает плотность гнездования и снижает процент паразитизма, хотя на уровень вылупляемости не влияет.

В одном гнезде обнаруживали яйца одной — четырех (в среднем — $1,49 \pm 0,64$) самок гоголя, что значительно ниже, чем, например, у каролинской утки (рис. 40 А, см. ниже).

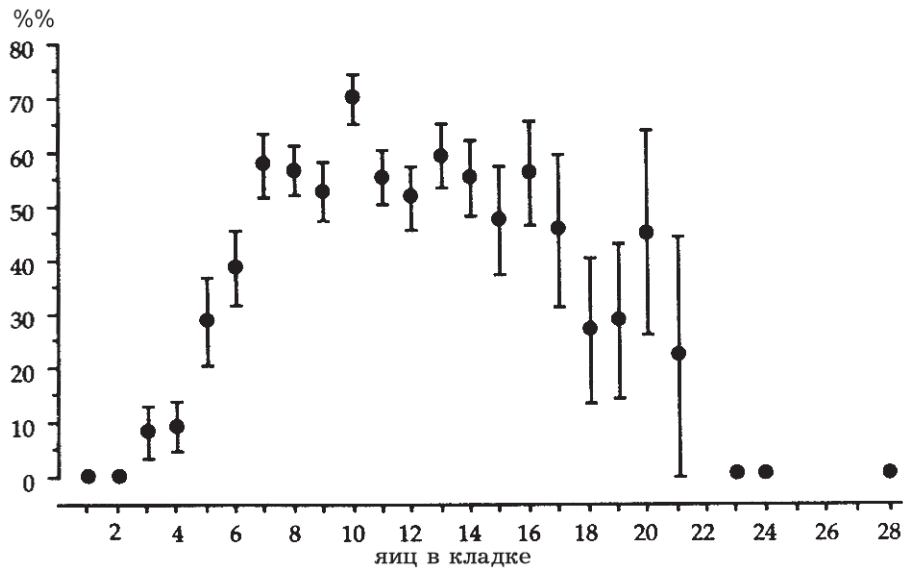


Рис. 39. Доля вылупившихся птенцов в кладках исландского гоголя различной величины (средняя \pm ошибка). По J. Eadie, P. Sherman, B. Semel (1998). Percentage of successfully hatching chicks of Barrow's goldeneye eggs as a function of differences of clutch size (mean \pm SE) (From J. Eadie, P. Sherman, B. Semel, 1998).

Взаимосвязь между частотой внутривидового гнездового паразитизма и размером кладки гоголя положительна ($r = 0,98$, $p < 0,01$), а с долей вылупившихся птенцов — отрицательна ($r = -0,67$, $p < 0,05$). Данную зависимость хорошо иллюстрирует рис. 39.

Как видим, кладки с очень малым и очень большим количеством яиц не насиживаются самками гоголя. Наиболее высокие показатели успешности вылупления птенцов наблюдаются в кладках, состоящих из 10-ти яиц, а также 7—14 яиц.

5.2.1.1.4. Каролинская утка (*Aix sponsa* (L.)).

Распространена в Сев. Америке (центр и север США, юг Канады). Гнездится в дуплах деревьев или других укрытиях, часто занимает для устройства гнезд искусственные дуплянки.

Случаи внутривидовых подкладок яиц известны давно (Leopold, 1951, цит. по B. Semel, P. Sherman, 1986). По наблюдениям на ю.-в. шт. Миссури (США), внутривидовой гнездовой паразитизм у каролинских уток отмечен в 95 % гнезд. Полные кладки содержали до 37 яиц. Увеличение кладок происходило в среднем на $1,76 \pm 1,34$ яйца в день ($n=183$). Одно яйцо в день появилось в 32 % гнезд, два — в 24 %, три — в 17 %, четыре — в 5 %. В отдельных случаях в гнезде появлялись до 7—8 яиц в день (Semel, Sherman, 1986).

В другом исследовании на оз. Шелбивилл шт. Иллинойс (США) в 1992 г. внутривидовой паразитизм зарегистрирован в 54 % гнезд каролинской утки (Jansen, Bollinger, 1998).

Наиболее детальные наблюдения за популяцией каролинской утки, гнездящейся в искусственных дуплянках, проведены Б. Семелом и П. Шер-

маном на с.-в. шт. Иллинойс (США) в течение 12 лет (1976—1987). Использование искусственных гнездовий для уток в этом месте было начато в 1967 году, когда было вывешено 14 гнездовий (S. Dillon, 1970; цит. по В. Semel, P. Sherman, S. Byers, 1988). В результате наблюдений установлено, что все кладки с количеством яиц >15 являются паразитическими, с 7—15 яйцами — нормальными, а с 1—6 яйцами — неполными кладками или гнездами с потерями яиц. В среднем 46,0 % гнезд содержали подложенные другими самками яйца. По годам доля таких гнезд колебалась от 11,5 до 63,6 %. В другом исследовании тех же авторов в национальном парке «Морские холмы» (шт. Иллинойс) в 1989—1995 гг. установлено, что в среднем доля внутривидового паразитизма у каролинской утки была такой же (45,8 %), с колебаниями по годам от 28,1 до 65,1 % (Semel, Sherman, 2001). Абсолютно четкой взаимосвязи между динамикой числа гнездящихся пар и долей кладок с подложенными яйцами не обнаружено. То есть внутривидовый паразитизм у каролинской утки не определяется исключительно дефицитом подходящих мест для устройства гнезда. В то же время частота паразитизма в естественных дуплах оказалась ниже (29 %), чем в плотно размещенных искусственных гнездовьях (с плотностью гнездования связь прослеживается).

Вылупляемость птенцов в паразитических кладках (16—44 яиц) за 12 лет в среднем составила 57,5 %, в нормальных кладках была выше — 67,3 % (Semel, Sherman, Byers, 1988). Вылупляемость птенцов хорошо коррелировала с размером кладки, что наглядно демонстрирует рис. 40. Похожая ситуация наблюдалась и другими исследователями: в шт. Миссури — 39,5 и 47,1 % (соответственно, паразитические — нормальные) в шт. Нью-Джерси — 26,0 и 33,6 %, в шт. Нью-Йорк — 39,9 и 46,0 %, и в шт. Орегон — 52,9 и 68,9 % (Clawson et. al., 1979; Zipko, 1979; Haramis, Thompson, 1985; Morse, Wight, 1969; все цит. по В. Semel, P. Sherman, S. Byers, 1988). Причинами более низкой вылупляемости птенцов в пара-

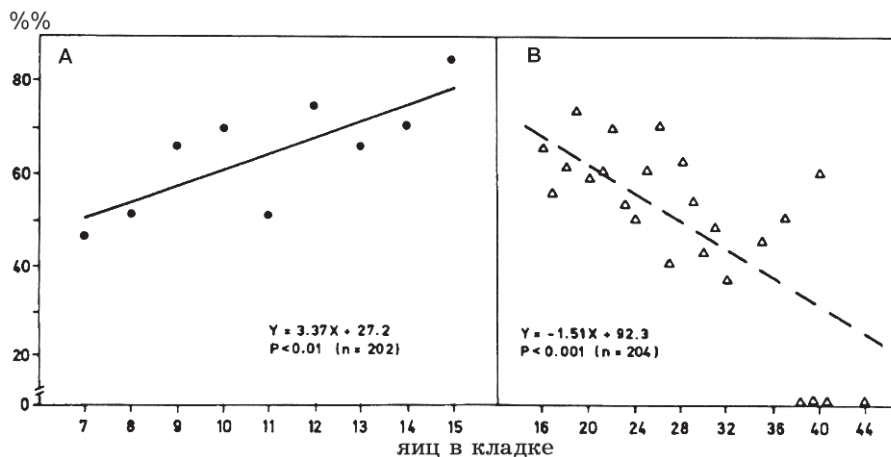


Рис. 40. Успешность вылупления птенцов в нормальных (А) кладках каролинской утки и кладках 2-х и более самок (В) (по В. Semel, P. Sherman, S. Byers, 1990). Relationship between mean clutch size and hatchability of Wood duck eggs for all «normal» (A) and parasitized (B) nests (From В. Semel, P. Sherman, S. Byers, 1990).

зитических кладках могут быть не только проблемы, связанные с насыщением очень больших кладок и несинхронным вылуплением птенцов при подкладке яиц. Высокая концентрация гнезд в дуплянках привлекает хищников. В наблюдаемой популяции гнезда каролинской утки разоряли два вида дятлов, еноты, рыси и другие хищники.

Еще одну интересную особенность внутривидового паразитизма обнаружили Б. Семел, П. Шерман и С. Байерс (Semel, Sherman, Byers, 1988, 1990). Когда искусственные гнездовья, заселенные утками, были ранжированы по 3-м категориям степени скрытности, выяснилось, что частота паразитизма в них различная (табл. 18). Открыто расположенные сгруппированные гнездовья заселялись утками чаще, и доля кладок с подложенными яйцами в них была выше, чем в скрытно расположенных. Однако по проценту вылупления птенцов они не различались. Более того, открытые сгруппированные гнезда в итоге давали больше птенцов, чем скрытно расположенные. Утки, размножающиеся в открыто расположенных изолированных гнездовьях, по проценту заселения и размеру кладки занимали промежуточное положение. Но при той же доле внутривидового паразитизма, что и в сгруппированных гнездовьях, показывали более высокий процент вылупляемости и количества птенцов на гнездо, опережая по этим показателям птиц, гнездящихся в скрытных местах.

Наблюдения за самками показали, что одним из способов избегания паразитизма, вероятно, является скрытное поведение самки-хозяйки гнезда (Semel, Sherman, 1986).

Таблица 18

Показатели размножения каролинских уток в искусственных гнездовьях, различающихся степенью скрытности расположения (по В. Semel, P. Sherman, S. Byers, 1988, 1990).
Effects of nest-box visibility on nest use and the frequency of brood parasitism of Wood duck
(Data from В. Semel, P. Sherman, S. Byers, 1988, 1990)

Показатели	Тип гнезда по степени скрытности The location of the nest site		
	хорошо скрытые Well-hidden	видимые, но изолированные Visible-isolated	видимые сгруппированные Visible-clumped
Количество доступных искусственных гнездовых Number of available nest boxes	102	157	118
% заселенных гнездовых % occupied nest boxes	46,1	66,9	78,8
Средний размер кладки Mean clutch size	12,4	15,7	16,3
Доля гнезд с кладками 2-х и более самок Frequency of brood parasitism	29,8	49,5	49,5
% вылупления птенцов % Eggs hatching	56,9	63,4	57,2
Число птенцов на гнездо Number chicks per nest	7,1	9,9	9,3

Уровень внутривидового паразитизма в гнездах, расположенных в хорошо скрытых искусственных гнездовьях (29,8 %), почти идентичен уровню паразитизма, установленному для естественных дупел (29 %; V. Semel, P. Sherman, 1986). Отрицательная корреляция между плотностью и успехом высидывания яиц ($r = -0,78$, $p < 0,03$) определяется, по мнению авторов, главным образом уровнем внутривидового паразитизма. Поскольку размер кладки увеличился ($r = 0,98$, $p < 0,01$), а успех насиживания снизился ($r = -0,67$, $p = 0,05$). Однако нам кажется, что результаты табл. 18 выявляют и хищничество кладок. Расположенные группами гнезда (при прочих равных показателях) явно проигрывают в успехе вылупления птенцов. Общеизвестно, что концентрация гнезд чаще привлекает хищников, и гибель увеличивается.

В другом исследовании каролинских уток в 1992 г. на оз. Шелбвилл, шт. Иллинойс показано, что степень видимости и концентрации искусственных гнездовых существенно не влияли на уровень внутривидовых подкладок, но тенденция повышения уровня внутривидового паразитизма в случаях хорошей видимости искусственных гнездовых была явной (Jansen, Bollinger, 1998). Для кряквы и американского красноголового нырка установлено, что открытогнездящиеся пары более подвержены паразитизму, чем гнездящиеся в более укрытых биотопах. (Lokemoen, 1991).

В одном гнезде обнаруживали яйца от 1 до 8, в среднем — $4,10 \pm 2,23$ самок каролинской утки, что значительно больше, чем у гоголя (рис. 41 В).

5.2.1.1.5. Мандаринка (*Aix galericulata* L.).

Распространена на Дальнем Востоке России, в Японии, Сев. Китае. Завезена в Европу, оседло живет и размножается в Англии и Германии. Гнезда устраивает в дуплах деревьев, сгнивших пнях, иногда в углублениях почвы.

Случаи внутривидовых подкладок регистрировали ежегодно в 1980–1987 гг. на двух участках в Юж. Англии (Davies, Baggot, 1988, 1989). Птицы размножались в искусственных гнездовьях.

Установлено, что величина полной кладки положительно коррелировала с продолжительностью периода формирования кладки ($r = 0,73$, $n = 17$,

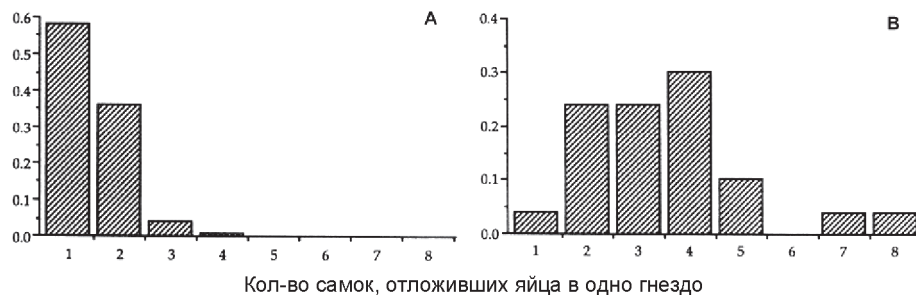


Рис. 41. Частоты откладки яиц самками исландского гоголя (А) и каролинской утки (В) в одно гнездо (по J. Eadie, P. Sherman, B. Semel, 1998). Frequencies of egg laying of Barrow's goldeneye (A) and Wood duck (B) in one nest (according J. Eadie, P. Sherman, B. Semel, 1998).

$p < 0,01$). В 56 % гнезд встречены яйца, отложенные после начала инкубации, большая часть — в первые три дня (в отдельных случаях — на 18-й день). Максимальное количество яиц, появившихся в гнезде в один день, — четыре. Кладки с увеличенным числом яиц мандаринки, как правило, не бросают, но из-за несоответствия сроков насиживания 19% эмбрионов гибнет.

5.2.1.2. Распространенность и общие черты внутривидового гнездового паразитизма у гусеобразных.

Внутривидовые подкладки яиц среди гусеобразных распространены очень широко и установлены в настоящее время для 55,0 % видов отряда. Вероятно, явление распространяется на все (или почти все) виды отряда, но пока не выявлено, возможно, из-за относительно худшей изученности других видов.

Сведения по другим видам отряда представлены в табл. 19. Кроме фактов регистрации внутривидовых подкладок яиц, в таблице также приведены сведения о типах размещения гнезд. Среди всех видов отряда, использующих одиночный способ размещения гнезд, у 49,3 % отмечен паразитизм. Среди колониально гнездящихся — 85,7 %, использующих и тот и другой способы — 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, и закрыто расположенными. В сравнении с ранее опубликованными списками видов мы исключили из них подвиды и сомнительные виды, рассматриваемые Р. Говардом и А. Муром (Howard, Moore, 1980) как подвиды.

Рассмотрим некоторые общие закономерности и особенности внутривидового паразитизма у гусеобразных.

Плотность гнездования. В большинстве проведенных исследований внутривидовой паразитизм связывается с плотностью гнездования изучаемых видов, хотя авторы рассматриваемых публикаций приводят и ряд других причин, связанных с уровнем внутривидовых подкладок яиц. В то же время в конечном итоге указываемые причины влияют на уровень паразитизма через повышение плотности.

Рост численности гнездящейся популяции при ограниченном количестве гнездопригодных территорий может стимулировать внутривидовой паразитизм. Так, общее увеличение числа гнездящихся пар у «черноморской» популяции гаги привело к своеобразному «колониальному» гнездованию, когда на 1 кв. м расположено 3—4 гнезда, и к увеличению уровня внутривидовых подкладок яиц (Ардамацкая, 1991). В Канаде высокий уровень гнездового паразитизма у гаги отмечен при увеличении плотности и расположении соседних гнезд ближе 10 м друг от друга (Robertson, Watson, Cooke, 1992).

Для других видов уток также одной из основных причин возникновения смешанных кладок считают дефицит мест, пригодных для гнездования (Bezzel, 1961; Сагитов, 1981). Внутривидовой паразитизм у кряквы встречался, как правило, при высокой плотности и недостатке гнездопригодной площади (Лысенко В. И. (1991). Внутривидовые подкладки яиц на островах (ограниченная площадь) у кряквы и американского нырка регистрировали чаще, чем на полуостровах (Lokemoen, 1991).

Еще одним механизмом повышения плотности гнездования уток может быть их размножение в колониях чаек. Тяготение нырков и уток к колониям чайковых для устройства гнезд, как правило, приводит к увеличению плотности размножения и повышению доли внутривидовых подкладок яиц (Сагитов, 1981; Суханова, 1988; Sukhanova, 1996; Väänänen, 2000; Fournier, 2000, и другие).

Повышение плотности гнездования уток может происходить и под воздействием природных (климатических) факторов. По данным Н. Г. Скрябина (1967), на озере Байкал таким фактором является подъем уровня воды. В обычные годы утки редко откладывают яйца в чужие гнезда. При сокращении гнездовой территории птицы продолжают придерживаться прежних мест гнездования, что приводит к такой концентрации гнезд на участках незалитой земли, что эти островки превращаются в настоящие колонии. Плотность гнезд хохлатой чернети достигает 146 на 1 га, а в центрах таких колоний даже до 240 на 1 га. Если же принять во внимание кладки других уток, то плотность возрастает до 300 гнезд на 1 га. Такая концентрация гнезд и большая их гибель приводят к массовой откладке яиц самками, потерявшими кладки, в чужие гнезда. Размер кладок возрастает в таких случаях до 14—20 яиц (Скрябин, 1967).

Вследствие медленного таяния снега и, соответственно, недостатка гнездовой территории часть самок белого гуся, не имеющих собственных гнезд, подкладывает яйца в чужие гнезда. Яйца таких гусынь более удлиненные, чем яйца самок, имеющих собственные гнезда, и, видимо, откладываются молодыми птицами, впервые участвующими в размножении. Внутривидовые подкладки яиц способствуют повышению продуктивности колонии, ослабляют влияние неблагоприятной весны и воздействие хищников (песцов) (Сыроечковский, 1979). Однако, по наблюдениям Е. Н. Гуртовой (1985), в очень неблагоприятные по погодным условиям годы (например, 1983 г.) высокая частота внутривидового паразитизма резко снижала и общую успешность размножения. В другие годы (1984) внутривидовые подкладки яиц увеличивали кладки (на 0,5 яиц на гнездо) и средний размер выводка (Гуртовая, 1985).

В 1969—1986 гг. подобную ситуацию наблюдали у белых гусей, гнездящихся в провинции Манитоба (Канада). В годы с большим количеством мест, пригодных для гнездования, внутривидовые подкладки составляли 1,8 %, в годы с дефицитом таких мест из-за снега и воды — 9,3 % (в эти годы большая доля молодых птиц не приступала к гнездованию). Поскольку в годы с более высоким уровнем разорения гнезд во время откладки яиц частота внутривидового паразитизма была ниже, то авторы склонны считать паразитизм в большей степени реакцией на нехватку мест для гнездования, чем следствием разорения гнезд (Lank et al., 1989). Похожую ситуацию наблюдали у обыкновенной гаги, поскольку они занимают свои гнездовые станции только после таяния льда и появления открытой воды у островов, где они гнездятся. Чем позже происходило освобождение ото льда, тем выше был уровень внутривидового гнездового паразитизма (Mehlum, 1991). М. Сьеронсеном показана зависимость уровня паразитизма от погодных и кормовых условий года у длинноносового красноголового нырка (Sørensen, 1993).

Таблица 19

Список видов птиц отряда гусеобразных (*Anseriformes*),
у которых зарегистрированы случаи внутривидового паразитизма.
Check list of waterfowl species (*Anseriformes*) with recorded intraspecific parasitism cases

Вид Species	Способ гнездования Colonial (К) Individual (О)	Тип гнезда Nest type	% внутривидо- вых подкладок Frequency of brood parasitism	Источник сведений Reference
<i>Dendrocygna autumnalis</i> Осенняя утка	К (О)	Закрытое	74-91 84	Delnicki, 1973; цит. по J. Eadie, P. Sherman, B. Semel (1998), McCamant, Boelen, 1979; цит. по F. Rohwer, S. Freeman (1989) Clark, 1976; цит. по Y. Yom-Tov (2001)
<i>Dendrocygna viduata</i> Утка-водушка	О	Закрытое		
<i>Dendrocygna guttata</i> Пятнистая свистящая утка	О	Закрытое		Eadie et al., 1989; Saylor, 1992; цит. по J. Eadie, P. Sherman, B. Semel (1998)
<i>Dendrocygna arborea</i> Древесная черноклювая утка	О	Закрытое	70-90	Eadie et al., 1998; Chronister, 1985, и McCamant, Boelen, 1979, цит. по K. Saylor (1992).
<i>Dendrocygna arcuata</i> Стравствующая свистящая утка	О	Открытое		Frith, 1967; Marchant, Higgins, 1990; цит. по G. Beauchamp, 1998.
<i>Dendrocygna javanica</i> Индийская свистящая утка	О	Закрытое		Johnsgard, 1978; цит. по Y. Yom-Tov (2001)
<i>Dendrocygna eytoni</i> Древесная утка Итона	О	Открытое		Frith, 1967; цит. по Y. Yom-Tov (2001)
<i>Dendrocygna bicolor</i> Рыжая свистящая утка	О(К)	Закрытое		Meanley, Meanley, 1959; Barnhart 1901; цит. по Y. Yom-Tov (2001)
<i>Thalassornis leucopottus</i> Белоспинная свка	О	Открытое		Clancey, 1967; цит. по Y. Yom-Tov (2001)
<i>Anseranas semipalmata</i> Полупальчатый гусь	К	Открытое		Whitehead, Tschirner, 1991; цит. по Y. Yom-Tov (2001)
<i>Sygnus olor</i> Лебедь-шипун	О(К)	Открытое		Weller, 1959; Palmer, 1976; Johnsgard, 1978; Bellrose, 1978; цит. по G. Beauchamp (1998)
<i>Cygnus atratus</i> Черный лебедь	О(К)	Открытое		Frith, 1967; Johnsgard, 1978; цит. по G. Beauchamp (1998)
<i>Anser fabalis</i> Гуменник	О(К)	Открытое	30	Е.В. Сыроечковский (2001)
<i>Anser albifrons</i> Белолобый гусь	О	Открытое		А.В. Кондратьев (1993)
<i>Anser erythrorhynchos</i> Пескулька	О	Открытое		Tegelstrom, Vonessen, 1996; цит. по Y. Yom-Tov (2001)
<i>Anser indicus</i> Горный гусь	О(К)	Открытое	75	Ch. Weigmann, J. Lamprecht (1991) (полувольное содержание).
<i>Anser anser</i> Серый гусь	О(К)	Открытое	4 3 2,1	Hudec, Kux, 1971; цит. по F. Rohwer, S. Freeman (1989) Young, 1972; цит. по F. Rohwer, S. Freeman (1989) В. Лиллелехт (1975)

5.2. Особенности внутривидового паразитизма неворобьиных птиц

<i>Anser caerulescens</i> Белый гусь	К	Открытое	1-82 5,3 (1:8-9,3)	Е.В. Сыроечковский (1979) D.B. Lank et al. (1989)
<i>Anser rossii</i> Гусь-Росса	К	Открытое		Palmer, 1976; Bellrose, 1978; цит. по G. Beauchamp (1998)
<i>Anser canagicus</i> Гусь-белошей	О(К)	Открытое	6	Eisenhaue, Kirkpatrick, 1977; цит. по F. Rohwer, S. Freeman (1989)
<i>Branta canadensis</i> Канадская казарка	О(К)	Открытое	1	Cooper, 1978; цит. по F. Rohwer, S. Freeman (1989)
<i>Branta leucopsis</i> Белошекая казарка	К	Открытое	0,3	S. Choudhury et al. (1993)
<i>Branta bernicla</i> Черная казарка	К	Открытое		P.R. Forslund, K. Larsson (1995)
<i>Stictonetta naevosa</i> Красная утка	О	Открытое		Barry, 1960; цит. по Y. Yom-Tov (2001)
<i>Tachyeres patagonicus</i> Патагонская утка-пароход	О	Открытое		Rogers, 1990; цит. по Y. Yom-Tov (2001)
<i>Tachyeres pierenes</i> Мателланова утка-пароход	О	Открытое		P.S. Humphrey, B.C. Livezey (1985); цит. по R. Sayler (1992)
<i>Tachyeres brachypterus</i> Фолклендская утка-пароход	О	Открытое		P.S. Humphrey, B.C. Livezey (1985); цит. по R. Sayler (1992)
<i>Plectropterus gambensis</i> Обыкновенный шпорцевый гусь	О	Открытое/ Закрытое		Johnsgard, 1978; Livezey, Humphrey, 1992; цит. по G. Beauchamp (1998)
<i>Sarkidiornis melanotos</i> Гребенчатая утка	О	Закрытое/ Открытое		Pitman, 1965; цит. по Y. Yom-Tov (2001)
<i>Alorochen aegyptiaca</i> Нильский гусь	О	Открытое/ Закрытое		Pitman, 1965; цит. по Y. Yom-Tov (2001)
<i>Tadorna ferruginea</i> Огарь	О	Закрытое		Stamp, Simmons 1977; цит. по Y. Yom-Tov (2001)
<i>Tadorna tadornoides</i> Австралийская пеганка	О	Закрытое		Frith, 1967; Marchant, Higgins, 1990; цит. по G. Beauchamp (1998); Rigger, 1977; цит. по F. Rohwer, S. Freeman (1989)
<i>Tadorna variegata</i> Новозеландская пеганка	О	Закрытое		Johnsgard, 1978; Marchant, Higgins, 1990; цит. по G. Beauchamp (1998); Williams, 1979; цит. по Y. Yom-Tov (2001)
<i>Tadorna tadorna</i> Пеганка	О	Закрытое	28 33 (30-50)	Hori, 1969; цит. по F. Rohwer, S. Freeman (1989)
			11-48	M.W. Pienkowski, P.R. Evans (1982).
			50	Rafferson, 1982, цит. по R. Sayler (1992)
				Л.П. Яновский (1991)
<i>Tadorna radjah</i> Пеганка-раджа	О	Закрытое		O'Brien, 1990; цит. по Y. Yom-Tov (2001)
<i>Malacorhynchus tembranaceus</i> Розовоухая утка	О	Закрытое		Frith, 1967; цит. по Y. Yom-Tov (2001)
<i>Cairina moschata</i> Мускусная утка	О	Закрытое/ Открытое		Markum, Baldassarre (1989); M.A.S Harun, et al. (1998)

Продолжение табл. 19

1	2	3	4	5
<i>Aix sponsa</i> Каролинская утка	0	Закрытое	32	Leopold, 1951; цит. по F. Rohwer, S. Freeman (1989) Grice, Rogers, 1965; цит. по F. Rohwer, S. Freeman (1989) Jones, Leopold, 1967; цит. по F. Rohwer, S. Freeman (1989) Morse, Wight, 1969; цит. по F. Rohwer, S. Freeman (1989) Clawson et al., 1979; цит. по F. Rohwer, S. Freeman (1989) Neusmann et al., 1980; цит. по F. Rohwer, S. Freeman (1989) Naramis, Thompson, 1985; цит. по F. Rohwer, S. Freeman (1989) B. Semel, P. Sherman (1986). R. Jansen, E. Bollinger (1998). A. Davies, G. Baggot (1988, 1989).
<i>Aix galericulata</i> Мандаринка	0	Закрытое	56	
<i>Chenonetta jubata</i> Гривитская утка	0	Закрытое		Briggs, 1991; цит. по Y. Yom-Tov (2001)
<i>Nettion coromandelianus</i> Индийский малый гусь	0	Закрытое		Ali, Ripley, 1968-1974; цит. по Y. Yom-Tov (2001)
<i>Nettion ruficollis</i> Австралийский малый гусь	0	Закрытое		Frith, 1967; Johnsgard, 1978; цит. по G. Veauchamp (1998)
<i>Anas strepera</i> Серая утка	0	Открытое	6,8-8,8	Н.Г. Скрябин (1967, 1976) Duebber, 1966; цит. по F. Rohwer, S. Freeman (1989) Bengtson, 1972; цит. по F. Rohwer, S. Freeman (1989) Duebber et al., 1983; цит. по F. Rohwer, S. Freeman (1989) Hines, Mitchell, 1984; цит. по F. Rohwer, S. Freeman (1989) В.И. Лысенко (1991)
<i>Anas platyrhynchos</i> Кряква	0	Открытое	11	Drewien, Fredrickson, 1970; цит. по F. Rohwer, S. Freeman (1989) Bengtson, 1972; цит. по F. Rohwer, S. Freeman (1989) Titman, Lowther, 1975; цит. по F. Rohwer, S. Freeman (1989) (Полувольное содержание, в искусственных гнездах) Ю.В. Костин (1983)
			1,5	Duebber et al., 1983; цит. по F. Rohwer, S. Freeman (1989)
			1,6	J.A. Amat (1991)
<i>Anas rubripes</i> Американская черная кряква	0	Открытое		V.D. Stotts, D.E. Davis, 1960; цит. по Y. Yom-Tov (2001)
<i>Anas roscilaryncha</i> Черная (пестроногая) кряква	0	Открытое		J.M. Cunningham, E.O. Welch, 1955; A. Attwill et al., 1981; цит. по R. Saylor (1992)
<i>Anas superciliosa</i> Серая кряква	0	Открытое/ Закрытое		Attwill et al., 1981; цит. по Y. Yom-Tov (2001)
<i>Anas sulaorota</i> Коричневый чирок	0	Открытое		Palmer, 1976; Weller, 1959; Johnsgard, 1978; цит. по G. Veauchamp (1998)
<i>Anas sulaeata</i> Широконоска	0	Открытое	2,3	Н.Г. Скрябин (1967)
			0,4	А.А. Мелнис (1968)
<i>Anas gibberifrons</i> Серый чирок	0	Открытое/ Закрытое		J.M. Cunningham, E.O. Welch, 1955; Frith, 1967; цит. по G. Veauchamp (1998)
<i>Anas castanea</i> Каштановый чирок	0	Открытое/ Закрытое		Frith, 1967 цит. по Y. Yom-Tov (2001)

5.2. Особенности внутривидового паразитизма неворобьиных птиц

<i>Anas acuta</i> Шилохвость	0	Открытое		В.М. Чернышев, А.К. Юрлов (1991)
<i>Anas penelope</i> Связь	0	Открытое	1	Bengtson, 1972; цит. по F. Rohwer, S. Freeman (1989)
<i>Anas querquedula</i> Черок-трескунок	0	Открытое	0,3	Г.П. Дементьев и др. (1952); А.А. Меднис (1968); Frith, 1967; цит. по G. Beauchamp (1998)
<i>Anas strepera</i> Черок-свистунок	0	Открытое		П.Н. Дьяконов (1967); Palmer, 1976; Bellrose 1978; цит. по G. Beauchamp (1998)
<i>Mareca angustirostris</i> Мраморный черок	0 (к)	Открытое		Hawkes, 1970; цит. по Y. Уом-Тов (2001)
<i>Netta rufina</i> Красноносый нырок	0	Открытое	48	Hellebrekers, Youns, 1964; цит. по F. Rohwer, S. Freeman (1989)
<i>Netta erythrophthalma</i> Красноглазый нырок	0	Открытое	17	J.A. Amat (1985)
<i>Netta perosassa</i> Пампасский нырок	0	Открытое		Clancey, 1967; цит. по Y. Уом-Тов (2001)
<i>Aythya valisineria</i> Длинноносый красноголовый нырок	0	Открытое	36	Gibson, 1920; цит. по Y. Уом-Тов (2001)
<i>Aythya ferina</i> Красноголовый нырок	0	Открытое	6,7 3,1 14,7	M.D. Sturenson (1993) Н.Г. Скрябин (1967) А.А. Меднис (1968) Г.К. Иванов (1980)
<i>Aythya americana</i> Американский красноголовый нырок	0	Открытое	20,0-52,6 36	О.В. Суханова (1988); О.В. Суханова (1996) Lokemoen, 1966; цит. по F. Rohwer, S. Freeman (1989)
<i>Aythya australis</i> Австралийский нырок	0	Открытое	17	Joynes, 1983; цит. по F. Rohwer, S. Freeman (1989) Frith, 1967; цит. по Y. Уом-Тов (2001)
<i>Aythya nyroca</i> Белоглазый нырок	0	Открытое/ Закрытое		Г.П. Дементьев и др. (1952); Johnsgard, 1978; цит. по G. Beauchamp (1998)
<i>Aythya fuligula</i> Хохлатая черныш	0	Открытое	10 20 5,7 4,8	Hilden, 1964; цит. по F. Rohwer, S. Freeman (1989) Navlin, 1966; цит. по F. Rohwer, S. Freeman (1989) Н.Г. Скрябин (1967) А.А. Меднис (1968)
			11	Bengtson, 1972; цит. по F. Rohwer, S. Freeman (1989)
			10	Newton, Sambell, 1975; цит. по F. Rohwer, S. Freeman (1989)
			7,4	В.П. Дебело (1977)
			17,3-26,5	О.В. Суханова (1988); О.В. Суханова (1996)
			23	Л.П. Яновский (1991)
<i>Aythya marila</i> Морская черныш	0 (к)	Открытое	8	Hilden, 1964; цит. по F. Rohwer, S. Freeman (1989)
			8	Weller et al., 1969; цит. по F. Rohwer, S. Freeman (1989)
<i>Aythya affinis</i> Малая морская черныш	0	Открытое	11	Bengtson, 1972; цит. по F. Rohwer, S. Freeman (1989)
<i>Oxyura dominica</i> Масковая савка	0	Открытое	8	Vermeer, 1968; цит. по F. Rohwer, S. Freeman (1989)
<i>Oxyura jamaicensis</i> Американская савка	0	Открытое	12 38	Hines, 1977; цит. по F. Rohwer, S. Freeman (1989) Bond, 1961; цит. по F. Rohwer, S. Freeman (1989)
			9	Siegfried, 1976; цит. по F. Rohwer, S. Freeman (1989)
			38	Joynes, 1983; цит. по F. Rohwer, S. Freeman (1989)

Окончание табл. 19

1	2	3	4	5
<i>Oxypoda vittata</i>	0	Открытое		Gibson, 1920; цит. по Y. Yom-Tov (2001); Johnsgard, 1978; цит. по G. Beauchamp (1998)
Южноамериканская савка				
<i>Oxypoda australis</i>	0	Открытое		Serventy, Whittel, 1967; цит. по Y. Yom-Tov (2001)
Австралийская савка				
<i>Oxypoda massoa</i>	0	Открытое	14	Siegfried, 1976; цит. по F. Rohwer, S. Freeman (1989)
Африканская савка				
<i>Oxypoda leucoserphala</i>	0	Открытое		Г.П. Дементьев и др. (1952)
Савка				
<i>Biziura lobata</i>	0	Открытое		Attiwill et al., 1981; цит. по Y. Yom-Tov (2001)
Лопастная утка				
<i>Somateria fischeri</i>	0	Открытое		Palmer, 1976; Johnsgard, 1975; цит. по G. Beauchamp (1998)
Очковая ггага				
<i>Somateria spectabilis</i>	0	Открытое		Hanson et al., 1956; цит. по F. Rohwer, S. Freeman (1989)
Гага-гребенушка				
<i>Somateria mollissima</i>	К/0	Открытое	42,4	Mehlum, 1991; Т.Б. Ардамацкая (1991); Robertson, Watson, Cooke, 1992
Обыкновенная ггага				
<i>Histrionicus histrionicus</i>	0	Открытое		Bengston, 1972; цит. по Y. Yom-Tov (2001)
Камешушка				
<i>Melanitta fusca</i>	0	Открытое		Vermeer, 1968; цит. по F. Rohwer, S. Freeman (1989)
Турпан				
<i>Melanitta nigra</i>	0	Открытое		Bengston, 1972; цит. по F. Rohwer, S. Freeman (1989)
Синьга				
<i>Clangula hyemalis</i>	0	Открытое	3	Bengston, 1972; цит. по F. Rohwer, S. Freeman (1989)
Морянка			1	Alison, 1975; цит. по F. Rohwer, S. Freeman (1989)
<i>Vesperhala albeola</i>	0	Закрытое	7,5	Erskine, 1972; цит. по A. Erskine (1990)
Малый тоголь			5	Gauthier, 1987; цит. по F. Rohwer, S. Freeman (1989)
<i>Vesperhala clangula</i>	0	Закрытое	15,4	В.В. Немцев (1956)
Обыкновенный тоголь			34-36	М. Andersson, M. Eriksson (1982); M. Andersson, M. Ehlund (2001)
			39	Dow, Fredga, 1984; цит. по F. Rohwer, S. Freeman (1989)
			20	Л.П. Яновский (1991)
<i>Vesperhala islandica</i>	0	Закрытое	13	Bengston, 1972; цит. по F. Rohwer, S. Freeman (1989)
Исландский тоголь			21,5	Palmer, 1976; цит. по A. Erskine (1990)
			35	Eadie, 1989; цит. по J. Eadie, P. Sherman, B. Semel (1998)
<i>Mergus albellus</i>	0	Закрытое		S. Crampton, K. Simmons (1977)
Луток				
<i>Mergus cucullatus</i>	0	Закрытое	36	Bouvier, 1974; цит. по F. Rohwer, S. Freeman (1989)
Хохлатый крохаль			21	Morse et al., 1969; цит. по F. Rohwer, S. Freeman (1989)
<i>Mergus merganser</i>	0	Закрытое	3,1	В. Лиллелехт (1975)
Большой крохаль				
<i>Mergus serrator</i>	0	Закрытое/ Открытое	8,8	Т.Б. Ардамацкая (1963)
Средний (длинноносый) крохаль			4,3	В. Лиллелехт (1975)
			64	A. Young, R. Titman (1988) (основная популяция)
			5	Bengston, 1972; цит. по F. Rohwer, S. Freeman (1989)

0 — одиночное расположение гнезд. Individual (O), K — колониальное гнездование. Colonial (K)

Похожий эффект может возникать при воздействии факторов антропогенного происхождения, включая мероприятия по привлечению птиц с помощью искусственных гнездовий. Например, привлечение уток в искусственные дуплянки в случае близкого размещения этих гнездовий ведет к увеличенной плотности гнездящихся птиц и высокому уровню внутривидового паразитизма. В некоторых случаях создаются условия для колониального гнездования типично одиночно размножающихся видов. Так, у осенней утки (*Dendrocygna autumnalis*) типично колониальное гнездование отмечено при использовании искусственных дуплянок, а уровни внутривидовых подкладок яиц достигали в этом случае чрезвычайно высоких значений (74—91 % — Delnicki, 1973; цит. по J. Eadie, P. Sherman, B. Semel (1998); 84 % — McCamant and Bolen 1979; цит. по F. Rohwer, S. Freeman (1989)). Подобная ситуация отмечена и у каролинской утки (Semel, Sherman, 1995).

В обзоре экологии и поведения закрытогнездящихся видов, сделанном Д. Эди, П. Шерманом и Б. Семелом, приводится гистограмма распределения частот паразитизма у различных экологических групп гусеобразных, составленная по материалам обобщений Р. Сайлера (1992) по 31 виду в 63-х исследованиях (Eadie, Sherman, Semel, 1998). Мы дополнили эти материалы данными наблюдений последних лет (всего 96) и представили их в виде гистограмм на рис. 42.

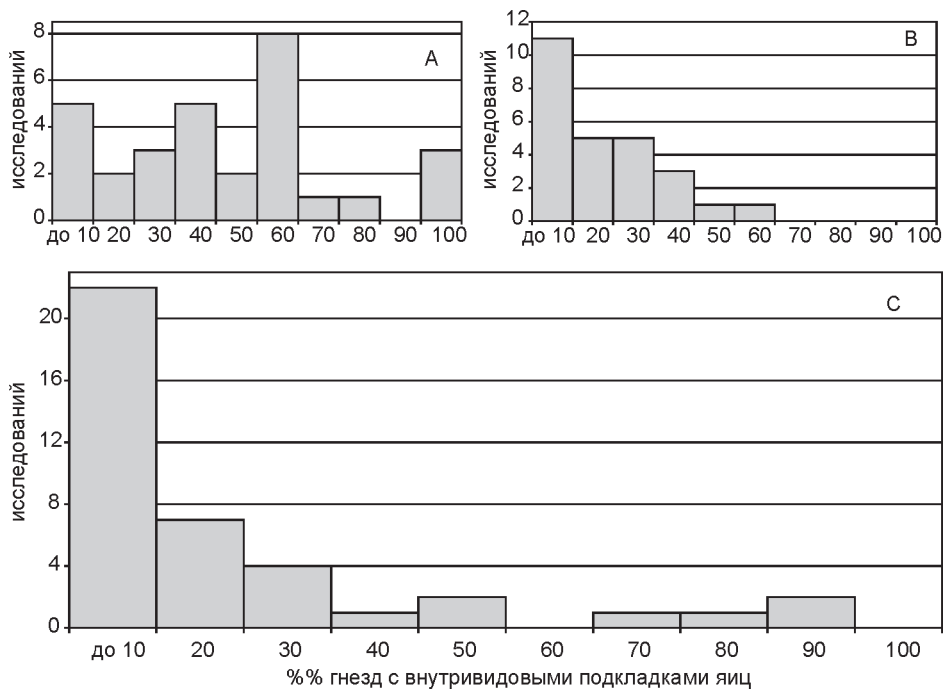


Рис. 42. Частоты внутривидового паразитизма у закрытогнездящихся (А), открытогнездящихся среди воды (В) и на суше (С) видов гусеобразных (по R. Sayler (1992); J. Eadie, P. Sherman, B. Semel (1998) с дополнениями). Histograms of the frequency of intraspecific brood parasitism recorded in separate studies for cavity-nesting waterfowl (A), emergent nesting waterfowl (B), and upland nesting waterfowl (C). (Data from R. Sayler (1992); J. Eadie, P. Sherman, B. Semel (1998) with complements).

Доля видов, у которых отмечены высокие уровни внутривидовых подкладок яиц, на гистограмме А (закрытогнездящиеся виды) значительно превышает таковые у открытогнездящихся на воде или суше.

Суммарный статистический анализ данных по уровню внутривидовых подкладок яиц в различных систематических группах гусеобразных показал, что у открытогнездящихся неколониальных видов он существенно ниже, чем у закрытогнездящихся колониальных или полуколониальных видов (рис. 43). Как видим, средние уровни внутривидового паразитизма (ниже 10 %) отмечены среди одиночно гнездящихся гусей, казарок и крохалей, 15—30 % — у нырков и савок. У группы закрытогнездящихся (древесные утки, пеганки, гоголи и другие) доля кладок с подложенными яйцами в среднем в 4,6 раза выше.

Особенно показательна ситуация с крохальями (*Mergus*). В случае одиночного открытого гнездования (длинноносый крохаль) средний уровень паразитизма составлял 6,0 %, а в случае закрытого (большой и хохлатый) или полуколониального (длинноносый) — 31,0 % (рис. 43). Наиболее регулярные случаи внутривидового паразитизма отмечены при сочетании колониальности и закрытого гнездования (*Dendrocygna autumnalis*). При закрытом, но одиночном гнездовании, уровни паразитизма были несколько ниже (гоголи, пеганки). Особенно показательной выглядит ситуация на обобщенном (по типу гнездования) графике (рис. 44). И колониальные ($31,7 \pm 5,34$ %) и закрытогнездящиеся ($41,0 \pm 3,35$ %) виды достоверно отличаются более высоким уровнем внутривидовых подкладок яиц от одиночно и открытогнездящихся видов ($9,3 \pm 0,93$ %). Данная ситуа-

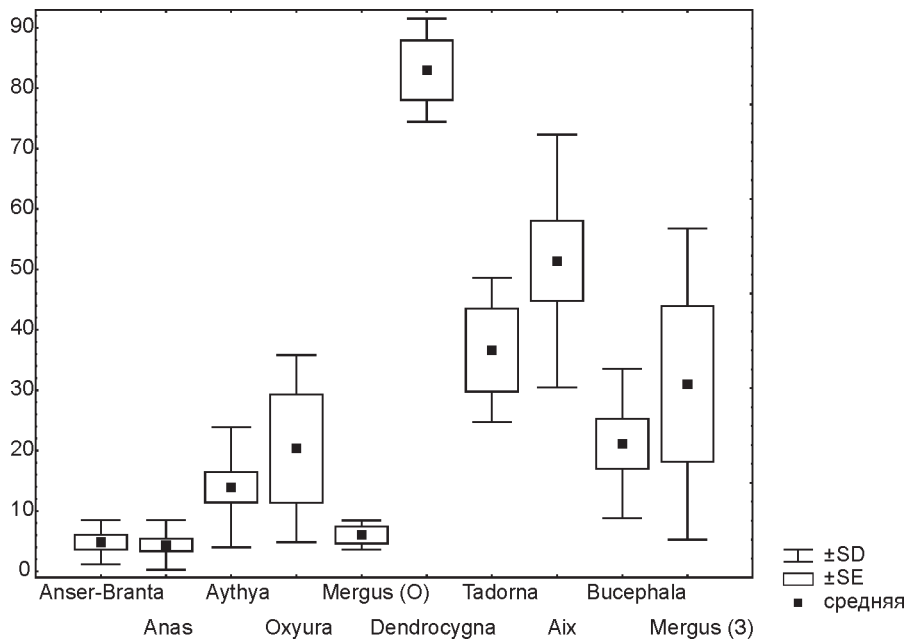


Рис. 43. Средние частоты внутривидового гнездового паразитизма у различных систематических групп гусеобразных. Mean frequency of intraspecific brood parasitism of waterfowl (*Anseriformes*).

ция 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 существенных 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. Так, детальные наблюдения Д. Эди за исландским гоголем показали, что ограничение мест гнездования (дуплянок) не может быть единственным объяснением высоких уровней внутривидового паразитизма (Eadie, 1991; цит. по J. Eadie, P. Sherman, B. Semel, 1998). К такому же выводу пришли Б. Семел и П. Шерман, изучая биологию каролинской утки (Semel, Sherman, 1995; Semel, Sherman, Byers, 1988, 1990). У гуменников, в отличие от белых гусей, подкладывание яиц чаще всего отмечали в годы с ранней весной, когда не было недостатка гнездовой территории (Сыроечковский, 2001). Подобное отмечено и для других видов гусеобразных (Morse, Wight, 1969; цит. по J. Eadie, P. Sherman, B. Semel, 1998; Heusmann et al., 1980; цит. по F. Rohwer, S. Freeman, 1989; Чернов, 1990; Sayler, 1992).

Таким образом, дефицит мест или гнездопригодных территорий и высокая плотность гнездования являются важными факторами, определяющими частоту внутривидового паразитизма. В то же время эти факторы не могут дать исчерпывающих объяснений всех случаев внутривидовых подкладок яиц. Существуют и другие причины, связанные с таким особым поведением отдельных самок.

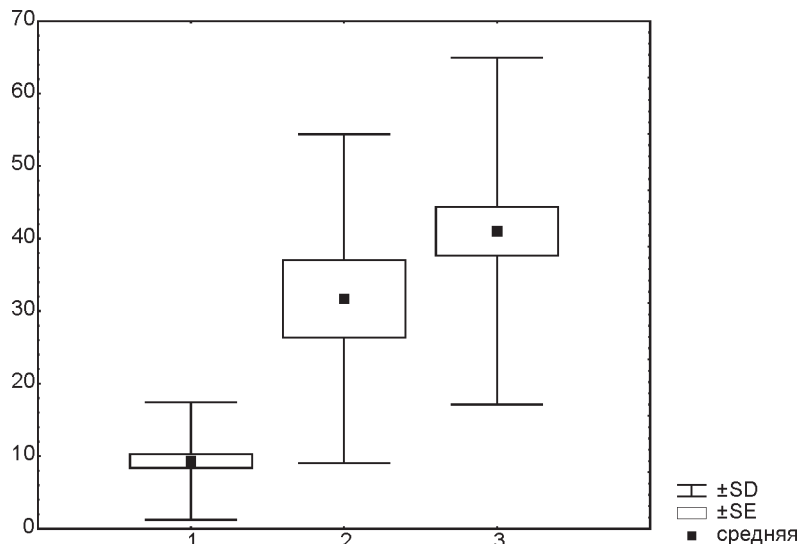


Рис. 44. Уровни внутривидового гнездового паразитизма в различных экологических группах гусеобразных. 1 — одиночные открытогнездящиеся виды; 2 — колониальные; 3 — закрытогнездящиеся виды. Frequency of intraspecific brood parasitism of waterfowl (*Anseriformes*). 1 — individual open nesting waterfowl; 2 — colonial; 3 — cavity-nesting waterfowl

5.2.1.3. Особенности поведения паразитических самок.

Наблюдения за поведением самок при откладке яиц показали, что чаще всего «паразитическая» откладка яиц происходит в неполную кладку и при отсутствии самки-хозяйки гнезда. Подобное поведение самок-доноров наблюдали у некоторых видов уток (Bezzel, 1961), горного гуся (Weigmann, Lamprecht, 1991), гаги (Robertson, Watson, Cooke, 1992) и других видов. В этом случае достигается наилучший эффект выживаемости подложенных яиц. Однако и в такой ситуации существуют определенные ограничения (в количестве подложенных яиц). В случае подкладки 1—3-х яиц итоговый размер кладки увеличивается незначительно и не влияет на успешность вылупления птенцов (рис. 39, 40 для исландского гоголя — J. Eadie, P. Sherman, B. Semel (1998) и каролинской утки — B. Semel, P. Sherman, S. Byers, 1990). По наблюдениям П. Р. Форслунда и К. Ларссона, 44,4 % яиц были подложены в незавершенные кладки белошековой казарки, однако подкладка яиц после начала насиживания (55,6 % случаев) приводила к увеличению среднего размера кладки на 0,9 яйца (Forslund, Larsson, 1995).

В гнезда длинноносого крохалея другие самки подкладывали в среднем 1,7 яйца (Young, Titman, 1988), в гнезда гуменников — обычно не более 2—3, реже 4—5 яиц (Сыроечковский, 2001). Из 153 полных кладок гаги 65 кладок содержали одно подложенное яйцо (67,7 %), в 27,6 % — 2 и в 4,7 % — 3 яйца (Robertson, Watson, Cooke, 1992).

Таким образом, тактика подкладки небольшого числа яиц в незавершенные кладки наиболее оптимальна и имеет наибольшую перспективу в повышении общей продуктивности.

В случаях подкладки большего количества яиц или подкладки яиц в период насиживания, что ведет к увеличению кладки до очень больших размеров, успешность вылупления птенцов снижается. Кроме упомянутых выше видов, подобную ситуацию наблюдали у пеганки (Ардамацкая, 1965), гоголя (Andersson, Eriksson, 1982; Бианки, 2001), мандаринки (Davies, Baggot, 1989) и других видов. В случаях возникновения **сверх**-больших кладок они, как правило, оставляются птицами и превращаются в своеобразную «свалку» яиц в гнезде и около него. Подобное наблюдали на Байкале у гнезд хохлатой чернети или красноголового нырка (Скрябин, 1967). Пеганки бросают кладки, превышающие 20 яиц, даже в период насиживания (Ардамацкая, 1965). В Крыму в «беспризорных» (т.е. брошенных сдвоенных) кладках пеганки бывает до 36 яиц (Костин, 1983), на Сиваше — до 50 (Киселев Ф. К., 1941 цит. по В. И Лысенко, 1991). У каролинской утки наблюдали кладки, содержащие 37 яиц (Semel, Sherman, 1986) и даже 45—50 яиц (Clawson et al., 1979; цит. по B. Semel, P. Sherman, 1986). В. Ю. Чернов (1991) наблюдал кладку красноногого нырка, содержащую 56 яиц! Как правило, гнездо не в состоянии вместить такое количество яиц, поэтому часть их (6,5—17%) выкатывается или сразу откладывается рядом с гнездом на землю.

Разбросанные яйца у гнезд встречаются не только когда гнездо брошено. В случае невозможности отложить яйцо в гнездо (самка-хозяйка насиживает кладку) паразитические самки откладывают их возле гнезд (Bezzel, 1961; Amat, 1985). С другой стороны, яйца возле гнезд могут

появиться и по причине их выбрасывания. Несмотря на то, что яйца из гнезд редко выкатываются за его пределы, не исключено, что некоторые самки выбрасывают «чужие» яйца из гнезда (Скрябин, 1967). Такие же данные приводит и Я. Ама, который считает, что самки красноногого нырка способны отличать яйца паразита (красноголового нырка) и выбрасывать их. Он же наблюдал и особое поведение паразитических самок красноголовых нырков, когда перед откладкой собственного яйца они выбрасывали яйца красноногого нырка из гнезд (Ама, 1985). Обратная ситуация отмечена у горного гуся. Несмотря на то, что самки-хозяйки гнезд активно защищают кладки от вторжения других самок, они сами склонны закатывать в гнезда яйца, отложенные рядом этими самками! (Weigmann, Lamprecht, 1991).

Явление «сброса» яиц отмечено не только у уток. Нами отмечены подобные случаи у стрижа, зимородка, горихвостки и других видов (Нумеров, 1978; Нумеров и др., 1995). Весной 1979 г. в Зап. Вирджинии (США) наблюдали откладку яйца на землю самкой рогатого жаворонка (*Eremophila alpestris*). По мнению наблюдавших, такое поведение имеет адаптивное значение для наземногнездящихся видов, сильно страдающих от хищников (у этого жаворонка гибнет 70 % яиц и птенцов) (Wackenhut, Strait, Whitmore, 1983). Такого же мнения придерживается и В. Ю. Чернов (1991), наблюдавший явление сброса яиц у 4-х видов уток на озере Сарыкамыш в Юж. Приаралье. Он считает, что разбросанные вокруг гнезд яйца отвлекают хищников. Обнаружена отрицательная корреляция (-0,8) между количеством отложенных на землю или выкатившихся яиц и разоряемостью гнезд.

В целом у гусеобразных подкладка яиц практически всегда приводит к увеличению размера кладки. Причем чем выше средний размер кладки в популяции, тем выше доля кладок с подложенными яйцами. Данная закономерность установлена для многих видов. Нами обобщены опубликованные данные по пяти видам гусеобразных (рис. 45). Для графика использованы сведения по обыкновенному и исландскому гоголю (Немцев, 1956; Andersson, Eriksson, 1982; Eadie, 1989; цит. по J. Eadie, P. Sherman, B. Semel, 1998), по каролинской утке (Eadie et al., 1998), по серой утке (Скрябин, 1967), по длинноносому крохалю (Ардамацкая, 1963; Young, Titman, 1988), по красноголовому нырку (Иванов, 1980).

Несмотря на специфику отдельных видов, общая направленность взаимосвязи проявляется достаточно четко ($r = 0,89$, $p < 0,05$). Уравнение линейной регрессии выглядит следующим образом: $Y = 4,39x - 28,06$; где Y — процент гнезд с подложенными яйцами, x — средний размер кладки.

Внутривидовой паразитизм часто не является «фиксированной» поведенческой стратегией. Наблюдения за поведением меченых особей указывают, что некоторые самки и паразитируют, и строят гнезда, и откладывают яйца в одном и том же сезоне (Bezzel, 1961; Sørensen, 1991, 1993; Eadie, Sherman, Semel, 1998; Bellrose, Holm, 1994, цит. по J. Eadie et al., 1998). В годы с неблагоприятными погодными условиями самки американского красноногового нырка (*Aythya americana*) использовали стратегию внутривидовых подкладок яиц, а при благоприятных условиях — двойную стратегию размножения, откладывая вначале паразитические яйца,

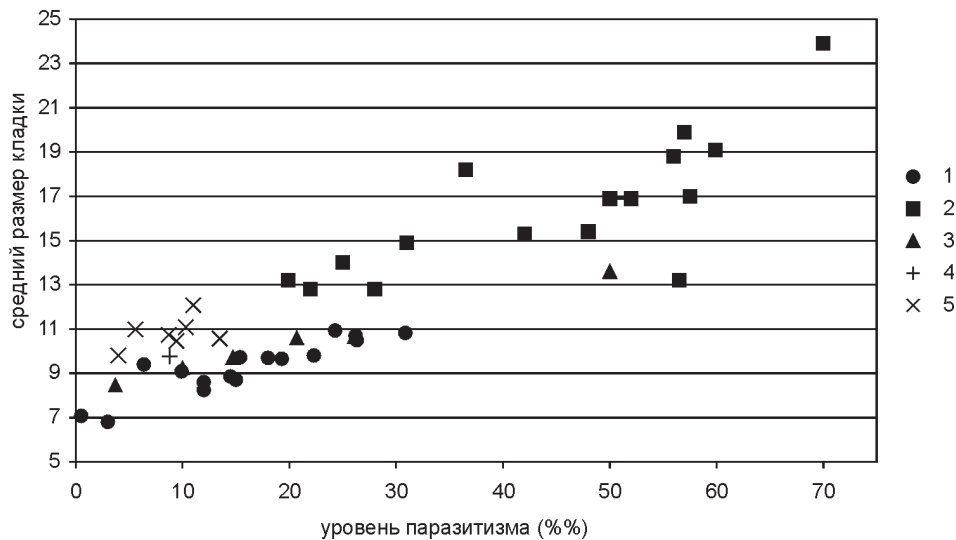


Рис. 45. Взаимосвязь среднего размера кладки обыкновенного и исландского гоголей (1), каролинской утки (2), длинноносого крохала (3), серой утки (4), красноголового нырка (5) и уровня внутривидового паразитизма. Correlation between mean clutch size of Common and Barrow's goldeneye (1), Wood duck (2), Red-breasted merganser (3), Gadwall (4), Pochard (5) and frequency of intraspecific parasitism.

а затем приступая к типичному гнездованию. Это увеличивало репродуктивный успех этих особей и общий репродуктивный успех вида (Sørensen, 1991).

Характер распределения величины кладок у гуменников показал, что подкладывание яиц было неслучайным. Самки подкладывали их в основном в те гнезда, где и без того было много яиц, а у гусей наибольшая величина кладки характерна для птиц старшего возраста, которые уже неоднократно размножались (Сыроечковский, 2001). Около гнезд гуменников присутствовали негнездящиеся птицы, которые не изгонялись хозяевами с гнездовой территории, а перемещались по ней совершенно свободно, подходя иногда даже к самому гнезду. Можно предположить, что, в отличие от белых гусей, у гуменников яйца подкладывают не случайные особи, а, главным образом, достигшие половой зрелости дети (дочери) гнездящейся птицы. Молодые самки при первом размножении могут не строить собственных гнезд, а откладывать яйца в гнезда родителей. В условиях Арктики такой путь может давать популяции определенные выгоды (Сыроечковский, 2001). По мнению М. Андерссона и М. Ерикссона (Andersson, Eriksson, 1982), внутривидовые подкладки яиц в гнезда родственных особей теоретически могут облегчать эволюцию паразитизма, что подтверждено последующими исследованиями (Andersson, 2001; Ahlund, Andersson, 2001). Этому способствует относительно высокий уровень филопатрии самок у гусеобразных. В ряде других наблюдений отмечено, что особи, подкладывающие яйца в чужие гнезда, были чаще годовалыми (Grenquist, 1963, Weller, 1959, все цит. по R. Saylor, 1992; Ahlund,

Andersson, 2001). В то же время для популяции американского красноголового нырка (*Aythya americana*) наиболее характерным (в засушливые годы) внутривидовой паразитизм был для взрослых особей (Johnson, 1978, Sayler, 1985, все цит. по R. Sayler (1992)).

Неслучайную откладку яиц наблюдали и у горного гуся. Поведение паразитических и гнездовых самок различалось. Внутривидовой паразитизм был наиболее характерен для 2-летних высокоранговых парных и более старших низкоранговых непарных самок. Установлено, что склонность к паразитизму **передается по наследству от матери к дочери**, одна и та же самка подкладывала яйца в разные гнезда не родственных ей гусей (Weigmann, Lamprecht, 1991).

Вероятно, возраст «паразитических» самок — только один из множества факторов, влияющих на склонность индивидуума к внутривидовой подкладке яиц.

5.2.1.4. Успешность вылупления птенцов в паразитических кладках.

Успешность вылупления птенцов в кладках, содержащих или не содержащих паразитические яйца может существенно различаться у отдельных видов, популяций, а также в зависимости от времени и количества подкладываемых яиц.

У мускусной утки успешность вылупления птенцов в обоих типах кладок практически не различалась (76 % — в паразитических и 77 % — нет*) (Narun M. A. S., et al., 1998). У каролинской утки различия составили от 7,6 до 18 %: в шт. Миссури — 39,5 и 47,1 %, в шт. Нью-Джерси — 26,0 и 33,6 %, в шт. Нью-Йорк — 39,9 и 46,0 % и в шт. Орегон — 52,9 и 68,9 % (Clawson et. al., 1979; Zipko, 1979; Haramis, Thompson, 1985; Morse, Wight, 1969; все цит. по B. Semel, P. Sherman, S. Byers, 1988), а также в шт. Иллинойс 57,5 и 67,3 % (Semel B., Sherman P. W., Byers S. M. 1988) и в последующие годы — 73 и 91 % (Jansen, Bollinger, 1998). У среднего крохалея — 75,2 и 88,7 %, хотя по количеству утят различий практически не было — $8,6 \pm 0,02$ и $8,8 \pm 0,01$ (Young, Titman, 1988). Наиболее существенную разницу в успешности вылупления отметили на юге Германии в полувольной группе размножающихся горных гусей — 29 и 67 % (Weigmann, Lamprecht, 1991). В канадской популяции обыкновенной гаги, наоборот, паразитические кладки имели более высокую вылупляемость птенцов — 47,6 и 42 % (Robertson, Watson, Cooke, 1992). Многолетние наблюдения за внутривидовыми подкладками яиц красноголовым нырком и хохлатой чернетью показали, что прибавление трех яиц к кладке в течение периода откладки яиц хозяином не влияло на итоговый размер кладки и успешность размножения. Незначительное снижение успеха вылупления птенцов наблюдали при подкладке шести и более яиц, но в целом это не сказывалось на демографических параметрах популяции (смертности, гнездовом консерватизме) (Dugger, Blums, 2001).

Главная причина снижения успешности вылупления птенцов в паразитических кладках — сверхвысокая асинхронность развития эмбрионов. Около 66 % непродуктивных яиц мандаринки содержали мерт-

* здесь и далее первым указан процент вылупления птенцов в кладках с подложенными яйцами.

вые эмбрионы, так как большинство яиц были подложены после начала инкубации (через 3—18 дней) (Davies, Baggot, 1989). Основная причина гибели яиц у среднего крохалея (14 %) — несоответствия сроков инкубации (Young, Titman, 1988). Даже в случае сохранения жизнеспособности невылупившиеся птенцы иногда погибали, так как самки прекращали насиживать кладки и покидали гнезда после вылупления основной массы птенцов. Например, самки белых гусей уводили вылупившихся первых птенцов, оставляя в гнезде до 5 яиц (Robertson, Owen, Rockwell, 1995; Lank et al., 1989).

Другой причиной гибели яиц, которую мы уже упоминали, могут быть очень крупные кладки, хотя просто увеличенные кладки (до 18—20 яиц) успешно насиживались утками и при этом вылупление утят было из 90—95 % яиц (исключая случаи брошенных и разоренных кладок). То есть число яиц в нормальных кладках уток составляет примерно половину от предельно допустимой величины кладки, которую одна самка может эффективно обогревать, и детерминировано, видимо, фактором времени, в течение которого сохраняется высокая жизнеспособность эмбрионов в отложенных яйцах до начала непрерывной инкубации (Яновский, 1991).

Еще один интересный аспект. Известно, что самым критическим моментом в размножении утиных является период откладки яиц. Как правило, самки в это время сидят на гнезде лишь в момент откладки очередного яйца, а все остальное время кладка остается без защиты и может быть доступна для других самок и хищников. По расчетам С. Онно, размер кладки и вероятность ее разорения взаимосвязаны. Чем больше кладка, тем длиннее период ее формирования и тем больше вероятность ее разорения. Самая оптимальная кладка для уток (при откладке 1 яйца в день и уровне гибели 5 %) — 10 яиц (Лиллелехт, 1975). Кладки, превышающие 10 яиц, дают в конечном счете меньше потомства на каждую самку, так как за лишние дни откладки яиц увеличивается количество погибающих кладок. Если же процент гибнущих за 1 день кладок выше 5 или перерывы между откладкой каждого яйца длиннее, тогда величина самой выгодной кладки уменьшается. Так, при гибели за 1 день 7,5 и 10 % от всех начатых кладок самыми выгодными оказываются кладки, состоящие из 7 и 5 яиц, соответственно (Лиллелехт, 1975). Все это послужило основой для гипотезы С. Онно о том, что способом укорачивания периода яйцекладки может быть уменьшение в ходе эволюции величины кладки (Онно, 1963, цит. по В. Лиллелехт, 1975).

Если рассматривать данную ситуацию с позиции внутривидовых подкладок яиц, становится очевидным, что быстро увеличивающийся размер кладок при внутривидовом паразитизме может сокращать период формирования кладки. То есть количество яиц в кладке растет, количество птенцов (продуктивность) растет, а уровень гибели кладок от хищничества остается прежним, так как период откладки не увеличивается. Интересно отметить, что большие кладки (с подложенными яйцами) мандаринки формировались быстрее маленьких, но насиживались дольше (Davies, Baggot, 1989).

Таким образом, при прочих равных условиях гнезда самок с подложенными (паразитическими) яйцами могут иметь определенные преимущества в итоговой продуктивности размножения.

Широкое распространение и высокие уровни внутривидового паразитизма у гусеобразных обуславливаются сочетанием множества факторов. Среди них одними из наиболее существенных являются:

- биоэкологические особенности группы (большие размеры кладок, агрегированное гнездование, использование для устройства гнезд закрытых или полужакрытых 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, в свою очередь, видимо, определяется относительно невысокими репродуктивными затратами хозяев паразитированных гнезд;
- возможность повышения общей эффективности размножения популяции и вклада в потомство использующих гнездовой паразитизм особей.

5.2.2. Внутривидовой паразитизм у других видов неворобьинообразных.

Среди других неворобьинообразных внутривидовой паразитизм чаще всего регистрировали у экологически сходных с гусеобразными групп видов птиц. Это колониальные водные и околоводные виды, относящиеся к отрядам: *Podicipediformes* — поганкообразные, сем. *Phalacrocoracidae* — баклановые (отряд *Pelecaniformes*), *Ciconiiformes* — аистообразные или голенастые, сем. *Rallidae* — пастушковые (отряд *Gruiformes*) и *Charadriiformes* — ржанкообразные.

Среди поганкообразных внутривидовой паразитизм зарегистрирован у шести видов (31,6 % всех видов отряда) (Приложение 1). Все виды строят открытые гнезда на воде. Наиболее высокие уровни внутривидового паразитизма отмечены у большой (*Podiceps cristatus*) и черношейной (*Podiceps nigricollis*) поганок. Гнезда большой поганки в Предуралье и Зауралье — 13,3 % случаев, в Запорожской области — 2,9 %, в Воронежской и Липецкой областях 1,7—5,2 % содержали яйца, отложенные несколькими самками (Калинин, 1984; Косенчук, 1998; Климов и др., 1998; наши данные). На рыбопродуктивных прудах и рисовых чеках в дельте Дуная, Днестра, Тилигула, Молочной, в плотных смешанных колониях 10—15 % всех кладок черношейной поганки содержали 8—18 яиц нескольких самок (Кошелев и др., 1998).

Именно этим двум видам поганок свойственна повышенная плотность гнездования и агрегированное расположение гнезд. Так, исследования 1993—1994 гг. в шт. Орегон (с.-в. США) в 4-х колониях черношейных поганок с различной плотностью гнездования показали, что в более плотных колониях уровень внутривидового паразитизма был выше (Hill et al., 1997). Сходные результаты наблюдений получены в Германии (Flug, 1998) и Украине, где черношейные поганки гнездились только колониально в колониях чаек и крачек (Кошелев и др., 1998). На оз. Жарновецком наиболее высокую плотность и внутривидовой паразитизм наблюдали в 1980 г., когда резкое повышение уровня воды вызвало гибель значительной части кладок (Moskal, Marszalek, 1986).

Характерным следствием внутривидового паразитизма почти для всех видов поганок является увеличение размера кладок до 6—8 и даже до 14—18 яиц (Дьяконов, 1967; Cramp, Simmons, 1977; Курочкин, 1982; Чернов, 1990; Кошелев и др., 1998; Косенчук, 1998; Kloskowski, 1999 и другие).

Кроме перечисленных видов, внутривидовой паразитизм отмечен также у серощёкой (*Podiceps griseigena*), серебристой (*Podiceps occipitalis*), западноамериканской (*Aechmophorus occidentalis*) и западноамериканской поганки Кларка (*Aechmophorus clarkii*) (Дьяконов, 1967; Cramp, Simmons, 1977; Rohwer, Freeman, 1989; Storer, Nuechterlein, 1992, цит. по Y. Yom-Tov, 2001; Kloskowski, 1999).

Среди пеликанообразных внутривидовой гнездовой паразитизм известен для двух видов семейства баклановых (*Phalacrocoracidae*) — большого (*Phalacrocorax carbo*) и длинноносого (*Phalacrocorax aristotelis*) бакланов. Частота зарегистрированных случаев внутривидового паразитизма невысока. Так, в Северном Приазовье в 1989—1997 гг. среди 2074 осмотренных кладок 4 (0,2 %) содержали 8 и 9 яиц (Покуса, 1998). На острове Подкова (Молочный лиман, Приазовье) в 1989—1990 гг. 8 (1,5 %) гнезд содержали кладки из 7—10-ти яиц, отложенных несколькими самками. Известны также случаи находок гнезд с 14-ю яйцами (Кошелев и др., 1990). В Читинской области в 1993—1996 гг. среди 11037 осмотренных кладок 42 (0,38%) содержали по 8 яиц (Ткаченко, 1998). По данным этих же авторов, обычный размер кладки большого баклана составляет 1—6 яиц. В то же время у другого вида — длинноносого баклана — методом ДНК-дактилоскопии один случай внутривидового паразитизма зарегистрирован среди птенцов из 15 гнезд, что в процентном отношении составляет 6,7% (Graves et al., 1992).

Внутривидовой гнездовой паразитизм в отряде аистообразных зарегистрирован у девяти (7,5 %) видов 4-х семейств, для которых характерно типично колониальное гнездование. В сем. цаплевых (*Ardeidae*) это желтая (*Ardeola ralloides*), большая белая (*Egretta alba*), голубоногая (*Egretta rufescens*), рыжая (*Ardea purpurea*) и серая (*Ardea cinerea*) цапли (Rohwer, Freeman, 1989; Gonzalez-Martin, Ruiz, 1996). Среди аистовых (*Ciconiidae*) один вид — американский аист (*Euxenura (Ciconia) maguari*) (Thomas, 1984, цит. по R. MacWhirter, 1989). Один вид фламинго (сем. *Phoenicopteridae*) — красный фламинго (*Phoenicopterus ruber*) (Brown, 1958, цит. по Y. Yom-Tov, 2001). Два вида сем. ибисовых (*Threskiornithidae*) — белый ибис (*Eudocimus albus*) и каравайка (*Plegadis falcinellus*) (Frederick, Shields, 1986; Смогоржевский, 1979). Сведения о внутривидовых подкладках яиц у белого ибиса, возможно требуют подтверждения, так как в другой работе М. Шилдса (1987) причина появления чужих яиц в кладках приводится иная. Так, в 1983—1984 гг. в Сев. Каролине (США) при наблюдениях за 1907 мечеными яйцами в гнездах отмечено 5 случаев перемещения яиц из одного гнезда в другое, но они были связаны со случайным механическим перемещением яиц в соседнее гнездо при перетаскивании их воронами (Shields, 1987).

Среди журавлеобразных наибольшее число видов, у которых зарегистрирован внутривидовой паразитизм, относится к пастушковым (*Rallidae*). (Приложение 1.) Это девять видов или (7,5 %) всех видов семейства:

коростель (*Crex crex*) (Brown, 1938, цит. по Y. Yom-Tov, 2001; Balát et al., 1977), каролинский погоныш (*Porzana carolina*) (Sørensen, 1995), камышница (*Gallinula chloropus*) (Balát et al., 1977; Gibbons, 1986; McRae, 1995, 1997), камышница-крошка (*Gallinula angulata*) (Jamieson et al., 2000), африканский черный пастушок (*Limnocorax flavirostra*) (Urban et al., 1986, цит. по Y. Yom-Tov, 2001), султанка (*Porphyrio porphyrio*) (Cramp, Simmons, 1977; Craig, 1980, цит. по Y. Yom-Tov, 2001), американская лысуха (*Fulica americana*) (Arnold, 1987, цит. по R. MacWhirter, 1989; Lyon, 1991, 1992), лысуха (*Fulica atra*) (Луговой, 1963; Balát et al., 1977; Horsfall, 1984, цит. по Y. Yom-Tov, 2001), хохлатая лысуха (*Fulica cristata*) (Urban et al., 1986, цит. по Y. Yom-Tov, 2001; Jamieson et al., 2000).

Среди этих видов для пяти характерно колониальное или полуколониальное гнездование и у них же зарегистрированы самые высокие уровни внутривидовых подкладок яиц. Так, в 1982—1984 гг. в Кембриджшире (Великобритания) ежегодно 25 % гнезд камышницы содержали яйца, отложенные двумя и более самками. Однако только часть из этих кладок возникала вследствие внутривидовых подкладок яиц, другая часть — в результате кооперативного размножения (Gibbons, 1986). Сходный уровень отмечен нами в 1990-2000 гг. в Воронежской области — 23,5 % (n=17). Исследованиями С. Макри на ю.-в. Англии показано, что высокая плотность гнездования и гибель кладок увеличивали уровень паразитизма. Так, в 1991—1992 гг. при уничтожении крыс — разорителей гнезд камышниц уровень хищничества составлял 37 и 36 %, а гнездового паразитизма — 10 и 13 %, соответственно. В 1993 г. борьбу с грызунами не проводили, и их численность резко увеличилась. Гибель кладок возросла до 65 %, а внутривидового паразитизма — до 21 % (McRae, 1995, 1997). Еще более высокие уровни внутривидового паразитизма отмечены у камышницы-крошки — 21—36 %, у хохлатой лысухи — 43 % в Намибии (Jamieson et al., 2000) и у американской лысухи в Британской Колумбии (Канада) — 21—46 % (Lyon, 1991, 1992).

У лысухи (*Fulica atra*) в России зарегистрированные случаи внутривидовых подкладок яиц составляли от 2,0—5,2 до 10—11,8 % (Луговой, 1963; Дебело 1977; Калинин, 1984; Климов и др., 1998).

Так же, как у ряда других упомянутых видов, внутривидовой паразитизм у пастушковых приводит к увеличению размеров кладок: у камышницы до 12—17 и даже до 21—26 яиц (Makatsch, 1974; Balát et al., 1977; Чернов, 1990), у лысухи — до 10—12 яиц, в отдельных случаях до 16—22 яиц (Луговой, 1963; Makatsch, 1974; Balát et al., 1977).

В отряде ржанкообразных (*Charadriiformes*) внутривидовые подкладки яиц зарегистрированы у 45-ти видов восьми семейств (см. приложение 1). Подавляющее большинство этих видов (86%) при размножении образуют колонии (или полуколонии) и устраивают открытые гнезда. Для большинства видов ржанкообразных также характерен небольшой и фиксированный размер кладки: для чаек и крачек — 1—3 яйца, для многих видов куликов — 4 яйца. Как правило, кладки большего размера являются случаями внутривидового паразитизма. Кроме подкладок отдельных яиц, у ржанкообразных известны случаи откладки двух полных кладок в одно гнездо двумя самками. Такие случаи двоянных кладок описа-

ны для ходулочника, шилоклювки, поручейника, перевозчика, песчанки, кулика-воробья, круглоносого и плосконосого плавунчиков (Kistchinski, 1975; Леонович, Вепринцев, 1980; Maurizio, 1987; Морозов, 1988; Hötger, 2000b; Сеницын, Дробовцев, 2002, и другие).

В целом у ржанкообразных частота внутривидового паразитизма невысока. Для большинства видов зарегистрированные случаи составляют до 2 % всех обследованных гнезд. К ним относятся: кулик-сорока (*Haematopus ostralegus*) (Harris, 1974; Heppleston, 1974; цит. по S. Cramp, 1985; Hoogerwerf, 1975; Balát et al., 1977), чибис (*Vanellus vanellus*) (Spenser, 1953; Heim, 1974; цит. по S. Cramp, 1985), перепончатопалый улит (*Catantophorus semipalmatus*) (Colwell, 1986), галстучник (*Charadrius hiaticula*), малый (*Charadrius dubius*), морской (*Charadrius alexandrinus*) и горный (*Charadrius montana*) зуйки (Hamas, Graul, 1985; Bukacinski, Bukacinska, 1992; Нумеров и др., 1995; Пинчук, Монгин, Мороз, 2002; Blomqvist et al., 2002), камнешарка (*Arenaria interpres*) (Väisänen, 1969; цит. по S. Cramp, 1985; Белопольский, Бианки, Коханов, 1970), американский (*Phalaropus tricolor*), круглоносый (*Phalaropus lobatus*) и плосконосый (*Phalaropus fulicarius*) плавунчики (Koenig, 1911; Bent, 1927; Congreve, Freme, 1930; все цит. по А. А. Kistchinski, 1975; Colwell, 1986), серебристая чайка (*Larus argentatus*) (Данилов, 1948; Модестов, 1967; Бианки, 1967; Скрябин, Шароглазов, 1974; Зубакин, 1975; Попов, 1979; Гаврилюк, Грищенко, 1996), западная (*Larus occidentalis*) и делавэрская (*Larus delawarensis*) чайки (Conover, 1984; Fetteroli et al., 1984; Fetteroli, Blokpoel, 1984), обыкновенная моевка (*Rissa tridactyla*) (Данилов, 1948; Модестов, 1967), большая хохлатая (*Sterna bergii*), обыкновенная глупая (*Anous stolidus*) и розовая (*Sterna dougallii*) крачки (Brown, 1975; Nisbet; цит. по S. Cramp, 1985; Norton, 1988; Smith, 1992; Shealer, Zurovchak, 1995).

Частота внутривидового паразитизма до 10% отмечена в отдельных популяциях шилоклювок (*Recurvirostra avosetta*) (Hötger, 2000a; цит. по Y. Yom-Tov (2001); H. Hötger, 2000b), травника (*Tringa totanus*), поручейника (*Tringa stagnatilis*) и перевозчика (*Actitis hypoleucos*) (Balát et al., 1977; Козлов, 1986; Maurizio, 1987; Морозов, 1988), вальдшнепа (*Scolopax rusticola*) (Alexander, 1945; Morgan, Shorten, 1974; цит. по S. Cramp, 1985), песчанки (*Calidris alba*) (Леонович, Вепринцев, 1980), сизой чайки (*Larus canus*) (Bukacinski, Bukacinska, 1992), белошекой (*Chlidonias hybrida*), речной (*Sterna hirundo*), белокрылой (*Chlidonias leucoptera*), темной (*Sterna fuscata*) и малой (*Sterna albifrons*) крачек (Brown, 1975; Караваев, 1979; Калинин, 1984; Conover, 1984; Чернов, 1990; Стойловский, 1991).

Еще более высокие уровни внутривидового паразитизма отмечены в некоторых популяциях ходулочника (*Himantopus himantopus*) (до 21,7 %, Lippens et al., 1966; Studer-Thiersch, Studer-Thiersch, 1968; цит. по S. Cramp, 1985; Сеницын, Дробовцев, 2002), большого веретенника (*Limosa limosa*) — 13,6—28,6 % (Калинин, 1984; Козлов, 1986) и озерной чайки (*Larus ridibundus*) (Saluri, 1961; Vochenski, 1962; Bukacinski, Bukacinska, 1992 и другие).

Частота паразитизма сильно варьирует и является в большей степени популяционной, а не видовой особенностью. Например, по нашим на-

блюдениям на ю.-в. Мещерской низменности у озерной чайки — 2,8 % (Нумеров и др., 1995), а в различных районах Польши в отдельные годы — 1,2—6,0 — 8—10 % (Bochenski, 1962; Fredrikson, 1940, и Ytreberg, 1956, цит. по Z. Bochenski, 1962; Bukacinski, Bukacinska, 1992). В 1978—1983 гг. в Предуралье и Зауралье среди 129 кладок озерной чайки отмечено 27 (20,9 %) кладок, яйца в которых отложены несколькими самками (Калинин, 1984).

Многие авторы регистрировали случаи внутривидового паразитизма в местах с повышенной плотностью гнезд (Fetteroli et al., 1984; Fetteroli, Blokpoel, 1984; Bukacinski, Bukacinska, 1992; Hötter, 2000b, и другие), которая чаще всего имела экологическую обусловленность (снег, высокий уровень воды, засуха и др.) (Леонович, Вепринцев, 1980; Colwell, 1986; Пинчук, Монгин, Мороз, 2002).

Среди других неворобьиных случаев внутривидового паразитизма отмечены у небольшого числа видов соответствующих отрядов и не являются массовыми (см. приложение 1).

У дневных хищных птиц (*Falconiformes*) внутривидовые подкладки яиц известны только для 3-х видов — камышового луня (*Circus aeruginosus*) (Riedstra, 1997), ястреба-тетеревятника (*Accipiter gentilis*) (Gavin et al., 1999) и степной пустельги (*Falco naumanni*) (Negro et al., 1996).

В отряде курообразных (*Galliformes*) внутривидовый паразитизм зарегистрирован у 34-х видов (12,9 % видов отряда) пяти семейств (*Cracidae*, *Meleagrididae*, *Tetraonidae*, *Phasianidae* и *Numididae*). Все эти виды гнездятся одиночно, устраивают открытые гнезда, многие имеют большие размеры кладок.

Зарегистрированные уровни внутривидовых подкладок яиц у курообразных обычно не превышают 10 %. У наиболее изученных видов они составляют: для белой куропатки (*Lagopus lagopus*) — 6—7 % (Jenkins et al., 1963; цит. по S. Cramp, K. Simmons, 1977; Martin, 1984; Filchagov, 1996), кавказского тетерева (*Lyrurus mlokosiewiczii*) — 2,1 % (Млокосевич, 1879; Ханмамедов и Асланбекова, 1965 цит. по О.А. Витовичу, 1986), глухаря (*Tetrao urogallus*) — 5 %, рябчика (*Bonasa bonasia*) — 3,7 % (Balát et al., 1977), острохвостого тетерева (*Tympanuchus phasianellus*) — 0,8 % (Graison, 1989).

Внутривидовые подкладки яиц приводят к увеличению размеров кладок курообразных в 1,3—2,5 раза. Например, в гнездах кавказского ула-ра (*Tetraogallus caucasicus*) зарегистрированы кладки из 15—20 яиц, хотя обычный их размер составляет 5—8 яиц (Дементьев и др., 1952; Cramp, Simmons, 1977). В Чехословакии в гнездах обыкновенного перепела (*Coturnix coturnix*) отмечены кладки из 18—26-ти яиц, а у обыкновенного фазана (*Phasianus colchicus*) — на 17—23-х яиц (Balát et al., 1977). Одна из кладок серой куропатки (*Perdix perdix*), найденных в Беларуси, содержала 35 яиц, принадлежащих двум самкам (19+16) (Никифоров, 1988). У бурокрылой чачалаки (*Ortalis vetula*) зарегистрирован случай откладки яиц в одно гнездо четырьмя самками (Fleetwood, 1965).

Из ракшеобразных (*Coraciiformes*) внутривидовые подкладки яиц установлены для белолобой щурки (*Merops bullockoides*) и, вероятно, имеют место у золотистой щурки (*Merops apiaster*) (Emlen, Wrege, 1986; Wrege,

Emlen, 1987; Лавровский, 2000). По наблюдениям в Кении, ежегодный уровень внутривидового паразитизма у белолобых щурок составлял 7—17 %. Треть всех внутривидовых подкладок яиц осуществляли самки-помощники, доля которых, в свою очередь, зависела от климатических условий и обилия насекомых (Emlen, Demong, 1984).

Среди голубеобразных (*Columbiformes*) известно 9 видов (2,9 % от всех видов отряда), у которых наблюдали случаи внутривидового паразитизма. Это сизый голубь (*Columba livia*), вяхирь (*Columba palumbus*), клинтух (*Columba oenas*), обыкновенная (*Streptopelia turtur*), американская кольчатая (*Streptopelia risoria*), южноафриканская (*Streptopelia capicola*), малая (*Streptopelia senegalensis*), капская (*Oena capensis*) и плачущая (*Zenaida macroura*) горлицы (Shoham, 1975; Goodwin, 1977; Weeks, 1980; Urban et al., 1986, все цит. по Y. Yom-Tov, 2001; Murton, 1958; Saari, 1979; цит. по S. Cramp, 1985). (Приложение 1.)

При характерном размере кладки у этих видов (2 яйца) паразитированные гнезда некоторых содержали иногда до шести яиц (Delmee, 1954; цит. по S. Cramp, 1985).

Среди саморазмножающихся видов кукушкообразных (*Cuculiformes*) внутривидовой паразитизм зарегистрирован у пяти (5 %) видов: карликовой (*Coccyzus pumilus*), черноклювой (*Coccyzus erythrophthalmus*), желтоклювой (*Coccyzus americanus*) и галапагосской (*Coccyzus melanocoryphus*) американских кукушек, а также у калифорнийской кукушки-подорожника (*Geococcyx californianus*) (Miller, 1946; Sick, 1993; Baicich, Harrison, 1997; все цит. по Y. Yom-Tov, 2001; Nolan, Thompson, 1975; Ralph, 1975; Fleischer, Murphy, Hunt, 1985). Случаи паразитизма были нерегулярны и не носили массового характера.

Кроме перечисленных, отдельные случаи паразитизма зарегистрированы также в отрядах страусообразных (*Struthioniformes*), казуарообразных (*Casuariiformes*), тинамуобразных (*Tinamiformes*), стрижеобразных (*Apodiformes*) и семействах дрофиных (*Otididae*) и авдотковых (*Burhinidae*) уже упоминавшегося отряда журавлеобразных.

Всего среди неворобьиных птиц внутривидовой паразитизм зарегистрирован у 223-х видов, относящихся к 39 семействам 16-ти 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.

5.3. ВНУТРИВИДОВОЙ ПАРАЗИТИЗМ У ВОРОБЬИНООБРАЗНЫХ (PASSERIFORMES).

5.3.1. Распространение, характеристика и особенности внутривидовых подкладок яиц у воробьинообразных.

Внутривидовой паразитизм среди воробьинообразных к настоящему времени зарегистрирован у 80-ти видов 22-х семейств (см. приложение 1), что составляет пока всего 1,5 % от списочного состава отряда.

Наиболее высокие уровни внутривидовых подкладок яиц (20—45 %) отмечены в гнездах палестинской нектарницы (*Nectarinia osea*) (Zilberman

et al., 1992; Zilberman et al., 1999; цит. по Y. Yom-Tov (2001), королевского тиранна (*Tyrannus tyrannus*) (McKittrick, 1990), пурпурной лесной (*Progne subis*) (Morton et al., 1990; Davis, 1998), деревенской (*Hirundo rustica*) (Møller, 1987c) и белолобой (*Petrochelidon pyrrhonota*) ласточек (Brown, 1984; Brown, Bomberger, Brown, 1988; 1989; 1990), рисового трупиала (*Dolichonyx oryzivorus*) (Bollinger, Gavin, 1991), северного маскового ткача (*Ploceus taeniopterus*) (Jackson, 1988, 1992), зебровой (*Taeniopygia guttata*) (Birkhead et al., 1990) и малобарской (*Lonchura malabarica*) амадин (Dhindsa, 1983b), горного конька (*Anthus spinoletta*) (Schlapfer, 1994), черного (*Sturnus unicolor*) (Verheyen, 1994; Calvo et al., 2000) и серого (*Sturnus cineraceus*) скворцов (Yamaguchi, 1997; Yamaguchi, Saitou, 1997). Внутривидовой паразитизм зарегистрирован в местах с высокой плотностью гнездования условно колониальных видов или типично колониальных (Møller, 1987c; Dhindsa, 1983b; Birkhead et al., 1990; Morton et al., 1990; Verheyen, 1994; Yamaguchi, 1997; Yamaguchi, Saitou, 1997; Davis, 1998).

Частоту паразитизма в 10—20 % наблюдали у восточной сиалии (*Sialia sialis*) (Gowaty, Karlin, 1983; 1984; Gowaty, Bridges, 1991) и обыкновенной майны (*Acridotheres tristis*) (Telecky, 1988). У всех других видов зарегистрированные уровни внутривидовых подкладок яиц составляют менее 10 % обследованных гнезд.

Интересно отметить сильные различия в уровне паразитизма некоторых близкородственных видов. Например, у береговой ласточки (*Riparia riparia*) — 2—4 % (Маркс, 1986; Alves, Bryant, 1998), а у трех других видов ласточек частота паразитизма достигает 33—43 % (Brown, 1984; Brown, Bomberger Brown, 1988; 1989; 1990; Morton et al., 1990; Davis, 1998). В колониях северного маскового ткача в Кении средний уровень внутривидовых подкладок яиц составлял 22,8 % (по годам — 25—35 %) (Jackson, 1988, 1992), а у большого маскового (*Ploceus cucullatus*) (Нумеров, 1989), бенгальского (*Ploceus benghalensis*) и маньярского (*Ploceus manyar*) ткачей (Dhindsa, 1983) не превышал 1—5 %.

Наиболее высокие уровни внутривидового паразитизма зарегистрированы методом ДНК-дактилоскопии. В гнездах палестинской нектарницы он составляет — 45 % (Zilberman et al., 1992; Zilberman et al., 1999 цит. по Y. Yom-Tov (2001), зебровой амадины — 30 % (Birkhead et al., 1990), горного конька — 25 % (Schlapfer, 1994), у восточной сиалии (электрофоретический анализ белков крови) — 15 % (Gowaty, Karlin, 1983; 1984; Gowaty, Bridges, 1991). Учитывая высокую точность этих методов можно предположить, что часть случаев при обычных наблюдениях могла быть пропущена исследователями, поэтому приведенные частоты для ряда видов следует рассматривать как предварительно-минимальные и со временем они могут быть уточнены.

5.3.2. Обыкновенный скворец (*Sturnus vulgaris* L.).

Обыкновенный скворец — один из наиболее излюбленных объектов популяционных исследований орнитологов. Этому способствуют особенности его биологии: легко привлекается на гнездование с помощью искусственных гнездовий; в насиживании участвуют и самка и самец, что позволяет отлавливать птиц на кладке; по признакам внешней морфологии у 85-99% особей определяется пол и возраст и ряд других.

Уже с конца 50-х годов в литературе появляются сведения, основанные на детальном многолетнем исследовании популяций скворца в различных точках ареала. В этих работах приводятся описания случаев подкладки яиц одними самками скворца в гнезда других самок, но рассматриваются они как случайные или аномальные (Kessel, 1957; Yom-Tov et al., 1974; Нумеров, 1978д). Последующими исследованиями показано, что такая подкладка яиц имеет регулярный характер не только у скворца, но и у многих других видов птиц. Явление стали рассматривать как внутривидовой (или консpezifичный, или интрасpezifичный) гнездовой паразитизм (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; и др.).

Наши наблюдения проведены в двух популяциях обыкновенного скворца (в Окском биосферном заповеднике и в Усманском бору (с.-з. Воронежской области). И на той и на другой территориях встречается номинальный подвид обыкновенного скворца (*Sturnus vulgaris vulgaris*) (Степанян, 1990), который гнездится в естественных дуплах и искусственных гнездовьях. Основные наблюдения проведены за птицами, размножающимися в скворечниках, которые размещены на обеих территориях однотипно, в Окском заповеднике на территории 2-х кордонов и центральной усадьбе заповедника — поселке Брыкин Бор (500 скворечников). В Усманском бору — на территории биостанции Воронежского университета — к. Веневитиново (100 скворечников).

Общая динамика числа гнездящихся пар в 1976—2000 гг. представлена в табл. 20. 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. (n=293). В дальнейших рассуждениях использованы результаты, полученные именно в эти годы (14 лет). Случаи внутривидового гнездового паразитизма фиксировали, используя метод наблюдений за процессом откладки яиц, учитывая очередность их снесения. Как следует из табл. 20, факты внутривидовых подкладок яиц наблюдали ежегодно. По годам доля гнезд с подложенными яйцами составляла от 7,14 (1983) до 62,5 % (1992). Всего зарегистрировано 48 кладок с яйцами двух и более самок, в среднем — 16,38 % от общего числа гнезд, за которыми вели наблюдения. Какой-либо выраженной взаимосвязи изменения количества гнездящихся пар, числа гнезд с подложенными яйцами и их долей не обнаружено.

5.3.2.1. Сроки размножения.

Сведения о сроках размножения, точнее о времени откладки яиц, представляют интерес для анализа внутривидового паразитизма с позиции продолжительности этого периода. На рис. 46 представлены суммарные гистограммы появления кладок скворца с первым яйцом по пятидневкам. Конечно, корректнее представлять эти гистограммы отдельно для каждого года, но в данном случае для нас важны динамика и продолжительность этого процесса, а не влияние условий конкретного года на

Таблица 20

Общее количество гнездящихся пар, кладок, за которыми проведены специальные наблюдения, и доля гнезд с паразитическими яйцами.
Total breeding pairs, monitored clutches and proportion of nests with parasitic eggs

Год Year	Количество гнездящихся пар Total breeding pairs	Кладок под наблюдением Monitored clutches	Кладок с яйцами двух и более самок Clutches with eggs of two and more females	
			абс.	в %
1976	116	9	5	55,6
1977	112	-	-	-
1978	40	-	-	-
1979	105	1	1	
1980	102	-	-	-
1981	172	-	-	-
1982	130	14	4	28,6
1983	67	28	2	7,1
1984	80	-	-	-
1985	35	-	-	-
1986	20	-	-	-
1987	32	-	-	-
1988	60	59	2	3,4
1990	24	21	4	19,0
1991	22	21	4	19,0
1992	8	8	5	62,5
1993	22	21	3	14,3
1994	27	25	4	16,0
1995	30	29	4	13,8
1996	26	26	4	15,4
1997	10	-	-	-
1998	22	19	3	15,8
1999	14	12	3	25,0
2000	18	-	-	-
1976-1988	1071	111	14	12,61
1990-2000	223	182	34	18,68
1976-2000	1294	293	48	16,38

время начала кладок. Явное различие сроков начала кладок в Окском заповеднике и Воронежской области (не менее 10 дней) объясняется географическим расположением территорий (разница 3° по с.ш.). Однако в обоих случаях четко выделяется период массовой синхронной откладки яиц. При детальном анализе точных дат за каждый конкретный год выяснилось, что он всегда составляет не более 8—10 дней.

В этот период первое яйцо появляется в 84,3 и 93,7% кладок в сезоне (Окский заповедник — Воронежская область, соответственно). Синхронное начало размножения характерно и для других популяций обыкновенного скворца (по крайней мере, для первой кладки в сезоне). В Нью-

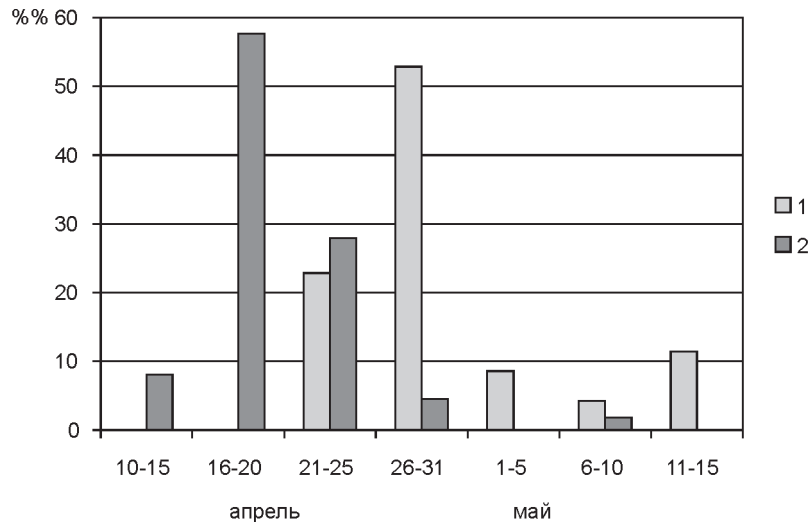


Рис. 46. Гистограммы появления кладок скворца с первым яйцом по пятидневкам. Окский заповедник (Рязанская область) (1), Воронежская область (2). Histograms of the appearance of nests with the first egg in the Oksky Nature Reserve (Ryazan' oblast') and Voronezh populations of European Starlings (5 days scale).

Джерси (США) откладка яиц в 85% гнезд начиналась в период 19 апреля — 1 мая (14 дней) (Stouffer, Power, 1990). На юге Западной Сибири этот период составлял 7—10 дней (Родимцев, 1990). В Югославии (35 км к северу от Загреба) за 17 лет наблюдений (1970—1986) З. Доленек установил, что период начала откладки яиц не превышал 5—7 дней (Dolenec, 1999). Похожая ситуация характерна и для других территорий (Flux, 1987; Tiainen et al., 1989, цит. по Z. Dolenec, 1999). Откладка яиц у обыкновенного скворца в неволе (Билфелд, Германия) также проходила достаточно синхронно. С 13 по 19 апреля (7 дней) 92,8 % самок отложили первое яйцо (Meijer, 1992).

5.3.2.2. Размер кладок.

Средний размер кладок скворца с яйцами двух и более самок ежегодно оказывался достоверно выше такового одной самки. Это свидетельствует о том, что часть яиц подкладывается в завершающиеся (4 и более яиц) или полностью завершенные кладки. В 39 случаях (81,25 %) в гнездо подложено 1 чужое яйцо, в 7 (14,58 %) — 2 яйца и в двух случаях (4,17 %) — 3 яйца. В среднем на одно гнездо приходилось 1,23 подложенных яйца.

Кроме 1979 и 1995 годов, средние размеры кладок с паразитическими яйцами оказались достоверно выше (табл. 21). Распределение кладок с различным числом яиц в гнездах скворца в районе Окского заповедника показано на рис. 47. Как видим, доля нормальных кладок с 2—5 яйцами составляет 87,2 %, а с 6—7 яйцами — всего 12,8 %; кладок, содержащих более 7-ми яиц, не отмечено. Среди гнезд с паразитическими яйцами кладок менее 4-х яиц не отмечено, а доля 4—5-яйцевых кладок составляет 46,1 %, тогда как гнезд, содержащих шесть и более яиц, — 53,9 %.

Таблица 21

Средние размеры кладок скворца,
отложенных одной или несколькими самками в 1976—2000 гг.
Mean clutch size laid by one or several females per one nest in 1976—2000

Год Year	Размер кладок (одна самка) Mean clutch size (one female)			Размер кладок (две самки и более) Mean clutch size (2 or more females)		
	N	M±m	CV%%	N	M±m	CV%%
1976	70	4,34±0,13	25,37	5	6,80±1,16	38,06
1977	97	4,56±0,07	15,83	-	-	-
1978	33	5,15±0,13	14,66	-	-	-
1979	87	4,47±0,09	19,24	1	4	
1980	70	4,97±0,12	19,96	-	-	-
1981	147	4,67±0,06	16,83	-	-	-
1982	95	4,91±0,08	15,47	2	7,0±0,0	
1983	59	4,75±0,11	18,18	3	4,67±0,33	12,37
1984	35	4,63±0,12	14,9	-	-	-
1985	18	5,00±0,16	13,72	-	-	-
1986	5	4,80±0,20	9,32	-	-	-
1987	26	4,92±0,12	12,75	-	-	-
1988	47	4,83±0,11	15,76	2	7,5±0,5	9,43
1990	17	4,53±0,15	13,8	4	7,00±0,71	20,2
1991	17	4,88±0,12	9,9	4	6,00±0,41	13,6
1992	3	4,67±0,33	12,4	5	5,20±0,49	21,1
1993	18	4,89±0,11	9,6	3	5,67±0,33	0,0
1994	21	5,19±0,22	19,9	4	6,25±1,03	33,0
1995	25	4,96±0,11	10,9	4	4,25±0,25	11,8
1996	22	4,91±0,13	12,4	4	6,00±0,41	13,6
1997	9	4,67±0,17	10,7	-	-	-
1998	16	4,94±0,17	13,8	3	6,33±0,33	9,1
1999	9	4,22±0,22	15,8	3	4,67±0,67	24,7
2000	16	5,13±0,15	12,1	-	-	-
1976-1988	789	4,65±0,03	19,82	13	6,42±0,56	30,06
1990-1999	173	4,88±0,05	13,8	34	5,79±0,22	25,2

Распределение кладок с различным числом яиц в гнездах скворца в Усманском бору (рис. 48) в целом такое же, как и на рис. 47. Доля нормальных кладок с 3—5 яйцами составляет 86,7 %, а с 6—7 яйцами — всего 13,3 %; кладок, содержащих более 7-ми яиц, также не отмечено. Среди гнезд с паразитическими яйцами кладок менее 4-х яиц не отмечено, а доля 4—5-яйцевых кладок составляет 41,2 %, тогда как гнезд, содержащих шесть и более яиц, — 58,8 %.

В целом для популяций скворцов района Окского заповедника и Воронежской области закономерность оказалась одинаковой. Кладки, содержащие паразитические яйца, на 1,77 и 0,91 яйцо (Окский заповедник и Воронеж, соответственно) превышают нормальные. Различие средних высокодостоверно ($p < 0,001$). Вариабельность размера кладок с парази-

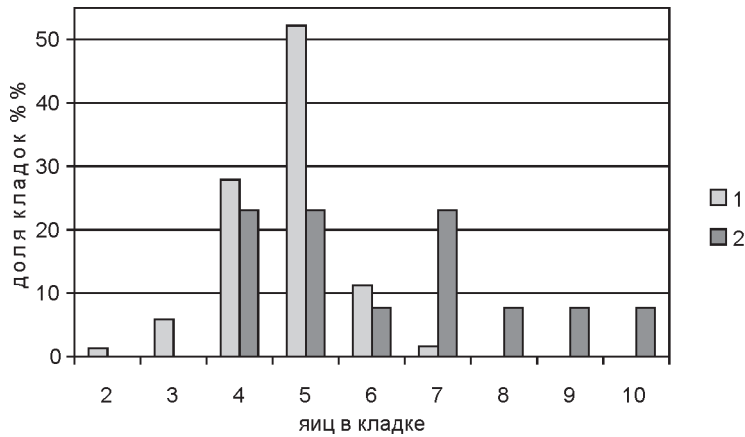


Рис. 47. Распределение кладок с различным числом яиц в гнездах обыкновенного скворца в районе Окского заповедника. 1 — кладки без подложенных (паразитических) яиц. 2 — кладки с яйцами двух и более самок. Distribution of European Starling clutches with different egg number in the Oksky Nature Reserve population: 1 — normal clutches, 2 — parasitic clutches.

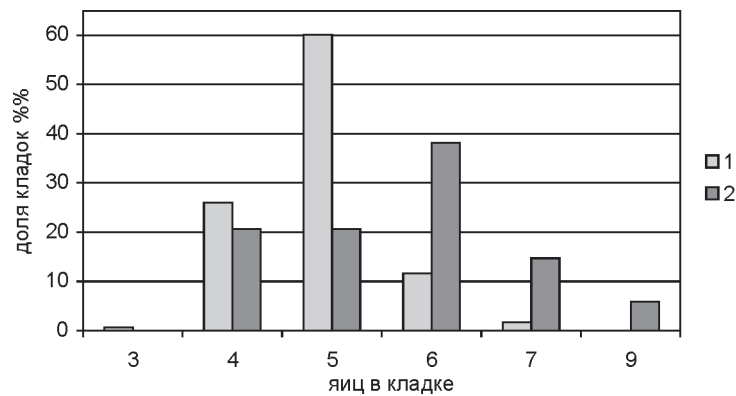


Рис. 48. Распределение кладок с различным числом яиц в гнездах обыкновенного скворца в Усманском бору. 1 — кладки без подложенных (паразитических) яиц. 2 — кладки с яйцами двух и более самок. Distribution of European Starling clutches with different egg number in the Usman' Forest population: 1 — normal clutches, 2 — parasitic clutches.

ческими яйцами превышает таковую нормальных в 1,54 и 1,83 раза, соответственно по территориям (табл. 21).

В случае, когда «паразитическое» яйцо появлялось в гнезде с 1—3 яйцами хозяина, размер кладки, как правило, не увеличивался (табл. 22). Когда же яйцо подкладывалось в гнездо с 4-мя и более яйцами хозяина, общая величина кладки возрастала иногда до 8—10 яиц. В то же время в условиях эксперимента на 49 гнездах скворца в США подкладывание дополнительных яиц или изъятие яиц из кладки не приводили к выбрасыванию или докладыванию яиц самками (Dale, Power, 1990). По мнению авторов, это удивительно, так как в популяции отмечена высокая

Таблица 22

Стадии подкладки паразитических яиц
и итоговый средний размер кладки.
Stages of parasitic egg laying and mean clutch size

Количество яиц в кладке (в момент подкладки чужого) Number of eggs in clutch when parasitic egg was laid	Количество случаев Recorded cases	Итоговый размер кладки Total clutch size	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
5	8	6,88±0,35	14,42
6	5	8,00±0,45	12,5

* Яйцо выброшено хозяевами гнезда до начала кладки.

степень внутривидового гнездового паразитизма. Возможно, что описанная нами выше зависимость (влияние стадии подкладки яйца на размер кладки) объясняет эту ситуацию.

В одном случае (табл. 22) паразитическое яйцо появилось в кладке первым, до начала кладки яиц самкой-хозяйкой гнезда (1996 г.). На следующий день оно исчезло, а еще через день началась кладка яиц хозяйкой гнезда. Принадлежность этого яйца другой самке определена нами по резко отличной форме и структуре скорлупы.

Выбрасывание яиц из гнезд самками и самцами скворца до начала собственной кладки наблюдали в условиях специального эксперимента Р. Пинкстен и др. (1991). Из 128 гнезд, в которые экспериментаторы подложили по 1 яйцу, в 126 случаях яйцо было выброшено. Самки выбрасывали подложенные яйца в 100 % случаев, самцы — только в 61 % случаев и за 3—4 дня до начала кладки своей самкой. Вероятно, это различие объясняется сложностью определения самцом принадлежности яйца (подложено или это его самка начала кладку). После начала кладки ни одно подложенное яйцо не было выброшено.

Таким образом, 64,4 % яиц подкладываются паразитическими самками в гнезда конспецифических особей до завершения кладки (табл. 22). Абсолютно аналогичные данные получены Линдой Ромагнано и др. (1990) по наблюдениям в 1983—1985 гг. в Нью-Джерси. Из 111 первых кладок под наблюдением подложенные яйца других самок обнаружены в 31 (27,9 %). В 20-ти (64,5 %) случаях яйца были подложены в незавершенную кладку и в 11-ти (35,5 %) — после начала насиживания (Romagnano, Hoffenberg, Power, 1990).

Какой-либо четкой взаимосвязи в изменениях средних размеров нормальных кладок и кладок с подложенными яйцами по годам не отмечено (рис. 49, 50). Имеет место слабая положительная корреляция ($r = 0,21$, $p < 0,05$).

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

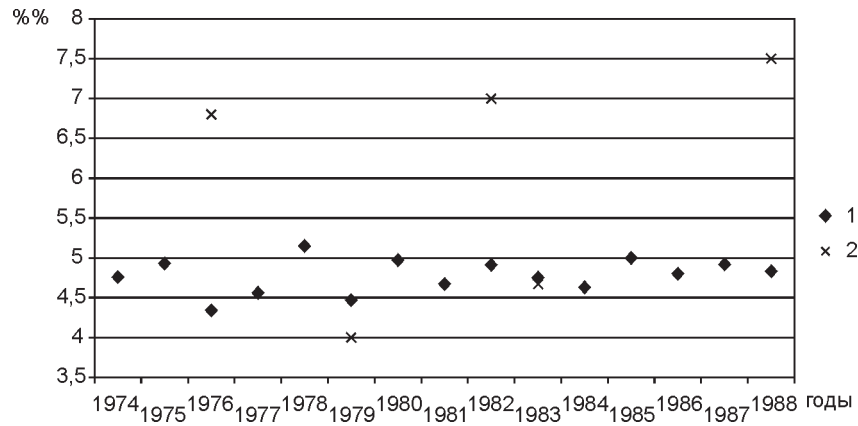


Рис. 49. Изменения среднего размера кладок в гнездах обыкновенного скворца по годам (Окский заповедник). 1 — яйца отложены одной самкой, 2 — кладки с яйцами 2-х и более самок. Variation of mean clutch size in European Starling nests in the Oksky Nature Reserve population: 1 — clutch of one female, 2 — clutch of two and more females.

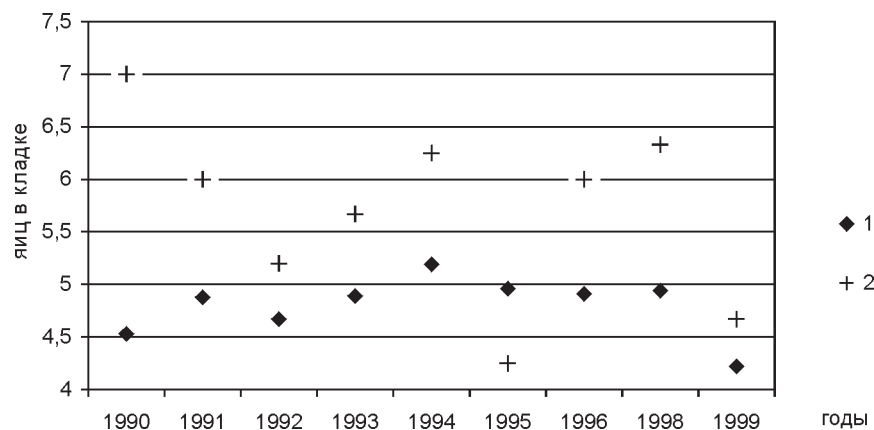


Рис. 50. Изменения среднего размера кладок в гнездах обыкновенного скворца по годам (Усманский бор). 1 — яйца отложены одной самкой, 2 — кладки с яйцами 2-х и более самок. Variation of mean clutch size in European Starling nests in the Usman' Forest population: 1 — clutch of one female, 2 — clutch of two and more females.

среднем количество подложенных яиц чужими самками в расчете на одно гнездо составило 1,23 яйца. Это количество близко к наблюдаемому в популяции скворца в Нью-Джерси — 1,33 яйца (Romagnano, Hoffenberg, Power, 1990). Для одноцветного скворца (*Sturnus unicolor*), по исследованиям в Центральной Испании, Д. Кальво, Д. Паскуаль и др. (2000), установлена подкладка от 1-го до 4-х яиц в одно гнездо, в среднем — 1,27 яйца (Calvo et al., 2000).

5.3.2.3. Соотношение количества яиц в кладке и числа овулировавших фолликулов.

Несоответствие числа яиц в кладке и числа овулировавших фолликулов отмечено еще Д. Дейвисом (Davis, 1958) при анализе самок скворцов, гнездящихся в районе Балтимора, США. Из 32 самок только у 7-ми (21,9 %) число яиц в кладке и фолликулов соответствовало. У 9-ти (28,1%) лопнувших фолликулов было больше, чем яиц, а у 16 (50 %) — меньше (в кладках были яйца других самок). В 1963 г. С. Г. Приклонским (личное сообщение) на к. Липовая гора (Окский заповедник) в период размножения было вскрыто 9 самок скворца. У 3-х (33,3 %) число яиц в кладке совпало с числом лопнувших фолликулов. А у 6-ти (66,7 %) в кладках было на 1 яйцо меньше, чем по фолликулам. В 1977 г. нами были вскрыты 3 самки после начала насиживания кладок. У 2-х самок число яиц в кладке и лопнувших фолликулов совпадало, а у одной яиц в кладке оказалось на 1 меньше, чем число снесенных, то есть, возможно, яйцо было потеряно (Нумеров, 1978д). В то же время в нескольких случаях (6 из 22-х, или 27,3 %) нами отмечено исчезновение отдельных яиц из кладок, но эти случаи нельзя отнести к разорению, так как из оставшихся яиц успешно вылупились птенцы. В четырех случаях (из 6-ти, 66,7 %) вместо яйца хозяйки гнезда было обнаружено яйцо другой самки скворца (без метки). То есть яйца были удалены из гнезда паразитическими самками при подкладке своего.

По исследованиям М. Ломбардо и др. (1989), исчезновение яиц в период яйцекладки отмечали значительно чаще в гнездах скворца с подложенными яйцами (34,3 %), чем в гнездах без таковых (9,2 %). Кроме того, в 41,7 % случаев исчезновение яиц произошло в день появления паразитических яиц (Lombardo et al., 1989).

Детальными исследованиями в Нью-Джерси (США) в 1986 году показано, что из 52 обследованных самок скворца только у 24 (46,1 %) количество яиц в кладке и число овулировавших фолликулов совпало (Kennedy, Stouffer, Power, 1989). У 12 самок (23,1 %) яиц в кладках было меньше, чем количество снесенных (по фолликулам). А в 16 гнездах (30,8 %) были обнаружены подложенные яйца, так как число овулировавших фолликулов у самок было меньше, чем яиц в гнезде. В табл. 23, составленной по данным работы Е. Кеннеди и др. (1989), показаны результаты исследований по кладкам.

Следует обратить внимание, что кладки, состоящие из 3-х яиц, имели, в основном, самки потерявшие яйца (или яйца исчезли). Крупные кладки — 6 яиц (71,4 %) и 7 яиц (100 %) содержали яйца двух и более самок.

Учитывая приведенные выше факты и рассуждения, несовпадение количества яиц и числа лопнувших фолликулов в значительной степени можно объяснить подкладкой яиц паразитическими самками. Кроме того, установленные факты появления паразитических яиц и одновременного исчезновения «хозяйских» яиц могут быть причиной занижения общего уровня внутривидового гнездового паразитизма. Это происходит при регистрации явления только по факту появления 2-х яиц в день без специального ежедневного мечения яиц.

Таблица 23

Соотношение кладок с различным числом яиц в гнездах и числом овулировавших фолликулов (ЧОФ) у самок скворца (по E. Kennedy, P. Stouffer, H. Power, 1989).
Number of nests with macroscopic postovulatory follicles (POFs) than eggs for different clutch sizes (from E. Kennedy, P. Stouffer, H. Power, 1989).

Яиц в гнезде Eggs in nest	Кол-во гнезд Number of nests	Количество кладок, в которых число яиц в сравнении с ЧОФ Relationship of POFs to eggs in nest					
		меньше POFs > eggs		равно POFs = eggs		больше POFs < eggs	
		абс.	% %	абс.	% %	абс.	% %
3	3	2	66,7	1	33,3	0	0
4	16	4	25,0	8	50,0	4	25,0
5	24	6	25,0	13	54,2	5	20,8
6	7	0	0	2	28,6	5	71,4
7	2	0	0	0	0	2	100,0
Всего и в среднем Total, mean	52	12	23,1	24	46,1	16	30,8

5.3.2.4. Успешность размножения.

Несмотря на относительно больший размер кладок с подложенными яйцами, увеличения размеров выводков и итоговой успешности размножения в таких гнездах не наблюдается (табл. 24).

В таблице представлены материалы наблюдений за судьбой 2272 яиц из 496 кладок, среди которых 43 кладки (250 яиц) содержали яйца 2-х и более самок. Анализ успешности размножения показывает, что основная гибель (в гнездах обоих типов) происходит на стадиях откладки яиц и насиживания (35,45% и 48,13%). Структура гибели яиц в нормальных и кладках 2-х и более самок для наглядности показана на рис. 51 и рис. 52.

Причины гибели кладок не всегда ясны. В то же время известно, что часть гнезд, в среднем 10—15 %, брошена птицами в результате отлова (исследовательский пресс). Это, вероятно, связано с индивидуальными особенностями самок, так как специальный отлов проводили не ранее 5—7 дней после завершения кладок и начала насиживания. Тем не менее, часть птиц, вероятно, испытывала очень сильный стресс и оставляла гнезда даже с сильно насиженными яйцами. Другие же продолжали откладку и насиживали яйца, будучи случайно отловленными в гнезде с 2—3 яйцами. Кроме того, фактор беспокойства (со стороны человека) особенно сильно воздействовал на гнездящихся птиц в Усманском бору, так как период начала кладок и насиживания совпадал по срокам с массовым посещением этой территории людьми, что усиливало исследовательский пресс. На территории заповедника «человеческий» фактор играл меньшую роль и оставление гнезд происходило чаще по другим причинам.

И все же доля брошенных кладок с подложенными яйцами была почти всегда выше, чем гнезд без них. Если допустить, что оставление гнезд по причине отлова и других факторов одинаково, то, возможно, разница долей показывает влияние появления паразитических яиц на судьбу гнезда

5.3. Внутривидовой паразитизм у воробьинообразных (Passeriformes)

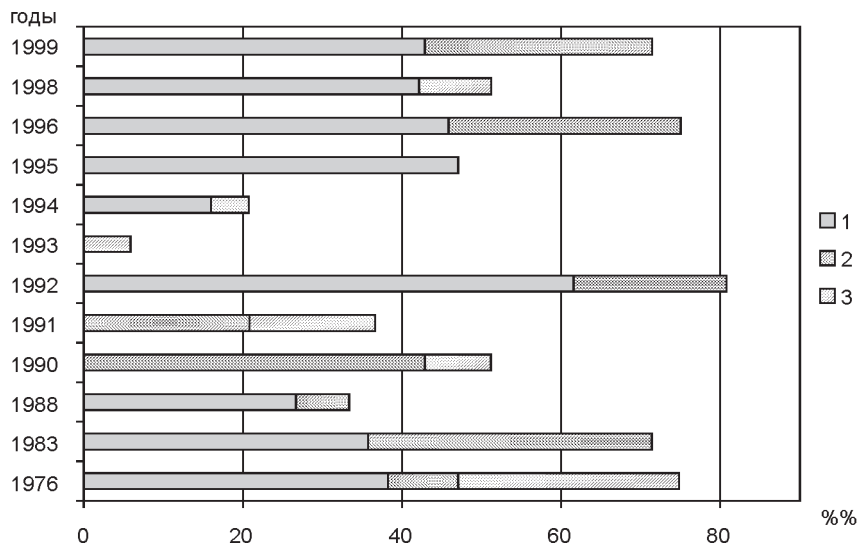


Рис. 51. Гибель яиц в обычных кладках обыкновенного скворца (в % от общего количества яиц под наблюдением) по годам. 1 — брошено, 2 — разорено, 3 — неоплодотворенные яйца и эмбриональная гибель. Egg mortality in normal clutches of the European Starling (%) per year. 1 — deserted, 2 — predatory, 3 — non-fertilized eggs and embryo death.

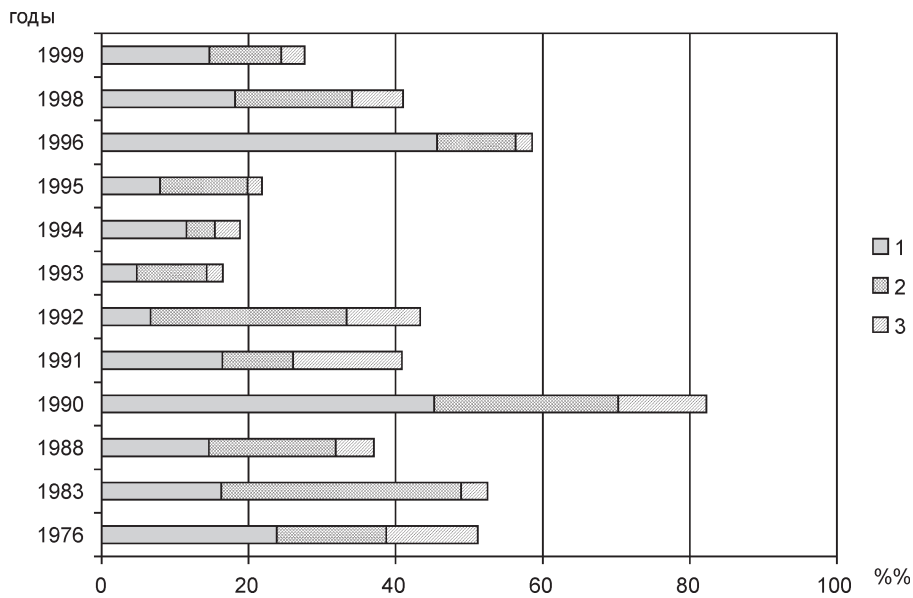


Рис. 52. Гибель яиц в кладках двух и более самок обыкновенного скворца (в % от общего количества яиц под наблюдением) по годам. 1 — брошено, 2 — разорено, 3 — неоплодотворенные яйца и эмбриональная гибель. Egg mortality in parasitic clutches of the European Starling (%) per year. 1 — deserted, 2 — predatory, 3 — non-fertilized eggs and embryo death.

Успешность размножения обыкновенного скворца
Breeding success of European Starling in the

Год Year	Количество яиц под наблюдением/ кладок Total eggs/clutches monitored	Брошено яиц Deserted eggs		Разорено яиц Predatory		Неоплодотворенные яйца Non-fertilized eggs	
		абс.	%%	абс.	%%	абс.	%%
1976	315/76	75	23,81	47	14,92	24**	12,44***
<i>1976*</i>	<i>34/5</i>	<i>13</i>	<i>38,24</i>	<i>3</i>	<i>8,82</i>	<i>5</i>	<i>27,78</i>
1979	388/93	38	9,79	134	34,54	36	16,67
1982	84/17	8	9,52	12	14,29	6	9,38
1983	270/57	44	16,3	88	32,59	5	3,62
<i>1983</i>	<i>14/3</i>	<i>5</i>	<i>35,71</i>	<i>5</i>	<i>35,71</i>		<i>0</i>
1988	226/52	33	14,6	39	17,26	8	5,19
<i>1988</i>	<i>15/2</i>	<i>4</i>	<i>26,67</i>	<i>1</i>	<i>6,67</i>	<i>0</i>	<i>0</i>
1990	84/22	38	45,24	21	25,00	2	8,00
<i>1990</i>	<i>21/3</i>	<i>0</i>	<i>0</i>	<i>9</i>	<i>42,86</i>		<i>0,00</i>
1991	73/16	12	16,44	7	9,59	2	3,70
<i>1991</i>	<i>24/4</i>	<i>0</i>	<i>0</i>	<i>5</i>	<i>20,83</i>	<i>3</i>	<i>15,79</i>
1992	15/4	1	6,67	4	26,67		0,00
<i>1992</i>	<i>26/5</i>	<i>16</i>	<i>61,54</i>	<i>5</i>	<i>19,23</i>		<i>0,00</i>
1993	105/18	5	4,76	10	9,52	1	1,11
<i>1993</i>	<i>17/3</i>	<i>0</i>	<i>0</i>		<i>0,00</i>	<i>1</i>	<i>5,88</i>
1994	104/23	12	11,54	4	3,85	2	2,27
<i>1994</i>	<i>25/4</i>	<i>4</i>	<i>16</i>	<i>0</i>	<i>0,00</i>	<i>0</i>	<i>0,00</i>
1995	126/25	10	7,937	15	11,90	1	0,99
<i>1995</i>	<i>17/4</i>	<i>8</i>	<i>47,06</i>		<i>0,00</i>		<i>0,00</i>
1996	103/22	47	45,63	11	10,68	0	0,00
<i>1996</i>	<i>24/4</i>	<i>11</i>	<i>45,83</i>	<i>7</i>	<i>29,17</i>		<i>0,00</i>
1998	88/19	16	18,18	14	15,91	2	3,45
<i>1998</i>	<i>19/3</i>	<i>8</i>	<i>42,11</i>		<i>0,00</i>	<i>1</i>	<i>9,09</i>
1999	41/9	6	14,63	4	9,76	1	3,23
<i>1999</i>	<i>14/3</i>	<i>6</i>	<i>42,86</i>	<i>4</i>	<i>28,57</i>		<i>0,00</i>
1976-1988	1283/295	198	15,43	320	24,94		79
<i>1976-1988</i>	<i>63/10</i>	<i>22</i>	<i>34,92</i>	<i>9</i>	<i>14,29</i>		<i>5</i>
1990-1999	739/158	147	19,89	90	12,18	11	2,19
<i>1990-1999</i>	<i>187/33</i>	<i>53</i>	<i>28,34</i>	<i>30</i>	<i>16,04</i>	<i>5</i>	<i>4,81</i>
Всего	2022/453	345	17,06	410	20,28		104
<i>Всего</i>	<i>250/43</i>	<i>75</i>	<i>30</i>	<i>39</i>	<i>15,60</i>		<i>12</i>

* Курсивом выделены данные по кладкам с яйцами 2-х и более самок. Italics indicates clutch of two or more females.

** Суммарные данные 1976—1988 гг. по неоплодотворенным и яйцам с неразвившимися эмбрионами указаны без разделения.

Таблица 24

в Окском заповеднике и Усманском бору по годам.
Oksky Nature Reserve and Usman' Forest per year

Яйца с неразвившимися эмбрионами Embryo death		Вылупилось птенцов Hatching rate		Благополучно вылетело птенцов Number of fledglings		
абс.	%%	абс.	%%	абс.	%% от птенцов % hatching eggs	%% от яиц % total eggs
		169	53,65	124	73,37	39,37
		12	35,29	10	83,33	29,41
		180	46,39	146	81,11	37,63
		58	69,05	33	56,90	39,29
		133	49,26	82	61,65	30,37
		4	28,57	3	75	21,43
		146	64,6	130	89,04	57,52
		10	66,67	7	70	46,67
1	4,00	22	26,19	21	95,45	25,00
1	8,33	11	52,38	4	36,36	19,05
6	11,11	46	63,01	41	89,13	56,16
	0,00	16	66,67	15	93,75	62,50
1	10,00	9	60	9	100,00	60,00
	0,00	5	19,23	5	100,00	19,23
1	1,11	88	83,81	71	80,68	67,62
	0,00	16	94,12	14	87,50	82,35
1	1,14	85	81,73	62	72,94	59,62
1	4,76	20	80	16	80,00	64,00
1	0,99	99	78,57	87	87,88	69,05
	0,00	9	52,94	9	100,00	52,94
1	2,22	44	42,72	36	81,82	34,95
	0,00	6	25	6	100,00	25,00
2	3,45	54	61,36	48	88,89	54,55
	0,00	10	52,63	10	100,00	52,63
0	0,00	30	73,17	26	86,67	63,41
	0,00	4	28,57	4	100,00	28,57
	10,33**	686	53,47	515	75,07	40,14±1,37
	15,63**	26	41,27	20	76,92	31,75±5,91
14	2,79	477	64,55	401	84,07	54,26±1,83
2	1,92	97	51,87	83	85,57	44,39±3,64
	8,21	1163	57,52	916	78,76	45,30±1,11
	8,82	123	49,2	103	83,74	41,20±3,12

*** % вычислен от общего кол-ва яиц, исключая брошенные и разоренные яйца, так как среди них, возможно, тоже были дефектные.

на этапе откладки и насиживания. С другой стороны, в части гнезд подложенные яйца появились уже после оставления гнезда хозяевами. В среднем эта величина составляет 9—20 %.

От разорения погибает в среднем 12—25 % отложенных яиц. Среди причин гибели отметим: разорение гнезд горностаем (в отдельные годы до 100 % кладок и 30 % самок), лаской, домашними кошками, вертешкой и большим пестрым дятлом. В некоторых гнездах 1 или 2 яйца исчезали (иногда мы обнаруживали их под скворечниками), но птицы продолжали насиживать кладку. Можно предположить, что эти яйца были выброшены скворцами-хозяевами гнезда. Однако, вероятнее всего это сделали паразитические самки в момент подкладки своего яйца. Этот вопрос мы уже обсуждали выше.

По наблюдениям К. Фейра (Feare, 1984) в 1975 и 1981 годах все 58 яиц (56 из них неповрежденные), которые найдены на земле были из гнезд скворцов. Доказательством этому служили специальные метки, нанесенные лаком на яйца в гнездах. Если бы яйца были удалены из гнезд хищником, они вероятнее всего были бы съедены. Значит яйца из гнезд выброшены либо самками-хозяйками гнезда, либо паразитическими самками. Подтверждением этому служат факты наблюдений нескольких птиц с яйцом в клюве (Feare, 1984). Более подробные наблюдения фактов выбрасывания яиц в период яйцекладки проведены в шт. Нью-Джерси (США) в 1983—1986 г. (Lombardo et al., 1989). Установлено, что выбрасывание яиц (во всех случаях только одного) отмечали значительно чаще в гнездах с подложенными яйцами (в 12 из 35 гнезд, 34 %), чем в гнездах без них (в 23 из 249 или 9 %). В 42 % случаев исчезновение хозяйского яйца произошло в тот же день, когда появилось чужое яйцо. Предполагается, что самки-паразиты выбрасывали яйца хозяев из их гнезд (Lombardo et al., 1989).

В целом существенной разницы в гибели обычных и паразитических кладок от разорения не наблюдается.

Неоплодотворенные и яйца с неразвившимися эмбрионами встречаются в обоих типах кладок в среднем в 8,2—8,8 % случаев от общего количества яиц (исключая брошенные и разоренные).

Успешность выкармливания птенцов, по многолетним средним данным, существенно не различалась и составила 75,1—85,6 % от количества вылупившихся птенцов. В целом из гнезд благополучно вылетает 31,8—54,3 % слетков в расчете от количества отложенных яиц. Общая успешность размножения, вычисленная по гнездам с ПЯ, и по отдельным годам и в целом ниже, чем гнезд без ПЯ (табл. 24). Однако достоверная разница отмечена только по материалам наблюдений 1990—1999 гг. ($p < 0,05$). Динамика этого показателя по годам представлена на рис. 53.

К. Фейр (Feare, 1991) показал, что самки скворца, потерявшие свои кладки могут (в определенной степени) реализовать свой репродуктивный успех путем подкладки яиц в чужие гнезда и увеличив тем самым общий выход птенцов в популяции. Напротив, по наблюдениям в Шотландии гнездовой паразитизм не повышает общую успешность размножения (Yom-Tov, Dunnet, Anderson, 1974).

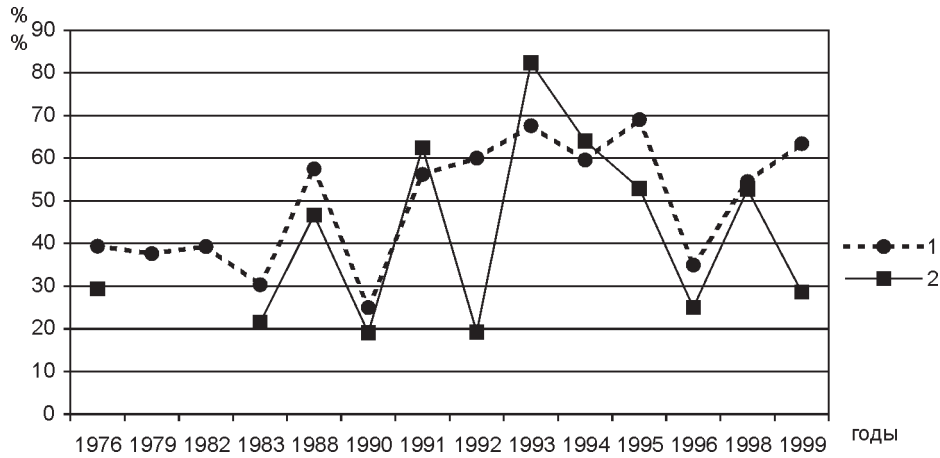


Рис. 53. Доля птенцов скворца, благополучно покинувших гнезда, в % от числа отложенных яиц по годам. 1 — обычные гнезда, 2 — гнезда с паразитическими яйцами. Ratio of starling fledglings, in % from total egg number per year. 1 — clutch of one female, 2 — clutch of two and more females.

Таким образом, 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.

5.3.2.5. Морфологическая характеристика яиц в кладках скворца, содержащих и не содержащих яйца других самок.

Поскольку яйца одной самки могут рассматриваться как гомологичные структуры организма, их изменчивость служит проявлением одной из форм внутрииндивидуальной изменчивости (Венгеров, 2001). То есть генетические, возрастные и другие индивидуальные особенности самок обеспечивают относительную индивидуальность и стабильность откладываемых каждой из них яиц. А уровень общей (популяционной) изменчивости яиц, следовательно, определяют в наибольшей степени различия между самками (кладками).

Используя наблюдения за самками скворца, размножавшимися 2—3 года подряд, мы провели анализ их яиц с целью определить соотношение индивидуальных и средовых факторов в изменчивости. Двухфакторный дисперсионный анализ показал, что на изменчивость длины и диаметра яиц в наибольшей степени влияют индивидуальные особенности самки (ее физиологическое состояние), а также (в меньшей) условия года. Они определяют 64,7 и 22,0 % изменчивости, соответственно. Превышение доли межкладкового компонента изменчивости над внутриккладковым прослежено и показано для многих видов птиц (Muma, Ankney, 1987; Мянд, 1988; Климов, 1997; Венгеров, 2001 и др.). Учитывая это обстоятельство, мы попытались выяснить степень увеличения внутриккладковой изменчивости в случаях, когда кладки содержали яйца 2-х и более самок, а также оценить возможность распознавания таких кладок с помощью различных показателей изменчивости.

В целом подложенные яйца, по нашим наблюдениям, отличались от других интенсивностью окраски и структурой скорлупы (46 % случаев), формой (14 %) и размерами. Поскольку структура скорлупы в полевых условиях не измеряется количественно, а отличие формы ПЯ наблюдали редко, для анализа мы использовали стандартные промеры (длина и диаметр) 912-ти яиц в 191 кладке за 1990—1999 годы. По ним вычислены коэффициенты вариации (CV%) длины и диаметра яиц каждой кладки, внутрикладковая изменчивость тех же параметров в двух вариантах — по отклонению от средней (S_x) и по отклонению от максимального значения (S_{max}) (Венгеров, 1991), а так же максимальная дистанция Евклида (MED), используемая в кластерном анализе.

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 (рис. 54 D). Для них характерна увеличенная доля яиц с меньшими абсолютными значениями.

По средним размерам яйца этих двух групп достоверно не различаются, но вариабельность паразитических выше (4,1 и 5,0 % по длине и 3,0 и 4,2 % по диаметру). Как известно, величина диаметра яйца в боль-

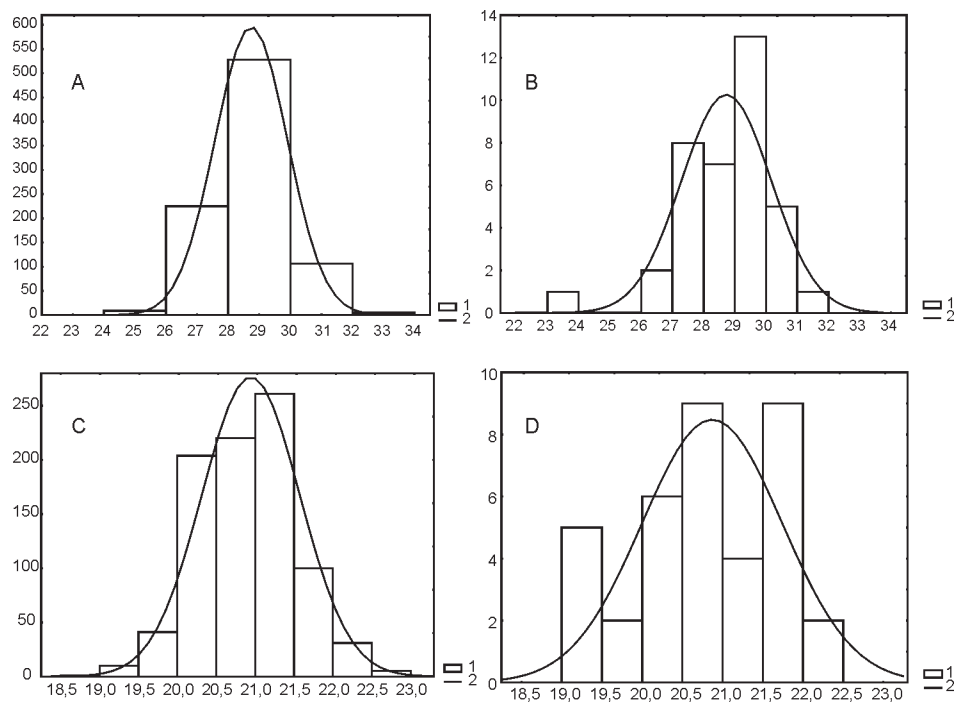


Рис. 54. Распределение (1) длины (А, В) и диаметра (С, D) яиц обыкновенного скворца в нормальных кладках (А, С) и яиц паразитических самок (В, D). 2 — нормальное распределение. Distribution (1) of length (А, В) and diameter (С, D) of egg of European Starling in normal clutches (А, С) and parasitized clutches (В, D). 2 — normal distribution.

шей степени связана с его объемом. Поэтому, возможно, яйца паразитических самок с низкими значениями диаметра (объема) свидетельствуют об их определенной «ущербности». Возможно, такие яйца откладывают птицы, не выдержавшие конкуренции за территорию и не имеющие собственных гнезд.

Учитывая повышенную вариабельность паразитических яиц, мы предприняли попытку оценить возможность распознавания таких кладок с помощью различных показателей изменчивости (MED, CV, S_x , S_{max}). Для этого из пяти случайно выбранных кладок (по пять яиц) без видимых признаков паразитических яиц, были сформированы новые пять кладок, также взятых произвольно (все кладки 1990 года). То есть новые кладки содержали по одному яйцу из исходных. Затем для каждой кладки (обоих групп) вычислены четыре показателя изменчивости. Результаты представлены в табл. 25. Как видим, в кладках 2—5 все показатели изменчивости выше в смешанных кладках. В кладке № 1 вариабельность длины и диаметра была в противофазе. Только показатель MED во всех случаях принимал более высокие значения при смешении яиц различных кладок. В среднем этот показатель оказался выше в 1,9 раза для смешанных кладок по сравнению с исходными. Коэффициент вариации повышался в среднем в 1,9 и 1,6 раза (длина и диаметр, соответственно). Внутривидовая изменчивость (S_x) — в 1,7 раза, а по отклонению от максимального значения (S_{max}) — в 1,5 раза (в обоих случаях длина и диаметр одинаково).

Для наглядности степени разделения нормальных и смешанных кладок по показателям изменчивости эти данные представлены на рис. 55. Кроме показателя MED, все другие имеют на оси ординат значения изменчивости диаметра, на оси абсцисс — изменчивости длины.

Таблица 25

Соотношение показателей изменчивости яиц в нормальных (1) и смешанных (2) кладках обыкновенного скворца.

Variability criteria of eggs in normal (1) and mixed (2) clutches of European Starling

Кладки Clutches	Показатели изменчивости. Variability criteria							
	MED		CV %		S_x		S_{max}	
	1	2	1	2	1	2	1	2
1	1,30	1,43	<u>1,96*</u> 0,71	<u>1,75</u> 1,38	<u>1,99</u> 0,75	<u>1,60</u> 1,49	<u>3,01</u> 0,93	<u>2,30</u> 1,42
2	1,14	2,04	<u>1,65</u> 1,30	<u>2,67</u> 1,25	<u>1,74</u> 1,18	<u>2,27</u> 1,11	<u>2,34</u> 1,75	<u>3,40</u> 2,25
3	1,20	2,67	<u>1,75</u> 0,77	<u>3,55</u> 1,63	<u>1,69</u> 0,73	<u>3,04</u> 1,71	<u>3,16</u> 1,20	<u>4,10</u> 1,99
4	0,61	2,22	<u>0,75</u> 0,88	<u>2,88</u> 1,64	<u>0,62</u> 0,78	<u>2,41</u> 1,58	<u>1,20</u> 1,44	<u>3,34</u> 2,80
5	0,89	1,43	<u>0,59</u> 1,48	<u>1,73</u> 2,34	<u>0,51</u> 1,44	<u>1,68</u> 2,45	<u>1,26</u> 2,35	<u>2,77</u> 3,27

* В числителе — показатель вариации длины, в знаменателе — диаметра яиц в кладке.

* In numerator variability criteria of length, while in denominator — variability criteria of diameter of the eggs in clutch.

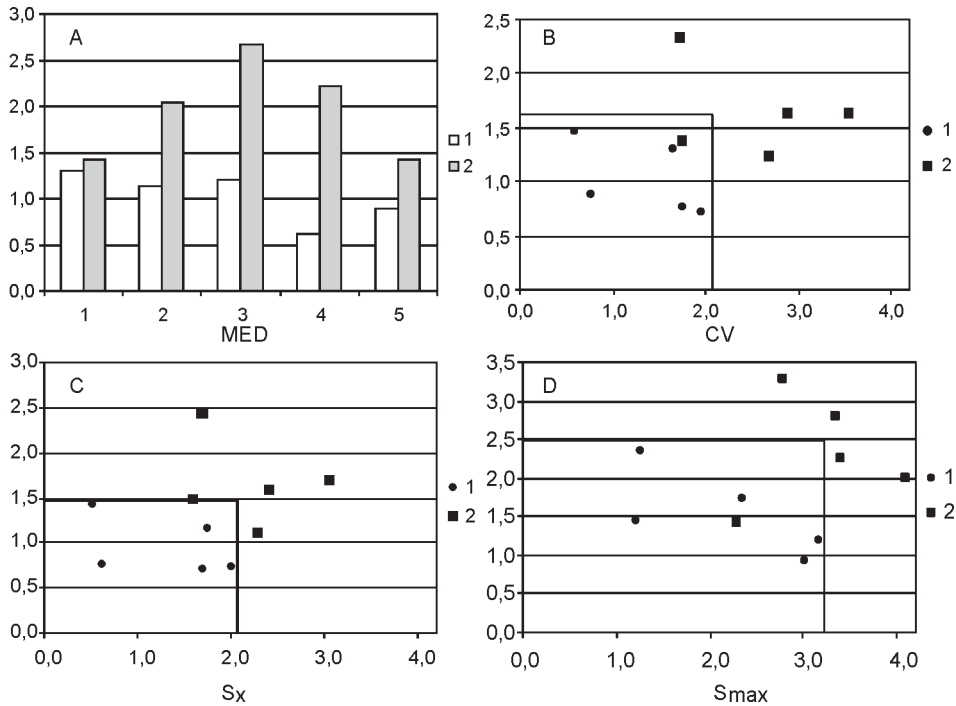


Рис. 55. Распределение исходных (1) и смешанных (2) кладок на плоскости координат изменчивости длины и диаметра (B, C, D) и гистограмма максимальных дистанций Евклида (A). Distribution of normal (1) and mixed (2) clutches on a plane graph in variability of length and diameter (B, C, D) and histogram data of maximum Euclidean distances (MED).

На рисунке хорошо видно, что и по коэффициенту вариации (B) и по показателям внутрикладковой изменчивости (C, D) приблизительно одинаково удалось разделить исходные и экспериментальные кладки. В случае D это разделение получилось несколько хуже. Показатель MED во всех случаях оказался выше в смешанных кладках.

То есть, используя максимальное Евклидово расстояние и стандартные показатели изменчивости, можно выявить повышенную изменчивость кладок, содержащих яйца различных самок. Однако в приведенных выше расчетах были использованы максимально смешанные кладки — по одному от каждой самки. В природных условиях такие случаи не зарегистрированы, поэтому мы вычислили два стандартных показателя изменчивости (MED и CV) для реальных кладок с паразитическими яйцами, измеренными в 1990—1999 гг.

Так как значение показателя MED изменяется с размером кладки, нами вычислены средние значения этого показателя для кладок скворца (1990—1999 гг.) различного размера отдельно. На рис. 56 представлены эти результаты. Как видим, для всех величин кладок с подложенными яйцами средние значения MED выше, чем кладок того же размера одной самки. 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

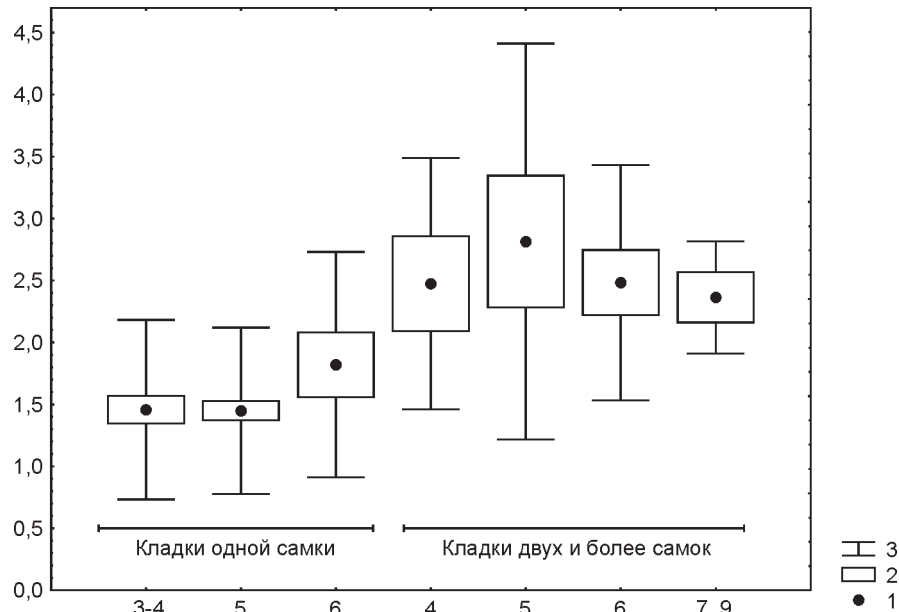


Рис. 56. Средние (1) значения максимальных дистанций Евклида (MED), ошибка (2) и среднее квадратичное отклонение (3) в кладках скворца различной величины, отложенных одной или несколькими самками. The mean MED (1), SE (2) and SD (3) in European Starling clutches of different size. (3—6 eggs — clutch of one female, 4—9 eggs — clutch of two and more females).

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 ($p < 0,05$).

Коэффициенты вариации длины и диаметра яиц, отложенных одной самкой скворца, как правило, не превышают значений 2,5 % по диаметру и 4,0 % по длине (рис. 57 А). Среди всех обследованных кладок только 6 (4,6 %) превышали эти пределы. В кладках, где яйца были отложены 2-мя и более самками вне пространства, ограниченного теми же границами (2,5 и 4,0 %), оказываются 58,3 % кладок (рис. 57 В). Максимальные вариации яиц в таких кладках достигают 7,9 % по длине и 7,1 % по диаметру.

Для определения степени повышения внутрискладковой вариабельности при подкладке в нее яиц другой самкой мы провели специальный анализ кладок 2-х и более самок. Для этого были вычислены коэффициенты вариации «паразитических» кладок, где подложенное яйцо (яйца) были заменены средними значениями яиц данной кладки. Результаты преобразованного таким образом распределения коэффициентов вариации (рис. 57 В) представлены на рис. 58. У всех кладок существенно снижался коэффициент вариации. По длине от 1,0 до 8,0 раз (в среднем в 2,5), а по диаметру — от 1,0 до 19,1 раза, в среднем — в 2,7 раза. За исключением 2-х кладок (5,6 %), все они попадали в прямоугольник (2,5×4,0 %).

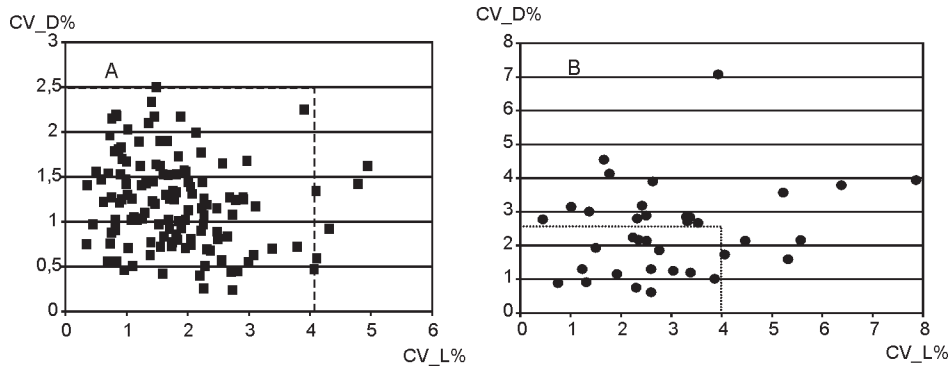


Рис. 57. Распределение коэффициентов вариации яиц кладок одной самки (А) и 2-х и более самок (В) на плоскости координат изменчивости длины и диаметра. Distribution CV of eggs of one female (А) and two and more females (В) in coordinates of length and diameter variability.

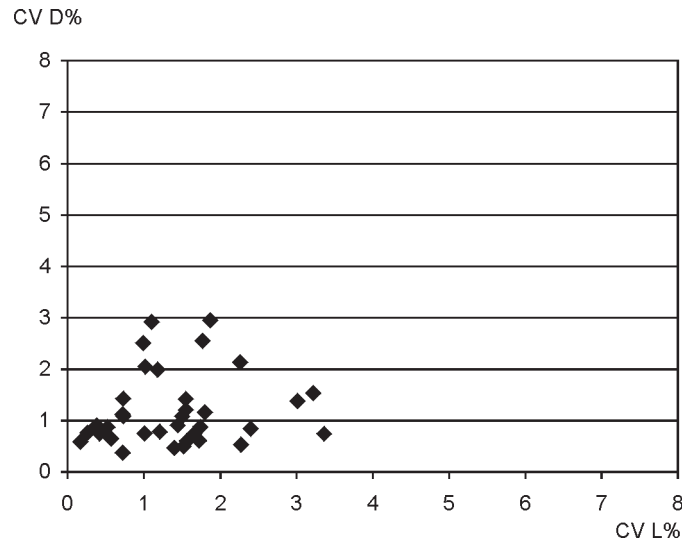


Рис. 58. Распределение коэффициентов вариации яиц кладок 2-х или более самок, где размеры «паразитических» яиц заменены средними значениями (на плоскости координат изменчивости длины и диаметра). Distribution CV of eggs of two and more females, when sizes of parasitic eggs changed with mean data (in coordinates of length and diameter variability).

Таким образом, используя максимальное Евклидово расстояние и такой показатель внутрикладковой изменчивости, как коэффициент вариации, можно выявить повышенную изменчивость кладок, содержащих яйца нескольких самок. В то же время в ряде случаев подложенные яйца не отличались от яиц в «хозяйской» кладке по размерам и форме. С другой стороны, нормальные кладки одной самки содержали выделяющиеся размерами и формой яйца (4—7 %). Таким образом, только отличие размеров, формы, окраски отдельных яиц в кладке не может быть точным доказательством принадлежности этих яиц другой самке. Поэтому мор-

фологический метод может быть хорошим подспорьем в оценке «подозрительных» кладок и должен использоваться в сочетании с другими методами для определения кладок, содержащих яйца 2-х или более самок.

Для популяционных анализов морфологических параметров яиц (особенно 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.

5.3.2.6. Репродуктивное поведение обыкновенного скворца.

5.3.2.6.1. Полигиния, совместное гнездование и экстрапарные копуляции.

Обыкновенный скворец – хороший модельный вид для демонстрации эволюции наших представлений о формах репродуктивного поведения птиц. Еще в начале XX века считали, что основной системой брачных отношений у скворца является типичная моногамия. В классических описаниях А. Э. Брэма, а затем М. А. Мензбира мы находим четкие подтверждения этому: «Скворцы спариваются на всю жизнь, очень привязаны к своим гнездам и ежегодно возвращаются к ним, даже несмотря на преследование» (Мензбир, 1904—1909, стр. 1169). С развитием популяционных исследований и применением кольцевания представления о формах репродуктивного поведения скворца меняются. В 1919 году появляются первые доказательства размножения одного самца с несколькими самками — полигиния (W. R. Eckardt (1919), цит. по R. Pinxten et al., 1989). А позднее — факты внепарных копуляций, внутривидового гнездового паразитизма и кооперативного гнездования (Kessel, 1950, 1957; Yom-Tov et al., 1974; Нумеров, 1978д; Stouffer et al., 1988).

В настоящее время получены сведения о полигинии (бигинии) скворцов, гнездящихся в Германии (Wallraff, 1953; Merkel, 1980; 1985), Швейцарии (Schifferli, 1957), на ю.-з. Норвегии (Efteland, 1976;), в Англии (Feare, 1978, 1984;) и на других территориях (Verheyen, 1969; Schneider, 1972; Pinxten et al., 1989, 1990, 1993).

У обыкновенного скворца в Западной Европе и некоторых южных частях ареала кроме первых кладок, очень синхронизированных по времени (3—9 дней), существуют иногда вторые нормальные кладки после успешного выращивания первого выводка. Существуют и «промежуточные» кладки в период между первым и вторым выводками. Обычно их относили к повторным случаям гнездования (возобновленным кладкам) после неудачных первых кладок. Специальными исследованиями Р. Пинкстена и др., проведенными в окрестностях Антверпена (Бельгия) в 1984—1988 гг. в 2-х колониях птиц, гнездящихся в скворечниках, показано, что это утверждение справедливо лишь на 5 %. Большинство «промежуточных» кладок (95 %) представляли собой дополнительные кладки рано размножающихся полигиничных самцов или же кладки тех самок, которые появляются в популяции уже в период насиживания или выкармливания первых выводков (например, из-за более дальних зимовочных территорий). Прибытие новых самцов и самок в уже размножающуюся популяцию — характерное явление для континентальной Европы, где скворцы в основном перелетны (Pinxten et al., 1990).

Наблюдения и отлов самок скворца, проводимые М. Санделл и М. Даймер в 1993—1995 после завершения формирования пар и распределения птиц по гнездовьям, показали, что из 13 самок, еще не участвовавших в размножении, все, кроме одной, начали размножение как вторые самки (полигиния) или спаривались с самцами, у которых самки погибли. Все птицы были помечены специальными радиопередатчиками и отслеживались ежедневно (Sandell, Diemer, 1999).

Исследование Р. Пинкстена и др. показало, что, в среднем 39% самцов скворца пытались расширить свой репродуктивный успех в течение текущего периода размножения, делая попытку образовать пару с одной или более дополнительных самок (Pinxten et al., 1990). Среди них от 44 до 72 % (по годам) занимали более чем один скворечник. Попытки привлечения новых самок наблюдали в течение значительного периода, вплоть до 10-дневного возраста птенцов в первом гнезде. Причем взрослые (старше 2-х лет) самцы предпринимали попытки стать полигиничными более часто, чем первогодки. В результате от 20 до 60 % ежегодно размножающихся самцов были бигиничными, и старшие самцы — более часто, чем первогодки (Pinxten et al., 1990). Для этой же популяции зарегистрирован один случай квартагинии (самец участвовал в размножении 4-х самок) (Eens, Pinxten, 1990).

Случаи бигинии у скворца отмечены нами для обеих изучаемых популяций. Например, в 1977 г. при отлове гнездящихся скворцов на к. Ерус (Окский заповедник) нами был зарегистрирован один случай бигинии. Взрослый (старше 2-х лет) самец участвовал в размножении двух самок (обе старше 2-х лет). Гнездовья располагались в 20 м друг от друга. В кладках было по 5 яиц, в одном гнезде кладка погибла, из другого нормально вылетели 4 птенца. Другие случаи бигинии у скворца были зарегистрированы нами в 1982, 1988, 1991, 1993 и 1996 гг. В среднем они составили 2,2 % для скворцов Окского заповедника и 4,3 % для Воронежской области за сезон. Но поскольку, чтобы доказать бигинию самца, необходимо его поймать в обоих гнездах, а вылов гнездящихся птиц парами никогда не был 100 %-ным, необходимо внести поправки в эти цифры. Так, если отлов гнездящихся самок ежегодно был всегда равен 89—100 %, то самцов удавалось отловить в среднем только в 58—80 % случаев. Возможность добиться 100 %-ного отлова и самцов и самок, конечно же, была, но определялась разумной степенью беспокойства гнездящихся птиц. Например, если при попытке поймать самца в данном гнезде, где самка была уже поймана, снова на кладке попадалась самка, — более 2-х попыток не предпринимали. Второй отлов подряд (всего третий) приводил к оставлению кладки самкой практически всегда. То есть неежегодность зафиксированной полигинии в наблюдаемых нами популяциях скворца скорее свидетельствует о ее неучтенности, чем отсутствии в эти годы.

С учетом поправок на 100 %-ный отлов уровень бигиничных самцов в Окском заповеднике, вероятнее всего, составляет 5,5 %, а в Воронежской области — 7,6 %.

То есть данная форма брачных отношений в популяциях скворца Центральной части России является обычной. Однако доля полигиничных самцов здесь ниже, чем в популяциях скворца из Западной Европы. Од-

ной из причин этого, возможно, является расстояние между соседними скворечниками. В Окском заповеднике искусственные гнездовья расположены в 30—150 м друг от друга, в среднем — 50 м. На полевом стационаре в Воронежской области — 25—40 м, в среднем — 30 м. По данным Р. Пинкстена и др. (Pinxten et al., 1993), в 2-х изучаемых популяциях скворцов (Бельгия) искусственные гнездовья размещались на расстоянии 4—7 м. Уровень полигинии самцов в этих популяциях 5,5, 7,6 и 20—60 %, соответственно. Так что общая тенденция просматривается достаточно четко: чем меньше дистанция между ближайшими гнездовьями, тем выше уровень полигинии.

Таким образом, существующая информация свидетельствует о том, что, по крайней мере, в континентальной Европе скворец может рассматриваться как регулярный полигиничный вид.

Возможно в некоторых случаях у скворцов в форме брачных отношений наблюдаются и отклонения от полигинии в «чистом виде». Так, в графстве Суррей (Англия) индивидуальное мечение скворцов показало, что при нормальном втором размножении часть птиц сменила партнеров, а гнездилась в том же скворечнике. Из 6-ти самцов два сохранили пару, а четыре размножились с другой самкой. Из 8-ми самок (гнездившихся в том же скворечнике) две сохранили пару, а шесть размножились с другими самцами (Feare, Burham, 1978).

Выгоды и риски при полигинии у самцов и самок различаются. Первые самки скворца, пока самцы еще не привлекли вторую самку и не стали бигиничными, имеют преимущество в возможности начать размножение в более ранние сроки, а также получить более высокий уровень родительского вклада самца. Это подтверждается тем, что моногамные и первые самки бигиничных самцов имели большие кладки и большее число слетков, чем вторые самки (Smith et al., 1992). После привлечения самцом второй самки выгоды первой самки минимизируются, так как снижается участие самца в охране гнезда, насиживании и кормлении птенцов. Возможно, этим объясняется их повышенная агрессивность к другим самкам.

Самцы же, привлекающие на свой участок вторую или третью самку, существенно увеличивают свой итоговый репродуктивный успех. Хотя здесь тоже имеются определенные риски, снижающие этот успех. Так, если самец активно охраняет гнездо и спаривается с первой самкой и только после завершения кладки и начала насиживания в первом гнезде начинает привлекать вторую самку, риск генетического отцовства минимизируется. В случае проявления попыток привлечения второй самки в период откладки яиц первой самкой и, соответственно снижением уровня ее охраны риск внепарных копуляций резко возрастает, что влияет на итоговый (индивидуальный) вклад данного самца. Особенностью полигинии обыкновенного скворца является монотерриториальность, то есть гнездо второй самки расположено в непосредственной близости от первого, на охраняемом участке самца. Как известно, риски внепарных копуляций при полигинии у политерриториальных видов существенно выше, так как происходит перемещение на другую, удаленную территорию (Alatalo et al., 1987). Попытки привлечения самцом новой самки отмече-

ны в ряде наблюдений, начиная со второго дня начала кладки первой самкой (Pinxten et al., 1989). Высокая доля таких самцов в популяции (68%) предполагает, что репродуктивные выгоды для самцов от спаривания со второй самкой перевешивают риски обеспечения их генетического отцовства птенцов первой самки.

Полигиничные самцы в результате размножения производили значительно большее количество птенцов-слетков за сезон, чем моногамные самцы (7,9 и 4,6, соответственно) (Pinxten et al., 1989). Однако точные оценки родительского вклада полигиничных самцов сделать, по нашему мнению, пока невозможно, так как на итоговый репродуктивный успех влияет доля успешных внепарных копуляций, которая пока не определена.

Установить факты экстрапарных копуляций у птиц методом визуальных наблюдений чрезвычайно сложно, а их частоту — практически невозможно. За все время наблюдений нами не зарегистрировано ни одного подобного случая у обыкновенного скворца. Специальное исследование Д. Ф. Уестнета показало, что визуальные наблюдения за брачным поведением не могут обеспечивать точных оценок частоты успешных внепарных копуляций (Westneat, 1987, цит. по Pinxten et al., 1989). Полевые наблюдения Р. Пинкстена показали, что в течение двух последовательных сезонов размножения в 14 гнездах скворца (62 птенца) визуально не наблюдали ни случаев подкладки яиц, ни экстрапарных копуляций. Однако с помощью анализа методом ДНК-дактилоскопии доказано наличие одной кладки с подложенным яйцом (7,1 %) и 4-х выводков (28,6 %), где отцами 6-ти птенцов были не самцы из пары. Один выводок содержал птенцов от 3-х различных самцов (Pinxten et al., 1993). В Швеции Х. Смит и Т. Шанц методом DNA-фингерпринт среди 22 выводков обыкновенного скворца в восьми (36,4 %) обнаружили птенцов от экстрапарных самцов (Smith, von Schantz, 1993). Как показали последующие экспериментальные исследования, наибольшего успеха в оплодотворении яйца имеют копуляции за 1—2 дня перед откладкой очередного яйца. Спарившихся самцов скворца отлавливали за 1—7 дней до начала кладки яиц их самкой. В результате этого самки спаривались с новым самцом. Первоначальные самцы оказались отцами только для 2-х (4,3 %) из 46 птенцов. Все другие птенцы были потомками новых самцов, что было доказано методом ДНК-дактилоскопии (Smith, Wennerberg, Von Schantz, 1996).

Случаи общественного гнездования скворца отмечены в Нью-Джерси (США) в 1986—1987 гг. Две самки скворца в одном скворечнике высидели и выкормили три совместных выводка (1 — в 1986 и 2 — в 1987 г.) (Stouffer et al., 1988). Методом электрофореза было показано, что эти самки не родственны друг другу и обе являются родителями отдельных птенцов в выводках. Каждая самка произвела по 7 птенцов, самец — 14 (самец при моногамии — 1,72 слетка/выводок). Такое гнездование, возможно, было стимулировано сокращением количества скворечников, что вызвало также увеличение случаев внутривидового гнездового паразитизма (Stouffer et al., 1988).

В Бельмонте, близ Веллингтона (Новая Зеландия), в 1978 и 1979 гг. выявлено несколько случаев совместного гнездования двух самок скворца. Совместные кладки содержали 6, 7 и 8 яиц. Коммунальное гнездова-

ние объясняется авторами высокой численностью вида в районе исследований при недостатке мест для гнездования (Flux, Flux, 1989).

Таким образом, в настоящее время типичными формами репродуктивного поведения обыкновенного скворца можно считать моногамию, регулярную полигинию (до 60 % самцов) и сочетающиеся с ними экстрапарные копуляции (28—36 % птенцов могут иметь внепарное отцовство).

5.3.2.6.2. Особенности поведения паразитических самок и самок-реципиентов (акцепторов).

Ранее нами было доказано, что наилучшие гнездовья (с позиции вида) занимают особи-резиденты (гнездившиеся на данной территории в предыдущие годы) и птицы в возрасте 2-х лет и более (Нумеров, 1988, 1990, 1991). Эта особенность поведения взрослых птиц определяет и достоверно более высокую долю одновозрастных пар и более высокую успешность размножения (Нумеров, 1984, 1985, 1988а, 1988б, 1991). Скворцы, гнездящиеся впервые, занимают гнездовья в менее оптимальных участках. Хозяевами гнезд, в которых обнаружены подложенные яйца, в 30 случаях (75 %) из 40 (где был известен возраст самки) были именно молодые самки-первогодки. Только в 10-ти случаях это были взрослые самки (старше двух лет), но в 3-х случаях подложенные яйца в этих гнездах появились после того, как они были брошены. Возможно, взрослые (более опытные) самки имеют и более выраженные формы охраны гнезда в период откладки яиц. По крайней мере, по нашим визуальным наблюдениям, взрослые самки всегда были более агрессивны не только к другим самкам, но и к самцам, подлетающим к их гнезду, по сравнению с молодыми.

Однажды нами была поймана самка, подкладывающая яйцо в чужое гнездо (самка-паразит). Это оказалась не имевшая собственного гнезда птица в возрасте одного года.

Как было отмечено выше, паразитические самки подкладывают яйца в гнезда других самок на различных стадиях. Как правило, одно или несколько яиц появлялось в кладке до ее завершения самкой-хозяйкой гнезда. Чаще всего до появления 4-го яйца (64,4 %) всех известных случаев. Вероятным объяснением этому может служить особенность поведения самок скворца в период откладки яиц. По нашим наблюдениям, в период яйцекладки самка находится в гнезде с 17—18 часов и до 10—11 часов утра следующего дня. В это время происходит откладка очередного яйца. 88 % яиц были отложены самками скворца до 10 часов утра. Наиболее позднее зарегистрированное время откладки — 14 часов. С 10—11 часов и до 17—18 в гнезде находится самец или самка, но не постоянно. Птицы в это время активно кормятся.

То есть в этот период кладка оказывается наименее «защищенной», и встреча «самки-паразита» с самкой-хозяйкой гнезда маловероятна. И именно в это время (14—16 часов) нами отмечено наибольшее число случаев подкладки яиц «паразитическими» самками. В этом тактика «паразитических» самок скворца очень напоминает поведение самки обыкновенной кукушки при подкладке своего яйца (см. раздел 2.2.).

Детальные наблюдения за откладкой яиц были проведены в 1979—1980 гг. К. Фейром и др. в графстве Суррей (Англия). Они показали, что 10 % яиц были отложены самками в интервале 6—8 часов утра, с 8 до

10 часов — 50 % и в 10—12 часов — 40 % яиц, откладку которых удалось пронаблюдать. Паразитические самки откладывали яйца в чужие гнезда в интервалах: в 8—10 часов — 2 яйца, в 10—12 — одно и в 12—16 часов — 3 яйца (Feare, Spencer, Constantine, 1982). Откладку яиц в ранние утренние часы наблюдали и у обыкновенных скворцов, размножающихся в вольере (Meijer, 1990). Все эти наблюдения полностью согласуются с описанными нами выше.

В случае гибели кладки на начальной стадии размножения самки, потерявшие гнезда, могут отложить свои яйца в чужие гнезда. В то же время часть таких самок через 10—15 дней может отложить собственную повторную (возобновленную) кладку. В условиях эксперимента по изъятию кладок К. Фейр наблюдал такую ситуацию у 6-ти (85,7 %) из 7-ми самок. Пять самок еще до начала повторных кладок успели отложить часть яиц в чужие гнезда (Feare, 1991).

М. Санделл и Х. Смит с помощью клеточных (экспериментальных) птиц изучали агрессию самок скворца в течение периода размножения (Sandell, Smith, 1997). Эта внутривидовая агрессия может иметь несколько различных функций: защита ресурсов, защита от внутривидового гнездового паразитизма и внепарных спариваний. В результате экспериментов установлено, что реакция самок на клеточных птиц была более сильной, чем реакция самцов. Самки были наиболее агрессивны в течение периода перед откладкой яиц. В это время они постоянно находились у гнезда. После откладки первых яиц агрессивность снижалась (Sandell, Smith, 1997). Наиболее высокую агрессивность самцов и самок в другой популяции скворца Р. Верхайен наблюдал за 2 дня до начала откладки яиц, а после откладки нескольких яиц она полностью прекращалась (Verheyen, 1970). В Бельгии самцы скворцов (помечены крылометками) начинали интенсивную охрану самок за 4 дня до начала кладки, и резко снижали ее после откладки самкой 2—3-х яиц (Pinxten et al., 1987).

В другом исследовании поведения самок скворца М. Санделл и М. Даймер в 1993—1995 гг. проводили отлов птиц после того, как самостоятельно размножающиеся самки уже были помечены в искусственных гнездовьях на кладках. Несмотря на то, что все эти новые — «блуждающие» — самки (без колец) не имели собственного гнезда, у 47 % из них обнаружили полностью сформированные яйца в яйцевом или лопнувшие фолликулы, свидетельствующие, что яйцо уже было отложено. «Блуждающие» самки были молодыми птицами (первогодками) и по размерам меньше, чем размножающиеся самки (Sandell, Diemer, 1999).

Таким образом, «неопытность» и слабая охрана гнезда в период откладки яиц впервые размножающимися самками приводит к тому, что именно в их гнезда откладывается наибольшее число чужих яиц.

5.3.2.7. Распространение и частота внутривидовых подкладок яиц в различных популяциях обыкновенного скворца.

Описанные случаи внутривидового гнездового паразитизма распространены повсеместно, где гнездится скворец, и в зависимости от особенностей этих популяций носят более или менее массовый характер. Однако в силу обстоятельств (отсутствие детальных наблюдений за откладкой яиц и др.) не выяснены. В большинстве случаев исследователи либо не прида-

вали значения таким фактам, либо отмечали их как отдельные аномалии. Специальные же исследования этого явления убедительно демонстрируют массовый характер внутривидового паразитизма. В табл. 26 приведены сведения из доступных литературных источников о частоте внутривидовых подкладок яиц в популяциях скворца из различных точек ареала.

В приведенных материалах усматривается некоторая обратная связь между количеством наблюдаемых гнезд и частотой внутривидовых подкладок. Разброс величин достаточно большой — от 5 до 55,6 %. Тем не менее, средняя доля гнезд с яйцами 2-х и более самок зарегистрирована в 25,4 % наблюдаемых гнезд. Это свидетельствует о явной «неслучайности» отмеченного явления, причем подтвержденного различными методами. В то же время цифры, полученные методом наблюдений за процессом откладки яиц, нельзя считать абсолютно точными. Этот метод трудоемок и часто не позволяет охватить все гнездящиеся пары. Возможные пропуски подложенных яиц могут происходить не только по невнимательности наблюдателей. Мы уже отмечали, что *лишь часть* подкладываемых яиц самками-донорами отличается от яиц самок-реципиентов по форме, окраске, структуре скорлупы или размерам. И если сходное яйцо откладывается «в обмен» на яйцо хозяина, установить это визуально практически невозможно. То есть приведенные цифры следует считать минимальными, так как часть подложенных яиц могла быть пропущена. Учитывая эти рассуждения, мы произвели расчет вероятности содержания подложенных яиц в кладках скворца различной величины по фактическим данным и с учетом поправок на возможные пропуски (рис. 59). На основании полученных результатов можно заключить, что все кладки, содержащие 8 и более яиц, включают яйца 2-х и более самок. Кладки из 7-ми яиц также имеют очень высокую вероятность наличия подложенных яиц (78,5 %).

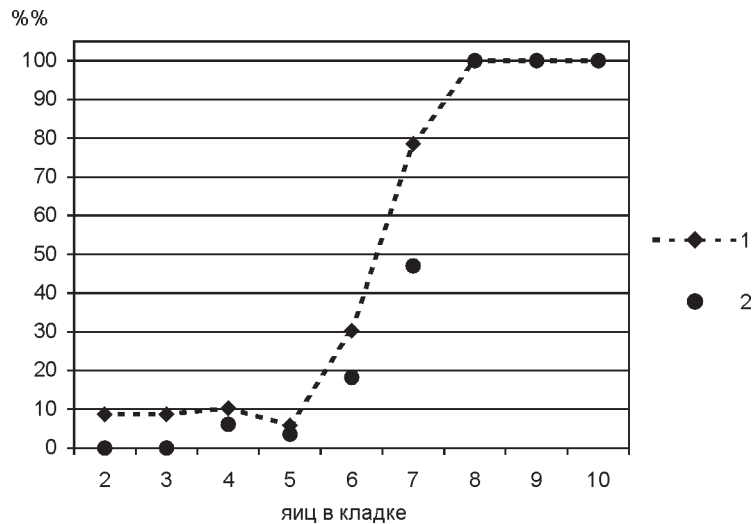


Рис. 59. Фактическое содержание паразитических яиц в кладках обыкновенного скворца различной величины (2) и теоретическое, с учетом поправок на вероятность обнаружения (1). Actual presence of parasitic eggs in European Starling clutches of different size (2), and theoretical line (possibility of gaps took into consideration) (1).

Таблица 26
 Сведения о случаях и частоте внутривидовых подкладок яиц у обыкновенного скворца в различных точках ареала.
 Rate and distribution of intraspecific brood parasitism of European Starling in different points of its natural habitat

Место наблюдений, годы Place of observation, year	Метод определения Method of identification	N	Зарегистрировано случаев паразитизма Recorded cases of parasitism	Источник сведений Reference
Балтимор, США, 1957	Постоявательные фолликулы	32 самки	50 %	D.E. Davis. (1958)
Казахстан, 1966-1973	Наблюдения за откладкой яиц	112 гнезд	7,1-9,8%	А.М. Сема (1978)
Окский заповедник, 1976	Наблюдения за откладкой яиц	9 гнезд	55,6	А.Д. Нумеров (1978д)
Нью-Джерси, США, 1980	Наблюдения за откладкой яиц	24 гнезда	45,8%	H.W. Power et al. (1981).
Та же популяция	Электрофорез		21 %	L.C. Romagnano (1987) цит. по L.C. Romagnano et al. (1989)
Нью-Джерси, США, 1983-1986	Все методы		33,3%. Из них 21,2 % включали 1 подложенное яйцо и 12,1% - два	H.W. Power et al. (1989)
Нью-Джерси, США, 1986	Постоявательные фолликулы	33 самки	36 %	E.D. Kennedy, P.C. Stouffer, H.W. Power (1989)
Нью-Джерси, США, 1983-1986	Наблюдения за откладкой яиц	284 гнезда	12,3%	M.P. Lombardo et al. (1989)
Нью-Джерси, США	Набл. за откладкой яиц, электрофорез	36 гнезд	25%	L.C. Romagnano, A.S. Hoffenberg, H.W. Power (1990)
Предместья Антверпена (Бельгия), 1984-1988	ДНК-дактилоскопия	14	7,1%	R. Pinxten, M. Eens, R.F. Verheyen (1990)
8 популяций из Европы и Америки	Все методы		5-30%	R. Pinxten, M. Eens, R.F. Verheyen (1991)
Worpleston, графство Суррей, Англия, 1975-1989	Наблюдения за откладкой яиц		Ежегодно до 37% в первых кладках	C.J. Feare, P.L. Spencer; D.A.T. Constantine (1982); C.J. Feare (1991).
Окский заповедник. Ю.-в. часть Мещерской низменности, 1976- 1983; 1987-1988	Наблюдения за откладкой яиц	111 гнезд	12,6	Наши данные
Воронежская область, 1990-2000	Наблюдения за откладкой яиц	223 гнезда	18,7	Наши данные

5.3.2.8. Проблемы увеличенного размера кладки и выводка при внутривидовом паразитизме.

Внутривидовой гнездовой паразитизм эксплуатирует ценный ресурс — родительскую заботу, что может приводить к нарушениям в естественном ходе процесса размножения. В связи с этим возникает ряд вопросов:

1. Какой размер кладки является наиболее оптимальным для обыкновенного скворца? Влияет ли размер кладки и последующего выводка на выживаемость птенцов после вылета из гнезда и продолжительность их дальнейшей жизни?

2. Как влияет увеличенный размер кладки и выводка на энергетику самок-реципиентов?

3. Внутривидовая подкладка яиц увеличивает асинхронность вылупления птенцов в выводках. Влияет ли это на их выживаемость в гнезде?

Рассмотрим эти вопросы и попытаемся ответить на них с позиций имеющегося в нашем распоряжении материала.

1. Специальными расчетами ранее нами было показано, что для популяции скворцов Окского заповедника наиболее оптимальным является размер кладки в пять яиц (Нумеров, 1984). Количество кладок, содержащих 5 яиц ежегодно, преобладает, в среднем составляя 55,4 %, и наиболее стабильно по годам ($CV=21,2\%$). Успешность вылета птенцов из гнезд, содержащих в кладке пять яиц, составила 60,4 %, четыре яйца — 58,9 %, шесть яиц — 54,4 %, тогда как кладки с крайними значениями 3 и 7 яиц дают только 49 и 30,9 % слетков, соответственно. Расчет процента неоплодотворенных яиц и яиц с неразвившимися эмбрионами показал, что пятияйцевые кладки содержат наименьший процент «дефектных» яиц — 7,4 %; четырехяйцевые кладки — 7,9 %; семияйцевые — 9,5 %; шестияйцевые — 10,9 %, а трехяйцевые — 12,2 %. Таким образом, по всем показателям пяти-яйцевые кладки скворцов оказались наиболее продуктивны. Кроме того, доля пятияйцевых кладок скворцов наибольшая (57,4 %) не только в общем числе снесенных скворцами яиц, но и в воспроизводстве слетков (59,6 %). Среди самок, размножающихся впервые, 52,5 % имеют такие кладки, среди гнездящихся два и более раз — 59,1 % (Нумеров, 1984).

Для популяции скворцов Воронежской области эти показатели указаны в табл. 27.

Как видим, в целом ситуация оказалась сходна с наблюдаемой по Окскому заповеднику. Правда, наибольший процент вылетевших птенцов имеют не 5, а 6-яйцевые кладки, но различие несущественно (2,75 %). Среди кладок из 4—6-ти яиц пятияйцевые содержат наименьший процент «дефектных» яиц — 2,72 %. Доля пятияйцевых кладок скворцов наибольшая (53,5 %) не только в общем числе снесенных скворцами яиц, но и в воспроизводстве слетков (58,0 %).

Подробно рассмотреть этот вопрос нас побудила публикация, предполагающая, что самки скворцов специально оставляют место для паразитических яиц, чтобы в случае паразитизма избежать депрессии роста собственных птенцов, связанной с превышением нормального размера выводка (Power et al., 1989). Данная гипотеза, получившая название «страхование паразитизма», была выдвинута на основании несоответствия наи-

Таблица 27

Успешность размножения обыкновенного скворца в 1990—1999 гг.,
в зависимости от размера кладки.
Breeding success of European Starling in 1990-1999, depends on clutch size

Кол-во яиц в кладке Clutch size	Кладок (яиц) под наблюдением Total clutches (eggs) monitored	Брошено Deserted		Разорено Predatory		Неоплодотворенные яйца non-fertilized eggs		Яйца с неразвившимися эмбрионами embryo death		Вылупилось птенцов hatching rate		Благополучно вылетело птенцов Number of fledglings	
		абс.	%%	абс.	%%	абс.	%%	абс.	%%	абс.	%%	абс.	%%
4	45 (180)	64	35,56	22	12,22	1	1,06*	3	3,19*	90	50,00	78	43,33
5	74 (370)	55	14,86	57	15,41	1	0,39	6	2,33	251	67,84	218	58,92
6	20 (120)	6	5,00	8	6,67	4	3,77	4	3,77	98	81,67	74	61,67
7	3 (21)	14	66,67	0	0,0	0	0,0	0	0,0	7	33,33	6	28,57

* %% вычислены от общего кол-ва яиц, исключая брошенные и разоренные яйца, так как среди них, возможно, тоже были дефектные.

более часто встречающегося размера кладок (в изучаемой популяции скворца — 5 яиц) и наиболее продуктивного — 6 яиц. Кладки из 4—6 яиц составляли 90 %. Кроме того, авторами было установлено, что птенцы из кладок в 7 и 8 яиц сильно отстают в развитии от своих сверстников из кладок меньших размеров (Power et al., 1989).

Приведенные выше наши материалы не подтверждают данную гипотезу. Размер наиболее часто встречающейся кладки в популяции Окского заповедника и Воронежской области (5 яиц) является и наиболее продуктивным.

В данном случае понятие «продуктивность» трактовалось как доля птенцов, благополучно покинувших гнезда, от общего количества отложенных яиц. Но эта ситуация рассматривает только гнездовой период. Значительно более важными являются показатели выживаемости птенцов из выводков различной величины в дальнейшем. Особенно интересно установить, какие особи доживают до размножения и пополняют гнездящуюся популяцию. Мы попытались провести подобного рода расчет, и результаты его оказались достаточно неожиданными.

Чтобы провести такой расчет, нужно знать происхождение гнездящихся птиц (размер выводка, в котором они выросли). За время наших исследований, несмотря на поголовное кольцевание птенцов и высокий процент вылова гнездящихся птиц, нам не удалось получить достаточно репрезентативных выборок. Это объясняется высокой смертностью молодых (до года) и высоким уровнем дисперсии молодых птиц (Нумеров, 1978 в, г). Поэтому мы провели такой расчет по данным Центральной орнитологической станции (Окский заповедник), проводившей массовое кольцевание скворцов на территории Европейской части России в 50—60-х годах. Всего для вычислений использованы сведения о 13230 выводках с известным числом птенцов, общее количество которых составило 55421. Среди сведений о находках-возвратах (в период миграции, зимовки или гнездования) окольцованных птиц в 363 случаях удалось установить, из каких выводков происходили эти особи (табл. 28).

Таблица 28

Сведения о кольцевании выводков скворцов с различным числом птенцов на территории Европейской части России и сообщения о находках меченых птиц.
Data of ringed of starling broods with different number of fledglings in European part of Russia and recovers

Показатели Criteria	Количество птенцов в выводке. Brood size									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	Всего Total
Количество выводков Number of broods	325	1187	2378	3579	3731	1643	344	36	7	13230
Общее количество птенцов в этих выводках Total number of fledglings in these broods	325	2374	7134	14316	18655	9858	2408	288	63	55421
Количество птенцов в долях Total number of fledglings (frequency)	0,0059	0,0428	0,1287	0,2583	0,3366	0,1779	0,0434	0,0052	0,0011	1,0
Фактическое число возвратов Actual recovers	0	16	43	93	119	64	24	3	1	363
Теоретическое число возвратов Theoretical number of recovers	2,13	15,55	46,73	93,77	122,19	64,57	15,77	1,89	0,41	363,0
Критерий χ^2 χ^2 -test	2,13	0,01	0,30	0,01	0,08	0,01	4,29	0,66	0,84	8,32

Среди окольцованных выводки содержали от 1 до 9 птенцов, среди встреченных в последующее время — 2—9 птенцов. Для статистической оценки полученных результатов использован критерий хи-квадрат (χ^2). Теоретическое число возвратов вычислено по доле выводков данного размера из общего количества птенцов. Нулевая гипотеза состояла в том, что размер выводка не влияет на вероятность последующей встречи птенца. Сравнение фактического и теоретического распределений возвратов скворцов из различных выводков показало, что нулевую гипотезу опровергнуть не удалось, но и подтвердить — тоже ($p=0,40$). Фактическое число возвратов от птенцов из 1—6-птенцовых выводков либо совпадало, либо было несколько меньше ожидаемого. Суммарно 335 и 344,9 (фактическое — теоретическое, соответственно). Для выводков из 7—9 птенцов фактическое значение превышало теоретическое в 1,6 раза (28 и 18,1). То есть имеется определенная тенденция более частого обнаружения птенцов происходящих из крупных выводков.

Несмотря на то, что подавляющая часть анализируемых возвратов — это находки мертвых птиц, сам факт выживания птенца до момента гибели — явление положительное. Данная особь жила до этого времени. Об остальных десятках тысяч особей никаких сведений вообще нет.

Другой вариант расчета дал сходные результаты (табл. 29). Вычисленные обычным способом (по окольцованным выводкам) средние размеры выводков скворцов сравнивали с таковыми, рассчитанными только по выводкам, давшим возвраты. В этом случае уже не на уровне тенденции,

Таблица 29

Средние размеры выводков скворцов в регионах Европейской части России, рассчитанные по окольцованным и по выводкам, давшим возвраты.
Mean brood size of starling in European part of Russia, calculated according to ringed birds and broods with recovers

Показатели Criteria	Размер выводка по регионам* Brood size in different regions*			
	1	2	3	4
Средний выводок по окольцованным Mean brood size according to ringed birds	4,29±0,03	4,41±0,03	4,16±0,02	4,09±0,02
Средний выводок, рассчитанный по выводкам, давшим возвраты Mean brood size according to broods with recovers	4,64±0,11	4,92±0,14	4,62±0,12	4,79±0,18
Критерий различия средних (t) t-test	3,07; p<0,01	3,56; p<0,001	3,78; p<0,001	3,87; p<0,001

* Регионы объединены по сходству путей пролета и мест зимовок скворцов ЕЧР. 1 — Псковская, Вологодская, Ярославская, Костромская, Калининская и северные части Ивановской, Московской и Смоленской областей. 2 — Брянская, Калужская, Тульская, Орловская, Владимирская области и южные части Ивановской, Московской и Смоленской областей. 3 — Марий-Эл, Удмуртия, Чувашия, Татарстан, Мордовия, Нижегородская, Рязанская, Липецкая, Курская, Тамбовская и Пензенская области. 4 — Воронежская, Саратовская, Самарская, Ульяновская, Челябинская, Оренбургская области, Башкирия и Краснодарский край.

а достоверно установлено, что по всем регионам наблюдается различие средних величин. Причем всегда размер выводка «по возвратам» был больше, чем «по окольцованным» (табл. 29).

Эти данные, на наш взгляд, свидетельствуют о лучшей выживаемости некоторых птенцов из крупных выводков. Именно отдельных птенцов, а не выводка целиком.

Относительное число молодых скворцов в Швейцарии по данным Д. Лэка цит. по К. Уатту (1971), встреченных через 3 и более месяцев после кольцевания, наибольшее — из 3—5-птенцовых выводков (2,0—2,1 %), из 2-, 6-, 7-птенцовых — 1,5—1,8 %, а 8-птенцовых — 0,8 %. На основании этого сделан вывод о лучшей выживаемости при средней плотности популяции (Уатт, с. 33). Наши расчеты по аналогичной схеме показали другое. Относительное число встреченных молодых скворцов (в % от окольцованных) составило у 2—6-птенцовых выводков 0,60—0,65 %, а у 7-, 8-, 9-птенцовых — 0,99, 1,04 и 1,59 %, соответственно.

Кроме того, нами вычислена продолжительность жизни молодых скворцов в зависимости от величины выводка, в котором они выросли. Выяснено, что продолжительность жизни молодых скворцов из 1-, 2- и 8-птенцовых выводков составила в среднем 9,0; 8,0 и 6,5 месяца. То есть в среднем они не доживают до размножения. Молодые скворцы из 3—7-птенцовых выводков проживают в среднем 10,9—14,4 месяца. Но если из расчетов исключить всех молодых, проживших менее 10 месяцев (то есть не доживших до начала размножения), то наибольшая продолжительность жизни будет у молодых из 6-птенцовых — 30,2 месяца. Молодые

из 3—5-птенцовых выводков проживают, в среднем 21,0—24,3 месяца, из 7—9-птенцовых —18,6 месяца, а молодые из 2-птенцовых выводков — только 16,1 месяца. В общем, полной ясности, как зависит выживаемость молодых скворцов от размера выводка, в котором они выросли, пока нет.

Несмотря на то, что общая доля птенцов (молодых) — из 7—9 птенцовых выводков, конечно же, мала в сравнении с выжившими птенцами из 4—6-птенцовых выводков, тем не менее, важна тенденция. Для другого вида — мухоловки-пеструшки нами получены достоверные доказательства именно такой ситуации (Нумеров, 1995). Возможно, что последующему лучшему выживанию отдельных птенцов из крупных выводков способствует более жесткая внутривыводковая конкуренция уже на начальных этапах их онтогенеза. К сожалению, материалы по другим видам пока не позволяют провести подобного рода расчетов.

Итак, отдельные птенцы скворца из наиболее крупных выводков выживают лучше и живут дольше, чем отдельные птенцы из маленьких выводков. 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, была еще крупнее! То есть отбор способствует лучшему выживанию отдельных птенцов из крупных выводков по сравнению с маленькими. С другой стороны, существуют механизмы, сдерживающие этот процесс: энергетические затраты родителей (насиживание и выкармливание птенцов), размер гнезда, факторы природной среды и другие. Напомним, что в разделе 5.2.8. нами было показано, что все кладки скворца содержащие 8 и более яиц, являются кладками 2-х и более самок! То есть получается, что все вышеприведенные рассуждения о выживаемости птенцов скворца относятся к кладкам с паразитическими яйцами.

Возвращаясь к началу обсуждения, отметим, что соответствие или несоответствие модальных размеров кладок и выводков есть результирующая многих процессов, среди которых внутривидовой гнездовой паразитизм вряд ли может рассматриваться как основной.

2. Как было показано выше, средний размер кладок, содержащих подложенные яйца, всегда выше обычных. В связи с чем насиживающая такую увеличенную кладку самка, вероятно, несет дополнительные энергетические затраты. Вопросы энергетики насиживания скворцом кладок различной величины подробно исследованы Гербертом Бибахом (Biebach, 1979; 1984; 1988). Им показано, что при температурах от +12 до +22 °C расход энергии насиживающей и ненасиживающей особи один и тот же. Это означает, что тепло, требуемое кладке, является побочным продуктом нормального обмена веществ и никакой дополнительной энергии при этой температуре не требуется. При температуре ниже 20 °C и увеличении размера кладки расход энергии увеличивается у насиживающих скворцов на 3—5 % на каждое яйцо. При температурах от +12 до -10 °C обмен веществ у скворцов на 6 яйцах на 25—30 % выше, чем у ненасиживающего. Нижняя критическая температура зависит от размера кладки и увеличивается от 14,1 °C для кладки из 2-х яиц до 23,6 °C для кладки из 8-ми. Максимальная средняя температура днем и ночью присуща клад-

кам, состоящим из 6-ти яиц. Эксперименты с охлаждением или нагреванием кладки показали, что скворцы могут поддерживать нормальную температуру кладки при наружных температурах до -10°C (Biebach, 1979). В условиях средней полосы России, в период откладки и насиживания яиц температура ниже $+12^{\circ}\text{C}$ не является редкостью. Поэтому увеличение размера кладки (в результате подкладки яиц) требует и дополнительных энергетических затрат насиживающих птиц.

3. Поскольку часть подкладываемых яиц попадает в кладку уже после ее завершения, это не только увеличивает ее размер, но и усиливает асинхронность вылупления птенцов. Биологическое значение асинхронности вылупления и развития птенцов трактуется неоднозначно. Исследованиями влияния асинхронности вылупления, размера кладки и выводка на выживаемость птенцов скворца в шт. Нью-Джерси (США) показано, что чем синхроннее выводок, тем ниже гибель птенцов. Смертность птенцов из последних яиц составляла 55 %, варьируя от 27 % в выводках из 3—4 птенцов до 75 % в выводках из 5 и 6 птенцов. Отход птенцов, вылупившихся из первых яиц, был менее зависим от размера выводка (Stouffer, Power, 1990). То есть чем крупнее выводок, тем выше смертность птенцов из последних яиц. Но если бы птенцы вылуплялись все одновременно, смертность могла быть еще более высокой, так как еще выше была бы внутривыводковая конкуренция. По данным Н. В. Лебедевой (1990), асинхронность вылупления и развития птенцов является определяющей в успехе размножения взрослых и выживаемости молодых особей и способствует сохранению выводков при неблагоприятных условиях. В таких условиях выживает хотя бы часть птенцов и снижаются энергетические затраты взрослых птиц.

То есть в асинхронности выводков есть свои негативные и положительные моменты. Внутривидовой гнездовой паразитизм способствует увеличению доли асинхронных выводков и тем самым повышает роль естественного отбора.

5.4. ВНЕПАРНЫЕ КОПУЛЯЦИИ У ПТИЦ КАК ФОРМА РЕПРОДУКТИВНОГО ПОВЕДЕНИЯ И РЕПРОДУКТИВНАЯ ТАКТИКА САМЦОВ.

Включение данного вопроса в настоящее исследование продиктовано сутью определения гнездового паразитизма (см. 1.2.). Как мы указывали, при внутривидовом гнездовом паразитизме постоянная или непостоянная часть самок 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, некоторых других случаях, а также 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 и, как следствие, — оплодотворение яиц чужих самок. Такое поведение, видимо, можно трактовать как определенную стратегию самцов при внутривидовом гнездовом паразитизме.

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, Mingozi, 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 остановимся только на случаях внепарных копуляций в период перед или во время откладки яиц (фертильный период). 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-х семейств, 14-ти отрядов (Приложение 2). Более половины из них (65 видов, или 54 %) — воробьинообразные. У 45-ти (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 Т. R. Birkhead, A. P. Møller, 1992; Корп, 1998; Bønløkke-Pedersen et al., 2002) до 70—86 % у пурпурной лесной ласточки, прекрасного расписного малюра, камышевой овсянки, золотистого маскового певуна (Harvey, 1985; Morton, Forman, Braun, 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 (*Eudocimus albus*) частота внепарных копуляций составляет 5,6 %, но из них 91,5 % приходится на фертильный период самки (Frederick, 1987), у колпицы (*Platalea leucorodia*) — 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 Т. R. Birkhead, A. P. Møller, 1992). К этому же периоду относятся 82,4 % внепарных копуляций у грача (Røskoft, 1983; цит. по Т. R. Birkhead, A. P. Møller, 1992), насильственные внепарные копуляции у балтиморского цветного (*Icterus galbula*) и красноплечего черного (*Agelaius phoeniceus*) трупиялов (Edinger, 1988; Gray, 1997). И все же главным итоговым показателем успешности такого репродуктивного поведения самцов является реальная доля его генетических по-

томков в выводках чужих самок. Эта доля может быть низкой — 2—5 % (*Anser caerulescens*, *Anser rossii*, *Falco naumanni*, *Charadrius semipalmatus*, *Charadrius alexandrinus*, *Calidris maritima*, *Larus canus*, *Sialia sialis*, *Parus montanus*) или относительно невысокой (до 10 %) у *Uria aalge*, *Calidris mauri*, *Merops bullockoides*, *Acrocephalus arundinaceus*, *Manorina melanophrys*, *Passer domesticus*, *Corvus monedula* (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 (*Phalacrocorax aristotelis*) (Graves, Ruano, 1992; Graves, Ruano, Slater, 1993), белой (*Lagopus lagopus*) и белохвостой (*Lagopus leucurus*) куропаток (Rørvik, 1989; Benson, 2001), перевозчика (*Actitis hypoleucos*) (Blomqvist et al., 2002), белокрылой американской ласточки (*Tachycineta albilinea*) (Moore, Stutchbury, 1999), восточного феба (*Sayornis phoebe*) (Conrad, Robertson, Boag, 1998), американского чижа (*Spinus tristis*) (Gissing, Crease, Middleton, 1998), лазоревки (*Parus caeruleus*) (Kempenaers, Dlohdt, 1991; Kempenaers, 1993, 1994) и обыкновенного скворца (*Sturnus vulgaris*) (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 (*Tachycineta bicolor*), береговой (*Riparia riparia*) и городской (*Delichon urbica*) ласточек (Lifjeld et al., 1993; Riley et al., 1995; Alves, Bryant, 1998), палестинской нектарницы (*Nectarinia osea*) (Zilberman, Yom-Tov, Moav, 1992), варакушки (*Luscinia svecica*) (Krokene et al., 1996), пеночки-веснички (*Phylloscopus trochilus*) (Bjornstad, Lifjeld, 1997), мухоловки-белошейки (*Ficedula albicollis*) (Sheldon et al., 1997; Sheldon, 1998; Sheldon, Ellegren, 1999), гаички (*Parus atricapillus*) (Otter, Ratcliffe, Boag, 1994), индигового овсянкового кардинала (*Passerina cyanea*) (Westneat, 1988; 1990) и капюшонной вильсонии (*Wilsonia citrina*) (Stutchbury, Ogden, 1996; Stutchbury, 1998). А у таких видов, как пурпурная лесная ласточка (*Progne subis*) (Morton, Forman, Braun, 1990), королевский тиранн (*Tyrannus tyrannus*) (Rowe et al., 2001), золотистый лесной (*Dendroica petechia*) (Yezerinac, 1997; Yezerinac, Weatherhead, 1997) и золотистый масковый (*Geothlypis beldingi*) певуны (Harvey, 1985), московка (*Parus ater*) (Lubjuhn et al., 1999), камышевая (*Emberiza schoeniclus*) (Dixon, 1992) и саванная (*Ammodramus sandwichensis*) овсянки (Freeman-Gallant, 1997), доля выводков с птенцами от внепарных копуляций доходила до 70—86 %.

В целом частота парных копуляций у колониальных видов выше, чем у одиночногнездящихся, что рассматривается как способ сохранения самцами гарантий отцовства в условиях очень плотного расположения гнезд и невозможности осуществлять качественную охрану самки. В родах птиц с выраженной охраной партнера только 7 (7,1 %) имеют высокую частоту парных копуляций и 42 рода (42,4 %) — умеренную. Среди видов с невыраженной охраной партнера высокая частота копуляций зарегистрирована в 44-х родах (44,4 %), а низкая или средняя — в 6-ти (6,1 %) (Birkhead, Atkin, Møller, 1987).

Низкие уровни внепарных копуляций у ряда видов связывают именно с выраженным охранном поведением самцов, а также с их частыми парными копуляциями с самками в фертильный период (увеличение гарантий их отцовства). Такое поведение отмечено у самцов белого гуся, бородача, сизого голубя, деревенской ласточки и других видов (Birkhead, Biggins, 1987; Møller, 1987b, 1992; Lovell-Mansbridge, Birkhead, 1998; Bertran, Margalida, 1999). Тем не менее, такое поведение партнеров не исключает возможность экстрапарных спариваний. При увеличении плотности популяции тонкоклювой кайры, деревенской ласточки и ряда других видов неизбежно повышалась и частота внепарных копуляций (Hatchwell, 1988; Møller, 1989, 1991, 1992; Birkhead, Møller, 1992).

Другим механизмом, снижающим уровень внепарных копуляций может быть высокая степень синхронности размножения. В популяции золотистого лесного певуна (*Dendroica petechia*) доля внепарных птенцов была ниже в популяции с высокой синхронностью размножения и невысокой плотностью (Yezerinac et al., 1999). Сходный эффект наблюдали также у некоторых других видов (Birkhead, Biggins, 1987; Stutchbury, Morton, Piper, 1998; Dunn et al., 1999; Moore et al., 1999). В то же время в популяциях пеночки-веснички и камышевки-барсучка даже при синхронном размножении частота экстрапарного отцовства была очень высокой (Bjornstad, Lifjeld, 1997; Langefors, Hasselquist, Schantz, 1998).

Внепарные копуляции могут быть «добровольными», когда самки не проявляют агрессии и пассивно воспринимают дополнительные копуляции со стороны экстрапарных самцов или сами провоцируют спаривание и «принудительными» (насильственными). Последние часто отмечали у уток (Goodburn, 1984; Afton, 1985; Gauthier, 1988; Lovvorh, 1990), белолобой щурки (Emlen, Wrege, 1986, 1987), балтиморского цветного трупяла (Edinger, 1988) и других видов. Успешность насильственных внепарных копуляций может быть различной. Например, у тонкоклювой кайры (*Uria aalge*) только в 6 % случаев принудительные внепарные копуляции были успешными, тогда как ненасильственные, но также внепарные, — в 95 % случаев (Hatchwell, 1988). По данным Ф. МакКинней, «принудительные» копуляции отмечены у 104-х видов птиц (McKinney et al., 1984, цит. по Т. R. Birkhead, А. Р. Møller, 1992).

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 внепарных копуляций выделяют несколько, из которых основными являются: страхование плодовитости (копуляции с несколькими самцами дают дополнительные гарантии оплодотворенности яиц); стимулирование конкуренции сперматозоидов 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 эффектам внепарных копуляций относят: чрезмерное преследование самок чужими самцами; сниже-

ние 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 генетическому вкладу в потомство без размножения в традиционном понимании.

Глава 6. ФАКУЛЬТАТИВНЫЙ МЕЖВИДОВОЙ ГНЕЗДОВОЙ ПАРАЗИТИЗМ

6.1. ЭКОЛОГО-СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ ОБЗОР ВИДОВ У КОТОРЫХ ЗАРЕГИСТРИРОВАНЫ СЛУЧАИ МЕЖВИДОВЫХ ПОДКЛАДОК ЯИЦ.

Количество видов, у которых зарегистрированы случаи межвидовых подкладок яиц (факультативный межвидовой паразитизм), составляет по нашим подсчетам 268. Если считать только виды-доноры (подкладывающие яйца), то это количество оказывается несколько меньше — 84 вида, 31 семейство, 10 отрядов (см. приложение 3). Среди последних явно преобладали неворобьиные — 62 вида, или 73,8 %.

Среди поганкообразных известны два вида — каролинская (*Podilymbus podiceps*) и большая (*Podiceps cristatus*) поганки, яйца которых обнаруживали в гнездах пяти других видов (Wolf, 1953; Flug, 1998; Кошелев и др., 1998).

Из колониально гнездящихся пеликанообразных межвидовой паразитизм отмечен у большого баклана (*Phalacrocorax carbo*). В Туркмении отмечен один случай подкладывания яйца большим бакланом в гнездо серебристой чайки и два случая в гнезда кудрявых пеликанов (Чернов, 1990).

Среди аистообразных межвидовые подкладки яиц зарегистрированы у трех видов — желтой (*Ardeola ralloides*), большой белой (*Egretta alba*) цапель и кваквы (*Nycticorax nycticorax*). Все они отмечены в смешанных колониях, и яйца были подложены перечисленными видами в гнезда трех других видов цапель (Cannell, Harrington, 1984; Gonzalez-Martin, Ruiz, 1996).

Так же, как и в случае с внутривидовыми подкладками яиц, межвидовые наиболее часто регистрировали у гусеобразных — 29 видов-доноров, или 34,5 % от всех, и 46,8 % от неворобьиных видов. Яйца этих видов обнаруживали в гнездах 44-х видов-акцепторов. Из них 27 видов-акцепторов отмечены также среди гусеобразных. Одним из наиболее часто встречаемых акцепторов является кряква. В ее гнездах находили яйца 22-х других видов гусеобразных, что связано с широким распространением и обычностью этого вида. Среди других видов-акцепторов отмечены: широконоска (обнаружены яйца 9 видов), серая утка (8), красноголовый (8) и красноносый (6) нырки, хохлатая чернеть (7), и яйца пяти видов зарегистрированы в гнездах шилохвосты. По четыре вида подкладывали яйца в гнезда обыкновенной гаги, пеганки и турпана, по три — хохлатого и длинноносого крохалей, савки и белоглазого нырка. Яйца одного-двух видов гусеобразных обнаруживали в гнездах еще 13-ти видов. Кроме того, среди видов-акцепторов зарегистрировано 17 видов других отрядов: поганкообразных (3 вида), аистообразных (1), соколообразных (3), курообразных (1), журавлеобразных (3) и ржанкообразных (6 видов). Среди

последних у серебристой и сизой чаек в гнездах находили яйца двух видов гусеобразных.

Наиболее многовидовой паразитизм отмечен у хохлатой чернети — 14 видов хозяев (доноров) (Bergmann; цит. по W. Makatsch, 1955; Saluri, 1961; Скрябин, 1967; Меднис, 1968; Иванов, 1980) и у красноголового нырка — 12 видов, включая черношейную поганку, лысуху и серебристую чайку (Скрябин, 1967; Меднис, 1968; Чернышев, 1973; Иванов, 1980; Гынгазов, Миловидов, 1977; Байкалов, Коровицкий, 1994; Казаков, Ломадзе, 2002). Яйца американского красноголового нырка (*Aythya americana*) отмечены в гнездах 8-ми видов-хозяев (Joynes, 1976; Talent, Krapu, Jarvis, 1981; Lokemoen, 1991; Fleskes, 1992; M. Andersson цит. по R. Saylor (1992)), американской савки (*Oxyura jamaicensis*) — у 6-ти видов (Wolf, 1953; Joynes, 1976; Talent et al., 1981) и яйца красноногого нырка — в гнездах 5 видов-хозяев (Чернов, 1990; Amat, 1991; Лысенко, 1991; Казаков, Ломадзе, 2002).

Наиболее высокая частота межвидового паразитизма отмечена у четырех видов нырков. Американского красноголового нырка в гнездах кряквы — 41,7 % (Talent, Krapu, Jarvis, 1981), шилохвости — 41,7 % и коричневого чирка (*Anas cyanoptera*) — 40,9 % (Joynes, 1976). Яйца красноголового нырка встречались в 34 % кладок красноногого нырка (Amat, 1985), красноногого — в 28,4 % (Казаков, Ломадзе, 2002) и даже 30,7 % гнезд крякв (Amat, 1991), белоглазого нырка — в 26,8 % кладок красноголового нырка (Казаков, Ломадзе, Маркитан, 2001; Казаков, Ломадзе, 2002).

Зарегистрированная частота межвидового паразитизма у пяти других видов гусеобразных обычно не превышает 10—20 % (пеганка, обыкновенный гоголь, хохлатая чернеть, серая утка и американская савка), у остальных еще меньше. Интенсивность паразитизма достигает 4-х (серая утка, шилохвость), 5-ти (морянка), 8—10-ти (гоголь, пеганка) и даже 21 яйца (красноголовый нырок) на паразитированное гнездо (Лавров, 1928; Скрябин, 1967; Titman, 1971; Костин, 1983; Дорогой, 1990; Чернов, 1990).

Среди курообразных межвидовые подкладки яиц зарегистрированы у пяти видов. Тетерев (*Lyrurus tetrix*), обыкновенный перепел (*Coturnix coturnix*) и индюк (*Meleagris gallopavo*) подкладывали яйца в гнезда других видов курообразных (серой куропатке, рябчику, коростелю, воротничковому рябчику) (Юдин, 1958; Hellebrekers, 1965; Киселев, 1971; Stoll, 1992). Обыкновенный фазан (*Phasianus colchicus*) — четырем видам курообразных и трем гусеобразным (Schmutz, 1988; Westemeier et al., 1989). Яйца белой куропатки (*Lagopus lagopus*) регистрировали в гнездах белого гуся и шилохвости (Prevett, Lieff, MacInnes, 1972; Глуховский, 2001).

После гусеобразных наибольшее количество случаев межвидового паразитизма зарегистрировано у ржанкообразных. Яйца 15-ти видов куликов, чаек и крачек обнаруживали в гнездах 19-ти видов пяти отрядов. Галстучник (*Charadrius hiaticula*) и мородунка (*Xenus cinereus*) подкладывали яйца в гнезда мородунки, травника, чибиса, малого зуйка, речной и малой крачек (Пинчук, Монгин, Мороз, 2002). Озерная чайка (*Larus ridibundus*) — в гнезда хохлатой чернети (Меднис, 1968), лысухи, малой чайки, травника (Saluri, 1961) и сизой чайки (Wolf, 1968). Яйца чибиса (*Vanellus vanellus*) обнаружены в кладках озерной чайки (Козлов, 1986),

кулика-сороки (Speakman, 1987; Hampshire, Russell, 1993) и ходулочника (Синицын, Дробовцев, 2002). У других видов ржанкообразных отмечено по одному виду-акцептору, чаще всего близкородственному.

Из самостоятельно гнездящихся видов кукушек межвидовые подкладки известны для черноклювой (*Coccyzus erythrophthalmus*) и желтоклювой (*Coccyzus americanus*) американских кукушек. Кроме подкладок друг другу, яйца этих кукушек находили в гнездах 13-ти видов в основном воробьинообразных (Makatsch, 1955; Nolan, Thompson, 1975).

Межвидовые подкладки яиц у воробьинообразных известны для 23-х видов (см. приложение 3). В большинстве случаев паразитические яйца находили в кладках близкородственных видов или видов со сходными типами гнезд. Так, смешанные кладки трех видов синиц (лазоревки, большой синицы и москочки) обнаруживали в различных участках ареала (Weinzierl, 1961; Löhrl, 1964; Petrassi et al., 1998). Птенец обыкновенной пищухи был найден в гнезде хохлатой синицы (Löhrl, 1964). Сходно гнездящаяся обыкновенная горихвостка подкладывала яйца большой синице, обыкновенной лазоревке и москочке (Mackenzie, 1954), а мухоловка-пеструшка — большой синице и горихвостке (Borg, 1961; Ушакова, Ушаков, 1976). Самые высокие частоты межвидовых подкладок яиц отмечены у розового (*Lagonosticta rhodopareia*) и обыкновенного (*L. senegala*) амарантов. Их яйца обнаружены в 86,6 % гнезд пестрой питилии (*Pytilia melba*) (Nicolai, 1991). Примеры других случаев межвидового паразитизма изложены в приложении 3.

6.2. ОСОБЕННОСТИ И ПРИЧИНЫ МЕЖВИДОВЫХ ПОДКЛАДОК ЯИЦ У РАЗЛИЧНЫХ ВИДОВ.

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. Так, межвидовой гнездовой паразитизм регистрировали чаще в годы с высоким паводком и плотностью гнездования (Norton, 1988; Пинчук, Монгин, Мороз, 2002). Более половины всех видов списка (58 %) гнездятся колониально 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.

Захват и использование чужих гнезд также является причиной образования смешанных кладок у ряда видов. Так, регулярное использование синеухим медососом (*Entomyzon cyanotis*) гнезд кривоклювых темелей (*Pomatorhinus*) приводило к образованию смешанных кладок (Roberts, 1955a). По этой же причине яйцо обыкновенной пустельги, а в другом случае яйцо обыкновенной сороки, были обнаружены в кладках ушастой совы (Tome, 1996). Яйца большеклювой кустовки (*Sericornis magnirostris*) — в гнездах близкородственного вида (*Sericornis lathamii*) и мухоловки (*Gerygone richmondi*) (Roberts, 1955a). Более подробные сведения о явлении захвата гнезд изложены в разделе 7.1.2.

То есть большинство причин, вызывающих межвидовые подкладки яиц, сходно с таковыми при внутривидовом гнездовом паразитизме. Сходны, но еще более усугубляются видовой спецификой причины гибели подкладываемых яиц. Одной из главных причин снижения успешности вылупления птенцов в паразитических кладках является сверхвысокая асинхронность развития эмбрионов. Другой причиной гибели яиц может быть несоответствие режимов инкубации яиц хозяина и паразита. Хотя, судя по некоторым наблюдениям, эмбрионы пластинчатоклювых обладают широкими адаптивными возможностями и могут развиваться при нехарактерных для вида режиме инкубации и конструкции гнезда. Например, Д. В. Соловьевой (1997) отмечен случай благополучного вылупления птенца казарки из яйца, насиживаемого бургомистрами.

Установлена также более высокая частота дискриминации подложенных яиц хозяевами, поскольку отличия яиц между видами всегда существеннее. Такое поведение наблюдали у ряда видов гусеобразных, несмотря на общее сходство яиц большинства видов (Скрябин, 1967; Amat, 1985; Dugger et al., 1999), и других видов (Rothstein, 1975c, 1978a, 1982a; Talent, Krapu, Jarvis, 1981; Sørensen, 1995; Fenske B., Burley, 1995, и др.).

Гибель птенцов может происходить также из-за несоответствия типа развития птенцов вида-паразита и хозяина, неподходящих кормов, неадекватного поведения и других причин. В случае с гусеобразными высокое сходство биологии размножения почти всех видов часто определяет успешное воспитание неконспецифичных птенцов хозяевами (Ардамацкая, 1965, 1991; Костин, 1983; Amat, 1985; Fabricius, 1991, и др.). Подобные случаи отмечены и в других отрядах птиц (Mackenzie, 1954; Bishop, 1978; Зеленская, 1990). Однако в этих случаях происходит переадресованный импринтинг птенцов на нового родителя, который приводит при наступлении половозрелости к поиску не видоспецифичного партнера, а вида — приемного родителя, и облегчает процесс гибридизации. Межвидовые подкладки яиц — один из основных факторов и источников образования гибридов (Гаврилов, 1991). Но поскольку гибриды, как правило, менее жизнеспособны, часто бесплодны и подвергаются более жесткому отбору, эволюционные последствия межвидового паразитизма менее существенны, чем внутривидового. 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 симпатрический вид. Об этом свидетельствует и тот факт, что 71,4 % видов из списков межвидового паразитизма и внутривидового паразитизма совпадают. Кроме того, более высокая частота и интенсивность внутривидового паразитизма свидетельствует о его древности и первичности.

Глава 7. ГНЕЗДОВОЙ ПАРАЗИТИЗМ И ВЗАИМОСВЯЗАННЫЕ С НИМ ЯВЛЕНИЯ

7.1. ЯВЛЕНИЕ ПОМОЩНИЧЕСТВА У ПТИЦ И ЕГО СВЯЗЬ С ГНЕЗДОВЫМ ПАРАЗИТИЗМОМ.

Явление помощничества различные исследователи рассматривают 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 (Brown, 1978, 1987; Ligon, 1999). В первом случае это обычно неполовозрелые особи, живущие на территории родителей и помогающие им воспитывать новое потомство. Такое поведение определяют как «родственный альтруизм», так как помощник в первые годы жизни самостоятельно не размножается и тратит усилия на воспитание своих младших братьев и сестер. В связи с этой особенностью подобных коммунальных систем говорят об «отложенном размножении». По мнению Дж. Брауна, эволюция помощничества неразрывно связана с эволюцией отложенного размножения (Brown, 1978). В то же время помощники и самостоятельно размножающиеся особи могут при определенных обстоятельствах менять свой репродуктивный статус. Первые могут заменить выбывшего партнера из пары, а вторые стать помощниками другой пары (Brown, 1978, 1987).

По мнению ряда исследователей, поведение помощников может объясняться обычной «стимул-реакцией», при которой кормление птенцов помощниками не больше чем проявление общей черты среди незрелорождающихся птиц, а именно — «автоматический» ответ на раскрытый клюв и яркую окраску зева птенца (Williams, 1966; Jamieson, Craig, 1987; Jamieson, 1989; все цит. по D. Ligon, 1999). У половозрелых особей, лишенных по различным причинам возможности размножаться в составе самостоятельной пары, может проявляться родительское поведение, которое может быть адресовано особям-родственникам, другим конспецифичным индивидам или особям других видов (Brown, 1978, 1987; Ligon, 1999; Trombino, 2000, и др.)

Изучение содержания пролактина у неразмножающихся особей показало, что у реальных помощников его уровень был высоким по сравнению с особями, не кормящими птенцов. Причем уровни пролактина индивидуальных помощников хорошо коррелировали с количеством посещений гнезда и частотой кормлений птенцов, что свидетельствует о возможном гормональном контроле поведения помощничества (Schoech et al., 1996; цит. по D. Ligon, 1999).

У многих коммунальных видов среди помощников (наравне с потомками размножающихся особей) присутствует большее или меньшее чис-

ло иммигрантов («вторичные помощники»), не родственных молодняку, который они выращивают. Для таких видов значение родственного отбора заведомо мало и проблематично. Наряду с положительным эффектом размножения с участием помощников имеются многочисленные факты и негативных последствий (Brown, 1987; Ligon, 1999). Поэтому поведение птиц в кооперативных социальных системах имеет высокую сложность внутривидовых отношений и еще далеко до полного понимания.

Коснемся некоторых вопросов, возникающих в связи с «альтруистическим» поведением помощников и предметом нашего рассмотрения – гнездовым паразитизмом. 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 щурки (*Merops bullockoides*) (Emlen, Demong, 1984; Emlen, Wrege, 1988), прекрасного расписного малюра (*Malurus cyaneus*) (Green et al., 1995); галки (*Coloeus (Corvus) monedula*) (Liebers, Peter, 1998), маноринны-колокольчика (*Manorina melanophrys*) (Conrad et al, 1998), желтолобой яканы (*Jacana jacana*) (Emlen, Wrege, Webster, 1999), ушастой совы (*Asio otus*) (Marks, Dickinson, Haydock, 2002). Интересно, что при полиандрии у лесной завирушки второй самец участвует в выкармливании выводка лишь в том случае, если он является отцом части птенцов (доказано генетическими методами). 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. Относительно невысокая доля совпадений, как нам кажется, объясняется слабой изученностью многих видов, в особенности — генетическими методами, которые и позволяют выявить внепарное отцовство.

7.2. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГНЕЗД ДРУГИХ ВИДОВ ДЛЯ РАЗМНОЖЕНИЯ. ОСОБЕННОСТИ И ПОСЛЕДСТВИЯ.

Явление использования чужих гнезд для размножения известно давно. Кроме облигатных гнездовых паразитов, значительное число видов птиц в силу различных обстоятельств не строят собственных гнезд, а используют для размножения гнезда других видов птиц, хотя насиживают яйца и выкармливают птенцов 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 или 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. Так, регулярное опосредованное использование чужих гнезд для размножения характерно для многих видов соколообразных (тетеревятника, перепелятника, канюка, орла-карлика, чеглока, дербника, кобчика, обыкновенной пустельги и других), совообразных (ушастой совы, серой неясыти, некоторых сычей, совки и других), кулика-черныша, сизоворонки, клинтуха, вяхиря, вертишейки, а также некоторых воробьинообразных. В специальном обзоре данных об использовании различными видами чужих гнезд, выполненном Н. Робертсом, приводятся сведения о более чем 200 видах, у которых отмечено такое поведение (Roberts, 1955a, b). Для этих видов, занимающих чужие гнезда, но насиживающих яйца и выкармливающих птенцов самостоятельно, Н. Робертсом предложен специальный термин — «ложный паразитизм».

В системе экологической классификации взаимоотношений организмов использование чужих гнезд может относиться к нескольким вариантам. Для видов, ежегодно устраивающих новые гнезда (врановые, дятлы и другие), наиболее близким типом взаимоотношений с видами-акцепторами их старых гнезд является комменсализм. Взаимоотношения видов, заселяющих свои прошлогодние гнезда, с другими видами, претендующими на их использование, могут характеризоваться как конкурентные. Для видов, насильно узурпирующих жилые гнезда других видов, — как паразитизм, а в некоторых случаях (когда потомство вида-донора уничтожается) — как хищничество. Примеры, характеризующие перечисленные типы взаимоотношений, содержатся в ряде публикаций, посвященных использованию чужих гнезд (Meise, 1956; Roberts, 1955a, b; Мустафаев, 1963; Someren, Cunningham, 1971; Van Riper, 1976; Ушакова, Ушаков, 1976; Weeks, 1977; Butler, Campbell, 1978; Payne, 1969; Butler, 1980; Фетисов и др., 1981; Finch, 1982; Laycock, 1982; Шаповал, Шаповал, 1982; Лабутин, 1983; Хохлов, 1983; Панькин, Дугинцев, 1983; Sokác, 1984; Ивановский, 1984; Balla, 1985; Danko, 1985; Lieder, 1987; McWhorter, Sherman, 1988; Briskie, Sealy, 1988; Meschini, Frascchetti, 1988; Николаев, Керданов, 1988; Cisakowski, 1989; Зеленская, 1990; Fernández, Donazar, 1991; Глібка, 1992; Baker, Payne, 1993; Christinaz, 1993; Eberhard, 1996; Акбаев, Ткаченко, 2001, и другие). Однако лишь в некоторых случаях можно говорить о действительно межвидовых взаимоотношениях. Для многих других видов случаи использования гнезд являются единичными (табл. 30).

Как правило, в случаях использования старых (прошлогодних) гнезд других видов каких-либо последствий, таких, как образование смешан-

Некоторые примеры использования гнезд различными видами для размножения (кроме соколообразных и совообразных).
Some examples of using or usurpation nests of other species for their breeding (excluding *Falconiformes* and *Strigiformes*)

Вид-акцептор Acceptor-species	Вид-донор Donor-species	Используемые гнезда Type of using nests	Источник сведений Reference
<i>Aythya fuligula</i>	<i>Pica pica</i>	Старое гнездо	Lieder (1987)
<i>Anas platyrhynchos</i>	<i>Corvus corax</i>	Старое гнездо	Christinaz (1993)
	<i>Corvus cornix</i>	Старое гнездо	Шаповал, Шаповал (1982); Хохлов (1983)
<i>Somateria fisheri</i>	<i>Larus argentatus</i>		Зеленская (1990)
<i>Columba palumbus</i>	<i>Pica pica</i>	Старое гнездо	Шаповал, Шаповал (1982); Danko (1985)
<i>Streptopelia turtur</i>	<i>Corvus frugilegus</i>	Старое гнездо	Хохлов (1983)
<i>Zenaida macroura</i>	<i>Toxostoma dorsale</i>	Старое гнездо	Finch (1982)
	<i>Tyrannus verticalis</i>	Регулярно старые	Bergin (1997)
<i>Coracias garrulus</i>	<i>Merops apiaster</i>	Старое гнездо	Meschini, Frascetti (1988)
	<i>Pica pica</i>	Старое гнездо	Хохлов (1983)
<i>Eurystomus orientalis</i>	<i>Pica pica</i>	Старое гнездо	Roberts (1955b)
<i>Lanius collurio</i>	<i>Coccothraustes coccothraustes</i>	Брошенное гнездо с яйцами	Мальчевский (1987)
<i>Junco hyemalis</i>	<i>Turdus migratorius</i>		Butler (1980)
<i>Tachycineta bicolor</i>	<i>Hirundo rustica</i>	Новое гнездо	Butler, Campbell (1978)
<i>Lanius collurio</i>	<i>Turdus philomelos</i>		Шаповал, Шаповал (1982)
<i>Muscicapa striata</i>	<i>Delichon urbica</i>	Старое гнездо	Sokac (1984)
	<i>Hirundo rustica</i>	Старое гнездо	Наши данные
<i>Sylvia curruca</i>	<i>Sylvia nisoria</i>	Новое гнездо	Шаповал, Шаповал (1982)
<i>Legatus leucophaeus</i>	<i>Myiozetetes similis</i>	Регулярно узурпирует новые	Meise (1956); Roberts (1955b)
<i>Myiopsitta monachus</i>	<i>Pseudoseisura lophotes</i>	Старые, брошенные	Eberhard (1996)
<i>Pipilo aberti</i>	<i>Toxostoma dorsale</i>	Старое гнездо	Finch (1982)
<i>Myiarchus cinerascens</i>	<i>Campylorhynchus brunneicapillus</i>	Старое гнездо	Finch (1982)
<i>Protonotaria citrea</i>	<i>Agelaius phoeniceus</i>	Старое гнездо	McWhorter, Sherman (1988)
<i>Phoenicurus ochrurus</i>	<i>Hirundo rustica</i>		Глибка (1992)
<i>Corvus monedula</i>	<i>Corvus frugilegus</i>		Хохлов (1983)
<i>Artamus leucorhynchus</i>	<i>Grallina cyaneleuca</i>	Старое гнездо	Roberts (1955a)
<i>Amadina fasciata</i>	<i>Passer eminibey, Ploceus sp. Pseudonigrita arnaudi</i>	Старые, брошенные	Someren, Cunningham (1971)
	<i>Ploceus velatus, P. arnaudi</i>	Узурпирует новые	Someren, Cunningham (1971)
<i>Ploceus cucullatus</i>	<i>Amblyospiza albifrons</i>	До(пере)страивает	Laycock (1982)
<i>Passer eminibey</i>	<i>Pseudonigrita arnaudi</i>	Регулярно узурпирует новые	Payne (1969)
<i>Passer domesticus</i>	<i>Corvus frugilegus, C. cornix, Pica pica</i>	Регулярно в старых гнездах	Хохлов (1983)
	<i>Delichon urbica</i>	Регулярно в старых гнездах	Наши данные
<i>Passer montanus</i>	<i>Ciconia ciconia, Ardea cinerea, Ergetta alba, Haliaeetus albicilla, Pandion haliaetus, Aquila clanga, A. heliaca, Buteo buteo</i>	В жилых и старых гнездах	Фетисов и др. (1984)
	<i>Merops apiaster, Coracias garrulus, Dendrocopos major, D. medius, Riparia riparia, Hirundo rustica, Delichon urbica, Ptyonoprogne rupestris, Corvus cornix, C. frugilegus, C. monedula, Pica pica</i>	Регулярно в старых гнездах	Фетисов и др. (1984); Хохлов (1983)

ных кладок или выводков, не наблюдается. Например, в Зейско-Буреинской равнине из 542-х гнезд сороки, вороны и грача 105 (19,4 %) было занято 6-ю видами соколообразных и сов (Панькин, Дугинцев, 1983). В Ставропольском крае в 1977—1979 гг. отмечено 330 случаев заселения старых гнезд вороновых 10-ю различными видами (Хохлов, 1983). В Азербайджане, по данным Г. Т. Мустафаева (1963), гнезда вороновых для размножения используют девять видов птиц. Количество отремонтированных и занятых новыми хозяевами гнезд сороки составило 10—12 %, серой вороны — 28—34 и грача — 60—75%. В Воронежской обл. в 1989—1991 гг. в старых гнездах вороновых гнездятся обыкновенная пустельга (в среднем 81,3 % гнездовой группировки в гнездах сорок) и ушастая сова (73 %). Взаимоотношения этих видов в конкурентной борьбе за гнезда иногда приводили к выбрасыванию пустельгой яиц ушастой совы (Турчин, 1996).

То есть использование гнезд вороновых различными видами птиц явление достаточно обычное и массовое, однако факты обнаружения смешанных кладок единичны.

Иначе дело обстоит в случаях насильственного захвата жилого гнезда хозяина другим видом или заселения гнезд с брошенными кладками (направленное использование). В такой ситуации 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. Часть случаев обнаружения смешанных межвидовых кладок (выводков), отмеченных в аннотированном списке «Факкультативный межвидовой гнездовой паразитизм», может быть объяснена именно использованием одними видами гнезд других видов для размножения. Из-за видовой специфики и разницы в сроках птенцы вида-донора не вылупляются или гибнут, но в отдельных случаях — выживают и образуют смешанные выводки. Рассмотрим некоторые примеры подробнее.

На побережье Восточно-Сибирского моря Л. А. Зеленская наблюдала, как самка очковой гаги отложила 3 яйца в недостроенное гнездо серебристой чайки и начала их насиживать. Через неделю кладку насиживала уже чайка, а в гнезде, помимо 3 яиц гаги, было одно яйцо чайки. Из яиц успешно вылупились два птенца очковой гаги, которые следовали по воде за уплывающей чайкой (Зеленская, 1990). Интересный случай отмечен в 1957 г. в Окском заповеднике В. М. Галушиным (О гнездовании птиц, 1959). Кряква заняла старое гнездо канюка и к 01.05 отложила 10 яиц. В конце первой десятидневки мая это гнездо с кладкой захватила пара канюков. Они надстроили гнездо зелеными ветками сосны, ольхи и дуба, прикрыв ими 7 яиц, но 3 яйца кряквы остались в лотке нового гнезда. Добавив к ним два своих, самка канюка стала насиживать эту кладку. 26.05 яйца кряквы были наклюнуты, а 28.05 в гнезде были только скорлупки после вылупления птенцов, которые, вероятно, благополучно по-

кинули гнездо. В Чехии М. Балла (Balla, 1985) 11.04.1984 г. на дереве среди поля в старом гнезде обыкновенной сороки (на высоте ~4 м) была обнаружена насиженная кладка ушастой совы (3 яйца) и 5 яиц кряквы. 14.06 в гнезде было 4 однодневных утенка, а 28.06 гнездо было пустым (Balla, 1985). В Полтавской обл. 20.06.1981 г. на гнезде певчего дрозда была обнаружена самка сорокопута-жулана. Содержимое гнезда составляли 2 неоплодотворенных яйца сорокопута, 2 трехдневных птенца сорокопута и один семидневный птенец певчего дрозда без видимых повреждений. Вероятно, сорокопут занял гнездо предыдущего хозяина, и птенец вылупился из оставшегося в гнезде яйца (Шаповал, Шаповал, 1982). Захват гнезд и перераспределение их между полевым воробьем и другими видами иногда приводят к тому, что яйца полевого воробья оказываются в кладках других видов птиц. Так, воспитание птенцов полевого воробья отмечено в гнезде лазоревки (Hague, 1960, цит. по С. А. Фетисову и др., 1984) и домового воробья (Промштов, 1956).

Как показывают наблюдения, использование одних и тех же гнезд может быть множественным даже в течение одного сезона размножения. Например, такой случай отметил В. П. Белик в 1983 году в Ростовской области. Одно из гнезд было построено черным коршуном в текущем году на основе старого вороньего гнезда. Брошенное по неизвестной причине коршунами, оно оказалось занято кряквой, сделавшей в толстой выстилке гнезда глубокий лоток и начавшей кладку. В дальнейшем гнездо, не переделывая его, захватила пустельга, но кряква еще несколько дней (очевидно, пока пустельга не приступила к насиживанию) продолжала откладывать в него свои яйца. Образовалась смешанная кладка. Размножение пустельги было успешным, а из яиц кряквы птенцы не вылупились, что связано с неэффективной инкубацией пустельгой крупных яиц (и в целом кладки) кряквы (Белик, 1987).

Отмечены случаи внутривидового использования гнезд, которые также приводили к образованию смешанных кладок. Так, в Карелии у мухоловки-пеструшки А. В. Артемьевым (1998) зарегистрировано 7 (0,4 %) случаев откладки яиц двумя самками в одно гнездо (n=1847). Такие сдвоенные кладки, как указывает автор, появлялись после исчезновения первой самки и продолжения кладки другой самкой. Вероятно, первые самки бросали гнезда с незавершенной кладкой. Тем не менее в итоге вторые самки высидывали все яйца и выкармливали птенцов, происходящих из яиц первой самки.

Размножение одного вида в гнезде другого может иметь определенные последствия и для видов облигатных гнездовых паразитов. Например, для хохлатой кукушки основным видом-воспитателем является сорока (*Pica pica*). Обыкновенная пустельга (*Falco tinunculus*) использует старые гнезда сороки для размножения. И в одном из таких гнезд в кладке пустельги зарегистрировано яйцо кукушки (Heim de Balsa, Mayaud, 1962, цит. по S. Cramp, 1985). В данном случае подкладку яйца кукушкой в кладку пустельги, вероятно, можно объяснить реакцией на типичное гнездо вида-воспитателя — сороки.

Брайн Вати приводит другой интересный случай, связанный с чужим гнездом и откладкой яйца африканской хохлатой кукушкой (*Clamator levaillantii*). Тимелия (*Turdoides jardineii*) является обычным воспитате-

лем птенцов кукушки в Южной Африке. Одна из пар тимелий выкормила выводок из 3-х птенцов и отложила новую (вторую) кладку в старое гнездо бюльбюля (*Pycnonotus barbatus*), который не является хозяином африканской хохлатой кукушки. Самка кукушки, размножающаяся в данном районе, отложила свое яйцо не в гнездо бюльбюля-тимелии, а в старое гнездо тимелий, расположенное в 20 м (Varty, 1979).

Приведенные примеры свидетельствуют о том, что «вид гнезда» привычного хозяина может быть для кукушки стимулом к откладке яйца, даже если это гнездо занял необычный воспитатель.

Описанные в литературе случаи использования чужих гнезд можно сгруппировать в несколько вариантов:

- использование старых (прошлогодних) гнезд как основы для новых гнезд;
- использование гнезд крупных видов как места для гнезд мелких видов;
- использование гнездового материала жилого гнезда для постройки другого гнезда;
- захват неоконченных гнезд одних видов, достраивание и использование другими видами;
- использование гнезд с брошенными кладками;
- захват готовых гнезд одних видов другими для размножения.

Среди этих вариантов лишь последние два могут приводить к образованию смешанных кладок, а в ряде случаев, как показывают наблюдения, и выводков. Одним из возможных последствий воспитания птенцов одних видов другими может быть образование пар с особями вида-воспитателя (межвидовых пар) и появление гибридного потомства.

7.3. 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 мы рассматриваем факультативный межвидовой паразитизм.

В общем виде 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. Наблюдения в природе показывают, что такое реально происходит и, как следствие, сначала образуются гибридные пары, а затем может появиться гибридное потомство.

Эффекты переадресованного импринтинга у птиц (например, на человека) давно известны у искусственно разводимых животных в зоопарках и питомниках. В природе также наблюдали случаи, когда одни виды, выкормленные в гнездах других, воспринимали воспитателей как конспецифичных особей. Так, например, по наблюдениям В. М. Поливанова, береговые ласточки, выкормленные воронками, на следующий год возвращались в колонии этих птиц и пытались занять их гнезда (Исаков, 1956). В другом случае К. А. Вилкс слышал самца мухоловки-пеструшки, включившего в свою песню строфы из песни пеночки, в гнезде которой, как выяснилось по кольцу, он воспитывался (Исаков, 1956). Е. К. Вилкс установила, что более 80 % самцов мухоловки-пеструшки, выросших в гнездах других видов, имитировали песню вида-воспитателя (горихвостки, пеночки-трещотки, большой синицы). Перенимание чужих звуков происходило в сравнительно короткий период перед вылетом, причем это происходило даже при наличии вокруг голосов птиц своего вида, а сформировавшиеся голосовые реакции в дальнейшем больше не изменялись (Вилкс, 1965). На о. Эндербери наблюдали взрослого самца обыкновенной олуши (*Sula sula*), согревавшего птенцов малого фрегата (*Fregata minor*) и активно защищавшего гнездо фрегата. На следующий год в 35 м от прежнего гнезда вновь была обнаружена олуша, защищавшая птенцов фрегата (Woodward, 1976). На оз. Флатхед (шт. Монтана, США) молодая делавэрская чайка (*Larus delavarensis*) в течение четырех месяцев постоянно держалась с группой больших крохалей, следовала за ними и имитировала их способы ныряния и полета, не обращая внимания на других чаек (Bishop, 1978). У самок зебровой амадины (*Taeniopygia guttata*), которых выкармливали острохвостые амадины (*Lonchura striata*), отмечена позитивная реакция на самцов последних, отсутствующая у контрольных самок (Sonnemann, Sjolander, 1977). В другом эксперименте с амадиной из 64-х подопытных птиц более 95 % особей (благодаря импринтингу) образовали пару с партнером той же морфы, что и воспитавшие их птицы (Immelmann u. and., 1978). Наблюдениями и экспериментами в Германии в смешанной колонии крачек было показано, что речные крачки (*Sterna hirundo*), выращенные полярными (*S. paradisaea*), или наоборот, проявляли переадресованный импринтинг, пытаясь вступать в контакты с особями вида-воспитателя (Busse, Franck, 1988). Большие синицы, выкормленные лазоревками, оказались четко импринтингованы на вид-воспитатель (Slagsvold, Hansen, 2001).

Все это свидетельствует о сложности формирования поведенческих реакций птиц и подчеркивает важную роль в этом процессе периода раннего постэмбрионального онтогенеза. По мнению А. Н. Промптова (1956), поведение птиц (по своей физиологической природе) является сложной координацией врожденных рефлексов и индивидуально приобретенных условнорефлекторных реакций, возникающих у птенцов, когда они находятся еще в гнезде.

Способность птенцов опознавать родителей основана на визуальном, акустическом импринтинге и реакции собратьев по выводку. Для выводковых видов ведущим стимулом к реакции следования являются акустические сигналы самки. Так, в эксперименте инкубаторные утята кряквы двигались за чучелом шилохвости при трансляции звуков «сбора» кряквы, а не за чучелом кряквы, «издававшей» звуки шилохвости (Dyer, Gottlieb, 1990). В опытах с каролинской уткой (дуплогнездник) и кряквой также была показана ведущая роль звукового раздражителя для птенцов обоих видов независимо от места их гнездования, однако наиболее эффективным оказалось суммарное воздействие звукового и визуального стимулов (Gottlieb, 1968).

По наблюдениям Е. Фабрициуса, у выводковых видов реакция следования наблюдается в «восприимчивый (чувствительный) период» и длится до 10 дней от момента вылупления. Степень проявления реакции следования в первые часы жизни низкая, затем возрастает и снова убывает. Запечатление происходит только в «восприимчивый период», причем наиболее эффективно в определенный момент, который длится несколько часов (Fabricius, 1964). По данным С.Ю. Фокина, для птенцов кряквы чувствительный период реакции следования составляет трое суток после вылупления, с оптимальной выраженностью во второй половине первого дня жизни (Фокин, 1986). У горлицы (*Streptopelia risoria*) родители опознавали своих птенцов на 7—9-й день жизни (Klinghammer, Hess, 1964), а у фламинго (*Phoenicopterus ruber*) — с первого дня их жизни. Птенцы начинали узнавать родителей по голосу с 2-недельного возраста (Schröpel, Puschmann, 1988). Уверенная способность отличать своих птенцов от чужих отмечена у обыкновенного скворца за несколько дней до их вылета, начиная с возраста 20-ти дней (Elsacker, Pinxten, Verheyen, 1988). Способность родителей опознавать своих птенцов показана экспериментами с чегравой (*Sterna caspia*) (Shugart, 1990), а у деревенских ласточек взаимное опознавание родителей и птенцов выражено слабо (Medvin, Beecher, 1986).

При «половом импринтинге», результатом которого является последующее адресное проявление полового поведения к особям противоположного пола, также выделяют чувствительный период. Однако по срокам этот период не так жестко ограничен во времени, сильнее различается у отдельных видов и часто происходит несколько позднее. Так, у серого гуся чувствительный период начинается с 50-дневного возраста и заканчивается к 140-му дню жизни, а у кряквы начинается между 5 и 19 днями и длится несколько недель (Immelmann, 1972, цит. по Д. Дьюсбери, 1981). Наблюдениями Е. Гесса за 20 видами (породами) и Ф. Шутца за 10 видами курообразных и гусеобразных показаны различные способности этих видов к импринтингу. По срокам чувствительный период совпадал с временем родительской заботы у этих видов (Hess, 1959; Schutz, 1965, цит. по А. Понугаевой, 1973).

Перечисленные примеры свидетельствуют, что у многих видов птиц врожденные компоненты поведенческих реакций дополняются и изменяются приобретенными (на основе импринтинга). Соответственно, последующая ориентация и поиск полового партнера по достижении полово-

зрелости могут 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. По мнению Э. И. Гаврилова (1991), первопричиной гибридизации гусеобразных в природе следует считать межвидовые подкладки яиц. Значение последних, переадресованного импринтинга, а также насильственных межвидовых копуляций в гибридизации признают и другие исследователи (Grant, Grant, 1997; Randler, 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-ти 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 (коэффициент корреляции Спирмена $r = 0,52$ ($p < 0,001$)). Если же учесть все виды, у которых наблюдали межвидовые копуляции и брачное ухаживание самцов за самками других видов, то уровень корреляции становится еще существеннее.

Значение естественной гибридизации как эволюционного фактора еще не до конца оценено. В настоящее время накапливаются факты, позволяющие пересмотреть традиционную точку зрения о пониженной жизнеспособности и стерильности гибридов. Например, репродуктивный успех смешанных пар среднего, малого и кактусового земляных вьюрков (*Geospiza fortis*, *G. fuliginosa*, *G. scandens*) не отличался или даже превышал таковой у конспецифических пар. Гибриды были жизнеспособны и плодовиты, давая во всех комбинациях скрещиваний не меньшее число слетков, чем родительские виды (Grant, Grant, 1992). Более высокий успех размножения гибридных пар западной (*Larus occidentalis*) и серокрылой (*L. glaucescens*) чаек отмечен на западном побережье США (Good et al., 2000), а также у гибридов некоторых других видов (Pierotti, Annett, 1993; Ligon, 1999).

Таким образом, факультативный межвидовой гнездовой паразитизм, являясь одной из причин гибридизации птиц в природе, вносит свой вклад в эволюционный процесс.

Глава 8. ОБЩИЕ ВОПРОСЫ ЭВОЛЮЦИИ ГНЕЗДОВОГО ПАРАЗИТИЗМА ПТИЦ

8.1. БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ И ОСОБЕННОСТИ ВЗАИМОСВЯЗЕЙ ОБЛИГАТНЫХ ГНЕЗДОВЫХ ПАРАЗИТОВ С ВИДАМИ-ВОСПИТАТЕЛЯМИ.

8.1.1. Синхронизация периодов размножения.

Одним из важнейших факторов, определяющих успешную реализацию репродуктивного потенциала облигатных гнездовых паразитов, является соответствие их сроков размножения и гнездования таковым видов-хозяев. Для черноголовой утки, трупялов, ткачей, паразитирующих в гнездах близкородственных, но гнездящихся самостоятельно 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 (подробнее см. 3.3.1). Все основные виды-воспитатели имеют растянутый период размножения, что выгодно для кукушки, так как ее период откладки яиц продолжается в среднем 50 дней. Такая продолжительность появления гнезд хозяина со свежими кладками может быть обусловлена 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. Например в на одном из водоемов Моравии, где гнездятся несколько видов камышевок, основными видами-хозяевами обыкновенной кукушки являются два самых многочисленных и имеющих растянутые периоды размножения (Hudec, 1975). По данным этой работы мы построили гистограмму (рис. 60), на которой хорошо видна последовательность размножения камышевок и паразитирования в их гнездах различных самок кукушки. Раньше начинает размножаться дроздовидная камышевка, и самки кукушки, специализирующиеся на этом виде, также раньше начинают откладку яиц. Затем (с третьей декады мая) к размножению приступает тростниковая камышевка, и уже в первой десятидневке июня в ее гнездах появляются яйца кукушки.

То есть особенности начала и течения периода гнездования видов-хозяев обуславливают и характер размножения обыкновенной кукушки. Хорошим показателем степени синхронизации сроков откладки яиц может служить состояние кладки хозяина в момент подкладки яйца кукушкой. Как мы уже указывали (см. 3.2..1), для обыкновенной кукушки это практически всегда период до завершения кладки хозяином — 86 % случаев (Paulussen, 1957; Wyllie, 1975; Кныш, 1977, 2000; Нумеров, 1978а; Pikula, Beklova, 1981; Gärtner, 1982; Rose, 1982; Davies, Brooke, 1988;

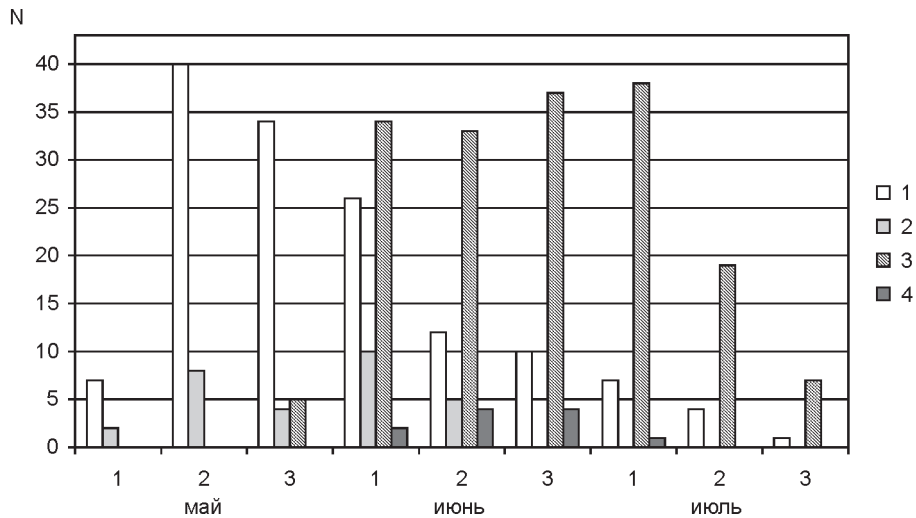


Рис. 60. Появление гнезд с яйцами дроздовидной (1) и тростниковой (3) камышевок и подкладка в них яиц самками кукушек (2, 4) по десятидневкам. По данным К. Hudec (1975). Dynamics of appearance of nests of Great Red Warbler (1), European Red Warbler (2) and egg laying by cuckoo (3, 4) (10-days cycle) (Data from K. Hudec, 1975)/

Øien et al., 1998; Moksnes et al., 2000, и другие). Сходное поведение наблюдается и у других видов кукушек. В ЮАР бронзовая кукушка (*Chrysococcyx caprius*) подложила 75 % яиц в неполную кладку ткачей (Ottow, Duve, 1965), в Новой Зеландии период размножения кукушки (*Chrysococcyx lucidus*) наиболее четко синхронизирован с временем гнездования основных воспитателей — геригон (*Gerygone igata*) (Gill, 1982, 1983).

Общими закономерностями размножения кукушек и их основных хозяев являются: растянутость периодов откладки яиц, характерное «запаздывание» начала откладки яиц кукушкой, одновременное окончание размножения и общая взаимосвязь процессов.

Адаптационные процессы, синхронизирующие откладку яиц, характерны для всех видов облигатных гнездовых паразитов. Об этом свидетельствуют факты наилучшего совпадения сроков размножения каждого вида-паразита с определенным (основным) видом-воспитателем и в конкретном месте ареала. Так, период размножения буроголового коровьего трупиала (*Molothrus ater*) совпадал по срокам с многими видами-хозяевами (40—50 %), но особенно четко это наблюдалось по отношению к основному виду-воспитателю — певчей зонотрихии (*Zonotrichia melodia*), степень синхронизации размножения с которой составляла 87 % (McGeen, 1971). Высокая степень синхронности размножения трупиала отмечена и с другими основными видами-воспитателями: крапивником (*Troglodytes aëdon*) (Kattan, 1997), коричнево-желтым болотным кассиком (*Pseudoleistes virescens*) (Mermoz, Reboreda, 1999). Одним из факторов более высокой (в 6 раз) степени паразитирования трупиалом гнезд лесного певуна (*Dendroica petechia*) по сравнению с эмпидонаксом (*Empidonax minimus*) был более короткий и поздний период размножения. Хотя по другим критериям

(отсутствие дискриминации яиц, соответствие корма для птенцов) эмпирически — хороший потенциальный хозяин (Briskie, Sealy, Hobson, 1990).

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 внутривидовом паразитизме у выводковых видов (см. 6.2.1.4.). Однако у облигатного гнездового паразита — черноголовой древесной утки (*Heteronetta atricapilla*) наблюдается четкая синхронизация размножения, и 95 % яиц попадают в ненасиженные кладки хозяев (Weller, 1968). На гистограмме, построенной нами по данным работы М. Веллера, хорошо видно, как последовательно и синхронно нарастает (снижается) количество гнезд с кладками видов-хозяев и происходит откладка яиц черноголовой уткой (рис. 61).

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) «настройка», 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. Несмотря на меньший (по продолжительности) период инкубации яиц гнездовых паразитов в сравнении с видами-воспитателями, успешное выживание птенцов возможно, если разница в сроках вылупления не превышает 2—3-х суток. Особенно это критично, если птенцы хозяина изначально крупнее птенцов вида гнездового паразита. В таких случаях существенно возрастала птен-

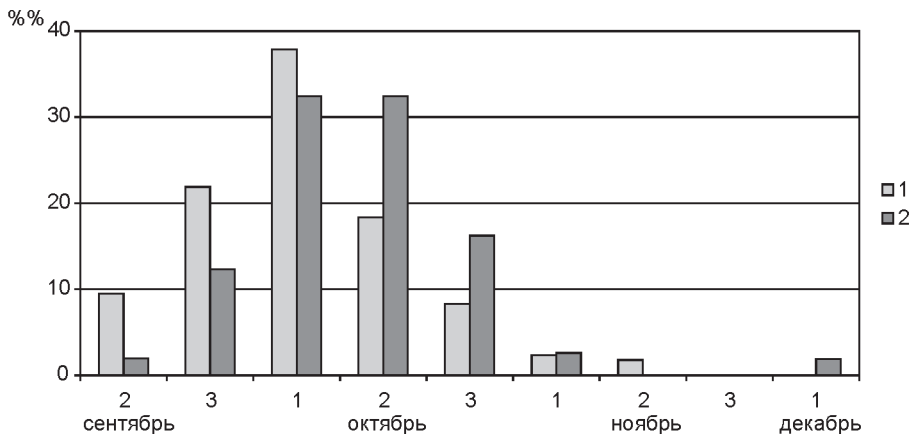


Рис. 61. Появление гнезд с кладками (1) четырех видов хозяев (*Netta peposaca*, *Fulica rufifrons*, *F. armillata* и *Plegadis falcinellus*) и подкладка в них яиц самками черноголовых уток (*Heteronetta atricapilla*) по десятидневкам. По данным М. Веллера (1968). Dynamics of appearance of nests with clutches (1) of *Netta peposaca*, *Fulica rufifrons*, *F. armillata* и *Plegadis falcinellus* and egg laying by Black headed ducks (10-days cycle). Data from M. Weller (1968).

цовая смертность у трупиала (Carter, 1986; Scott, Ankey, 1980; Wolf, 1987), сорочьей хохлатой и обыкновенной кукушек (Gaston, 1976; Wyllie, 1975; Нумеров, 1978a; Gärtner, 1982, и другие).

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. По наблюдениям в ЮАР, гнездовые паразиты (вдовушки и кукушки) и их хозяева придерживаются вне периода размножения различных территорий (Immelmann, 1969). Соответственно, они подвергаются воздействию различных факторов внешней среды и имеют иные стимуляторы развития гонад. Проведенное гистологическое обследование показало, что развитие гонад у видов облигатных гнездовых паразитов заканчивается раньше, чем у их хозяев. Они имеют «время для ожидания» с хорошо развитыми гонадами, пока начнет гнездиться их хозяин, и таким образом синхронизируют ранее различные влияния внешней среды. Такое «время ожидания» у некоторых видов достигает нескольких недель. Стимулом к окончательному созреванию гонад и началу размножения является появление гнезд хозяев (Immelmann, 1969).

Таким образом, 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.

8.1.2. Особенности репродуктивного поведения облигатных гнездовых паразитов, способствующие успешному паразитизму.

8.1.2.1. Поведение при поиске гнезд потенциальных хозяев и подкладке яиц.

В поведении поиска гнезд потенциальных хозяев и тактике подкладки яиц различными облигатными гнездовыми паразитами имеется много сходных черт. В соответствующих разделах мы подробно обсуждали такое поведение обыкновенной кукушки и буроголового трупиала (3.2.1., 4.3.1.). Здесь же наряду с анализом поведения этих видов мы рассматриваем подобное поведение у других облигатных гнездовых паразитов, а также обсуждаем общие вопросы адаптивности такого поведения.

Поиск гнезд. Как было показано ранее, кукушки используют различную тактику поиска гнезд видов-воспитателей. Они ориентируются, в первую очередь, на внешний вид, голос, гнездовое поведение потенциального хозяина и характерный биотоп. Это, в первую очередь, реакции на внешний вид, голос и гнездовое поведение потенциального хозяина. Самка обыкновенной кукушки целенаправленно наблюдает за поведением одного (основного) вида-воспитателя, используя деревья в качестве укрытия (Marbot, 1959; Gärtner, 1987). Распределение паразитированных гнезд хозяев (чем дальше от мест засидок на деревьях — тем меньше) хорошо иллюстрирует данную тактику (Erlinger, 1984; Alvarez, 1994b; Øien et al., 1996; Clarke et al., 2001; Stokke et al., 2002; Røskaft et al., 2002a). Самка бронзовой кукушки-дидрик неподвижно проводила до 45 минут, наблюдая за колонией вида-воспитателя — ткача (*Ploceus cucullatus*)

(Macdonald, 1980). 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). Имеются указания на возможную согласованность действий самца и самки обыкновенной кукушки при поиске гнезд (Hejl, 1955; Paulussen, 1957; Gensbøl, 1962; Kuroda, 1966; Furumaya, 1977; Мельников, 1991). Элементы совместных действий самки и самца при подкладке яйца наблюдали у коэля (*Eudynamis scolopacea*) (Crouther, Crouther, 1984), сорочьей хохлатой кукушки (*Clamator jacobinus*) (Payne, 1973), в условиях неволи у хохлатой кукушки (*Clamator glandarius*) (Frisch, 1973) и черноголовой древесной утки (*Heteronetta atricapilla*) (Rees, Hillgarth, 1984). Сопровождение самки самцом во время поиска гнезд и определенную согласованность их действий отметил Б. Страусбергер для коровьего буроголового трупиала (*Molothrus ater*) (Strausberger, 1998a). Тактика поиска гнезд последнего также варьирует в зависимости от характера местообитания. В открытых биотопах это скрытное поведение (наблюдение из укрытий) в зарослях травы и невысоких кустарников — медленное, также скрытное передвижение по земле и поиск гнезд либо активное «провокационное» поведение и выпугивание населяющих птиц (Norman, Robertson, 1975; Freeman, Gori, Rohwer, 1990; Clotfelter, 1998; Larison et al., 1998; Strausberger, 1998a, 2001, 2002). Каждая из самок блестящего коровьего трупиала (*Molothrus bonariensis*) следила за несколькими гнездами хозяев одновременно, периодически контролируя их, особенно часто в начале и в период окончания строительства гнезда (Kattan, 1997). Наблюдения и специальные эксперименты показали, что и единственный облигатный гнездовой паразит среди гусеобразных — черноголовая древесная утка (*Heteronetta atricapilla*) — также ориентируется на поведение потенциальных видов-хозяев и содержимое их гнезд, скрытно наблюдая за ними и дожидаясь их отсутствия у гнезда (Rees, Hillgarth, 1984). В немалой степени этому способствует криптическая окраска оперения облигатных гнездовых паразитов. Учитывая то, что другие близкородственные, но непаразитические виды часто окрашены значительно ярче, можно рассматривать такую незаметную окраску как приспособительную. В то же время эта незаметность может благоприятствовать только тактике скрытных наблюдений. Во всех других случаях, как показано множеством наблюдений и экспериментов, потенциальные хозяева научились хорошо опознавать кукушек или трупиалов в процессе многовекового соседства (Payne, 1967; Robertson, Norman, 1977; Folkers, 1982; Smith, Arcese, McLean, 1983; Brooke, Davies, 1987; Briskie, Sealy, 1989; Duckworth, 1991; Marcherti, 1992; Mark, Stutchbury, 1994; Gill, Neudorf, Sealy, 1997; Peer, Bollinger, 1997; Strausberger, Horning, 1998; Røskaft et al., 2002b). В случаях обнаружения гнездовых паразитов хозяева обычно проявляют выраженное беспокойство и агрессию, в ответ на которые у видов-паразитов также вырабатывается специфическое поведение. Так, обнаруженная видами-воспитателями обыкновенная кукушка во время наблюдений, как правило, продолжает невозмутимо сидеть на том же месте, медленно поворачивая голову в сторону беспокоящихся птиц и

изредка открывая рот. Такое поведение через некоторое время может успокаивать хозяев, они привыкают к виду неподвижно сидящей кукушки и возвращаются к своим делам (Мальчевский, 1987). Успокоительные движения, способствующие снижению агрессивности видов-воспитателей, наблюдали и у других видов кукушек (Payne, 1967), а также у буроголового трупиала. Для последнего описано даже особое положение головы и тела, названное «склоненная поза» или «умиротворяющая поза» (Robertson, Norman, 1976, 1977; Scott, Grumstrup-Scott, 1983).

Время суток. Подкладка яиц паразитическими видами в гнезда хозяев происходит обычно в определенное время суток, которое варьирует у различных видов. Трупиалы подкладывают яйца ранним утром, обычно за 9—44 минуты до восхода солнца (Post, Wiley, 1977; Neudorf, Sealy, 1994; Sealy, Neudorf, Hill, 1995; Peer, Sealy, 1999; Strausberger, Burhaus, 2001), тогда как их виды-хозяева — после восхода (Scott, 1991). Раннеутренняя откладка яиц характерна для сорочьей хохлатой кукушки (*Clamator jacobinus*) (Gaston, 1976), четырехкрылой кукушки (*Tapera naevia*) (Haverschmidt, 1961), а также черноголовой древесной утки (*Heteronetta atricapilla*) (Weller, 1968). Во всех случаях в это время хозяева отсутствуют возле гнезд. Для обыкновенной кукушки (*Cuculus canorus*) наиболее типичной является откладка яиц в послеполуденное время, опять же во время наиболее вероятного отсутствия хозяев (Chance, 1922; Wyllie, 1975; Furumaya, 1977; Нумеров, 1978а; Davies, Brooke, 1988; Кныш, 2000; Moksnes et al., 2000, и другие). То есть для различных видов облигатных гнездовых паразитов характерна единая поведенческая тактика. Она направлена на выбор оптимального времени суток для подкладки своего яйца — периода времени, когда специфический хозяин гнезда вероятнее всего отсутствует возле гнезда. Такая тактика представляется эффективной, так как влияет на вероятность приема яйца вида-паразита. Например, тростниковые камышевки чаще дискриминировали модели яиц кукушки, подложенные рано утром, нежели (как обычно кукушка) после полудня (Davies, Brooke, 1988) (подробнее см. раздел 8.4.1.2.2.).

Способы подкладки яиц. Анализ имеющихся наблюдений по этому вопросу 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 (*Cuculus canorus*) это наблюдения W. Lösch (1969) и R. Kareiva (1972), для малой кукушки (*Cuculus poliocephalus*) — В. А. Нечаева (1972, 1993). На возможность такого поведения у красногрудой кукушки (*Cuculus solitarius*) указывает Т. Oatley (1970). По нашему мнению, «подкладка с помощью клюва» требует дополнительных документальных подтверждений, и в настоящее время откладку яйца непосредственно в гнездо хозяина следует считать наиболее типичной для всех видов облигатных гнездовых паразитов.

Подкладка яйца «в обмен». Для многих видов облигатных гнездовых паразитов при подкладке яйца характерно поедание или выбрасывание одного (или нескольких) яиц хозяина. Мы условно называем такую тактику подкладки яйца «в обмен». Поведение при подкладке яйца обычно

венной кукушкой и буроголовым трупялом мы подробно обсуждали в соответствующих разделах. Кроме этих видов, такое поведение наблюдали у черной (*Cuculus clamosus*), бронзовой кукушки Клааса (*Chrysococcyx klaas*) (Irwin, 1988), бронзовой кукушки (*Chrysococcyx caprius*) (Ottow, Duve, 1965), исполинской кукушки (*Scythrops novaehollandiae*) (Higgins, 1999), всех других видов паразитических трупялов (Post, Wiley, 1977; Scott, 1977; Fraga, 1978, 1983; Folkers, 1982; Mermoz, Reboreda, 1996; Lichtenstein, 1998, и другие), пестролобого (*Indicator variegatus*) и малого (*Indicator minor*) медоуказчиков (Dowsett-Lemaire, 1983; цит. по L. L. Short, J. F. M. Horne, 1988), кукушкового ткача (*Anomalospiza imberbis*) (Friedmann, 1960).

Для объяснения поведения удаления яиц хозяина гнездовыми паразитами было предложено несколько гипотез. Гипотеза «обмана» предполагает, что подкладка «в обмен» облегчает прием паразитического яйца хозяином (Hamilton, Orions, 1965; цит. по H. Lerkelund et al., 1993; Нумеров, 1978a, 1993; Moksnes, Røskoft, 1987; Davies, Brooke, 1988). Гипотеза «предельного размера кладки» предполагает, что вероятность выживания яиц уменьшается, когда их число в кладке увеличивается выше некоторого предела (Wyllie, 1981; цит. по N. Davies, M. Brooke, 1988; Lerkelund et al., 1993; McMaster, Sealy, 1997). Одна из гипотез объясняет поедание яйца хозяина получением самкой гнездового паразита «дополнительного питания» (Löhr, 1979; Davies, Brooke, 1988; Scott et al., 1992). Гипотеза «заботы о собственном птенце» предполагает, что удаление яйца (яиц) хозяина способствует лучшему выживанию птенца гнездового паразита (Blankespoor et al., 1982; цит. по H. Lerkelund et al., 1993).

На наш взгляд, все эти гипотезы реалистичны и не являются взаимоисключающими. Однако, если первые имеют более общий характер, то две другие могут рассматриваться как частные случаи для некоторых видов гнездовых паразитов.

Кроме типичных случаев «подкладки в обмен», для ряда видов гнездовых паразитов отмечено поедание (выбрасывание) части яиц хозяев без подкладки своего яйца в этот момент. Однако через 1-3 дня яйцо кукушки все же появлялось в гнезде хозяина (Gärtner, 1981; Moksnes et al., 1993, 2000; Кныш, 2000; и другие). Поэтому мы считаем их случаями отсроченной откладки «в обмен».

Зарегистрированы также факты уничтожения всех яиц в гнезде хозяина кукушками, что рассматривается как разорение (хищничество) гнезд. Для других облигатных гнездовых паразитов — трупялов таких случаев в природе не наблюдали, но определенные косвенные доказательства такого поведения имеются (Fraga, 1983; Smith et al., 1992; Scott, Weatherhead, Ankey, 1992; Arcese, Smith, Hatch, 1996; Mermoz, Reboreda, 1996; Clotfelter, Yasukawa, 1999a). Кроме упоминавшегося нами объяснения такого поведения гнездовых паразитов получением дополнительного питания, высказаны и другие гипотезы. Одна из них предполагает синхронизацию гнездовыми паразитами периода размножения с хозяевами. Повторное гнездование хозяев создает дополнительные условия для гнездовых паразитов, и в результате доля паразитированных гнезд возрастает (Промптов, Лукина, 1940; Gehringer, 1979; Gärtner, 1981, 1987; Arcese, Smith, Hatch, 1996; Clotfelter, Yasukawa, 1999a). Другая гипотеза

рассматривает уничтожение кладок хозяев как механизм внутривидовой конкуренции у кукушек, препятствующий откладке яиц на участке другой самкой (Wyllie, 1975; Davies, Brooke, 1988).

Мы не склонны считать разорение гнезд хозяев осознанной поведенческой тактикой гнездовых паразитов. В то же время это безусловно особая форма поведения гнездовых паразитов. В процессе эволюции гнездового паразитизма изъятие яйца (или яиц) хозяина при подкладке «в обмен», поедание яйца и подкладка через день-два (отсроченная подкладка «в обмен»), поедание (выбрасывание) всех яиц кладки хозяина закрепилось отбором как имеющие положительный эффект. Он проявлялся в постоянном наличии гнезд вида-воспитателя с незавершенными кладками на территориальном участке самки гнездового паразита в результате повторного размножения хозяев, что способствовало наиболее полной реализации потенциала размножения гнездовых паразитов. Кроме того, увеличивалась вероятность приема подложенного яйца и успешность выживания птенцов гнездового паразита. Нельзя полностью исключать и эффект «дополнительного питания». Возможно, комплекс эволюционно положительных моментов изъятия (поедания) яиц видов-хозяев и отсутствие негативных последствий, с другой стороны повлияли на широкое распространение такого поведения у облигатных гнездовых паразитов.

Скорость подкладки яиц гнездовыми паразитами. Наблюдения за откладкой яиц облигатными гнездовыми паразитами в гнезда хозяев показывают, что этот процесс минимизирован по времени и составляет несколько секунд. Для обыкновенной кукушки зарегистрированное время откладки составляет от 2-х до 158, в среднем — $13,2 \pm 4,3$ 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, Neudorf, Hill, 1995; Moksnes et al., 2000). Хохлатые кукушки (*Clamator*) откладывали яйцо в среднем за 5,8 секунды (от 3-х до 10-ти) (Liversidge, 1971, Steyn, 1973; цит. по S. Sealy, D. Neudorf, D. Hill, 1995; Gaston, 1976). У бронзовых кукушек (*Chrysococcyx*) процесс откладки яйца в гнездо хозяина занимал от 3-х до 30-ти, в среднем — 6,9 секунды (Chisholm, 1973; Brooker et. al., 1988, цит. по S. Sealy, D. Neudorf, D. Hill, 1995; Macdonald, 1980; Jackson, 1992).

Облигатные гнездовые паразиты трупялов (*Molothrus*, *Scaphidura*) откладывают яйцо в 60 раз быстрее, чем это делают их хозяева. Им требуется для этого от 3-х до 120-ти, в среднем — 42,1 секунды (Earley, 1991; Sealy, Neudorf, Hill, 1995; Peer, Sealy, 1999). В сравнении с видами-хозяевами это время существенно меньше. У шести видов непаразитических трупялов очередное яйцо откладывается за 21,5—53,4 минуты, а у 13-ти других исследованных видов-хозяев — за 20,7—103,7 минуты (Sealy, Neudorf, Hill, 1995).

Отдельные наблюдения показывают, что время, требующееся на откладку яйца, минимизировано и у других видов облигатных гнездовых паразитов: у черноголовой древесной утки (*Heteronetta atricapilla*) — около восьми минут (Rees, Hillgarth, 1984) и у пестролобого медоуказчика (*Indicator variegatus*) — 3 секунды (Sealy, Neudorf, Hill, 1995).

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.

8.1.3. Территориальные и временные связи гнездовых паразитов и видов-воспитателей.

8.1.3.1. Распространение гнездовых паразитов и количество хозяев.

Тесная связь облигатных гнездовых паразитов с видами-хозяевами в период размножения во многом предопределяет и общий характер их распространения. Расширение ареала гнездового паразита происходило через освоение новых видов-хозяев. Особенно наглядно это демонстрируют материалы наблюдений за коровьими трупиялами. Почти все виды расширили свой ареал за последние 200 лет, и эта тенденция сохраняется в настоящее время. Наибольшее количество видов-хозяев установлено для блестящего (*Molothrus bonariensis*) и буроголового (*Molothrus ater*) коровьих трупиялов, и эти же два вида наиболее широко распространены. Площадь их ареалов в 3,5—8 раз превышает таковую у других видов трупиялов (рис. 62, 2).

Сходная закономерность проявляется и среди других видов облигатных гнездовых паразитов (кукушки, рис. 62, 1; медоуказчики, рис. 63). Самым большим по площади ареалом обладает обыкновенная кукушка, яйца или птенцы которой зарегистрированы в гнездах около трехсот различных видов воробьинообразных. Среди медоуказчиков наибольшее количество видов-хозяев отмечено у большого (*Indicator indicator*) и малого (*Indicator minor*) медоуказчиков, и они же имеют самое широкое распространение.

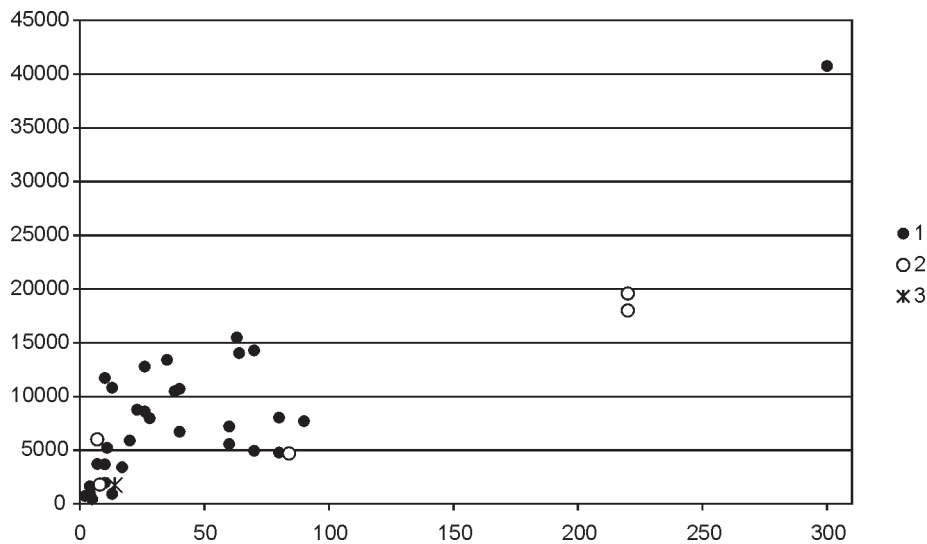


Рис. 62. Площадь ареала и количество зарегистрированных хозяев: 1 — 32-х видов кукушек (*Cuculidae*), 2 — 5-ти видов трупиялов (*Icteridae*) и 3 — черноголовой утки (*Heteronetta atricapilla*). Correlation between of natural habitat area and number of recorded hosts: 1 — 32 species of Cuckoos (*Cuculidae*), 2 — 5 species of Cowbirds (*Icteridae*) and 3 — Black headed duck (*Heteronetta atricapilla*).

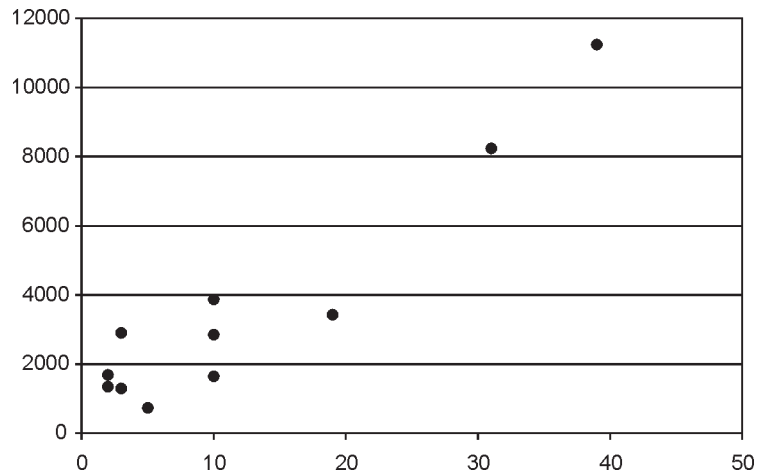


Рис. 63. Площадь ареала и количество зарегистрированных хозяев 11-ти видов медуказчиков (*Indicatoridae*). Correlation between of natural habitat area and number of recorded hosts 11 species Honeyguides (*Indicatoridae*).

То есть расширение ареала (расселение) у гнездовых паразитов и освоение новых видов-хозяев — динамические, взаимосвязанные процессы.

8.1.3.2. Роль случайных и локальных видов-воспитателей для облигатных гнездовых паразитов.

В разделе 3.7.3. мы подробно рассматривали соотношение случайных, локальных и основных видов-воспитателей обыкновенной кукушки на пространстве ее ареала. Сходная картина наблюдается и у других облигатных гнездовых паразитов, за исключением отдельных видов вдовушек (*Vidua*). Для последних характерна специализация по хозяину как отдельных самок, так и вида-паразита в целом. Такие узковидовые связи определяют мимикрию видом-паразитом яиц, птенцов и вокализаций хозяина, что ведет к морфологическим, поведенческим различиям и образованию новых подвидов и видов. Как следствие, систематика этой группы недостаточно проработана. В различных сводках объем рода варьирует от 10 до 20 видов (Nicolai, 1967; Howard, Moore, 1984; Payne et al., 1993; Payne, 1997; цит. по N. Davies, 2001).

Для всех других облигатных гнездовых паразитов характерно значительное преобладание общего количества зарегистрированных видов-хозяев и основных воспитателей (табл. 31). В таблице приведено среднее соотношение основных и других категорий видов-хозяев, вычисленное для древесной черноголовой утки, восьми родов и в целом семейства кукушковых (*Cuculidae*), семейств медуказчиковых (*Indicatoridae*), трупиаловых (*Icteridae*) и ткачиловых (*Ploceidae*). Поскольку у трупиаловых (*Icteridae*) специализация самок по хозяину не выражена, мы приводим соотношение видов-хозяев, регулярно и редко воспитывающих птенцов вида-паразита.

Совершенно очевидно, что для всех упомянутых гнездовых паразитов характерна подкладка яиц не только основным воспитателям, но и в гнезда значительного числа других симпатрических видов. В среднем количество таких видов превышает число основных хозяев в 4,3 раза. Эта об-

Таблица 31

Среднее соотношение общего числа видов, в гнездах которых регистрировали яйца или птенцов гнездовых паразитов, и количества основных воспитателей.

Relation between total number of host-species and main host-species

Семейство, род, вид Family, genus, species	Соотношение Relation
<i>Heteronetta atricapilla</i>	4,7
Сем. <i>Cuculidae</i>	4,3
<i>Clamator</i>	3,3
<i>Cuculus</i>	4,5
<i>Cacomantis</i>	5,5
<i>Chrysococcyx</i>	5,8
<i>Eudynamis, Scythrops, Tapera, Pachycoccyx</i>	3,8
Сем. <i>Indicatoridae</i>	3,7
Сем. <i>Icteridae</i>	3,7
Сем. <i>Ploceidae*</i>	4,6

* Среднее соотношение вычислено для кукушкового ткача (*Anomalospiza imberbis*) и пяти видов *Vidua*.

Эта закономерность проявляется, несмотря на существенно более низкую успешность воспитания птенцов гнездовых паразитов случайными видами (см. подробнее 3.6, 4.7.). Другим доказательством того, что самки паразитических видов, имея четкую специализацию по хозяину, все же подкладывают яйца другим видам, служат факты регулярного обнаружения яиц в гнездах птиц, не выкармливающих птенцов паразитов. Это, в частности, для обыкновенной кукушки — коноплянка (*Acanthis cannabina*), обыкновенная чечевица (*Carpodacus erythrinus*) и некоторые другие, а для буроголового коровьего трупиала — мексиканская чечевица (*Carpodacus mexicanus*). Фактов успешного выкармливания птенцов гнездовых паразитов этими видами не отмечено, значит, установление связей с видом-воспитателем через импринтинг происходить не может. Находки яиц кукушки в гнездах коноплянки и чечевицы (суммарно более 100), трупиала у мексиканской чечевицы (доля паразитированных гнезд составляет 24,4 %) не являются такими уж редкими и случайными. Данные примеры, по нашему мнению, иллюстрируют эволюционную тенденцию поведения гнездовых паразитов, направленную на постоянный поиск новых потенциальных воспитателей и стремление расширить видовой спектр хозяев. Особенно значимым это свойство оказывается на границах ареалов, когда установление связей гнездового паразита с новым хозяином способствует освоению новых территорий.

Рассмотрим возможные варианты развития событий при попадании яйца кукушки в гнездо нового (необычного) вида. Для того, чтобы такой случайный вид на какой-либо территории со временем стал локальным видом-воспитателем, необходимо выполнение ряда условий: 1. яйцо ку-

кушки принято и инкубируется новым хозяином (принято по причине случайного сходства или по причине «неразборчивости» вида), 2. новый вид-хозяин успешно выкормит кукушонка (гнездо не погибнет по каким-либо причинам, количество и качество пищи будет обеспечивать нормальный рост и развитие птенца), 3. кукушонок выживет и вернется в район рождения на следующий год, 4. птица окажется самкой, способной размножаться. И вот тогда комплекс сочетающихся факторов (запечатленный облик местообитания, внешний вид, голос и поведение вида-воспитателя, наличие гнезд с кладкой этого вида) обусловит овуляцию и откладку яиц в гнезда этого вида. А поскольку он случайный воспитатель в данном районе (из-за его популяционных особенностей — низкой численности, труднодоступных гнезд, короткого периода размножения и т.д.), локальная связь с ним, как правило, ограничивается периодом жизни этой самки кукушки или нескольких поколений самок, если все же какие-то видовые особенности хозяина будут относительно благоприятными. Постоянный дефицит подходящих гнезд этого вида-воспитателя может приводить к подкладке яиц такой самкой кукушки в гнезда других видов с кладками, размножающимися в данном районе. Возможно, этим можно объяснить своеобразное поведение таких «блуждающих» самок кукушек, откладывающих яйца различным видам. Например, по наблюдениям Ю. В. Котюкова в Окском заповеднике, одна из самок кукушки в течение одного сезона (1993 г.) отложила яйца в гнезда пеночки-веснички, зарянки, белобровика и белой трясогузки (Котюков, 2003). Подобные факты отмечали и ранее. В Англии одна из самок кукушки отложила первое яйцо овсянке, а второе — луговому коньку. Другая самка подложила семь яиц в гнезда завирушек, а затем три — коноплянке, зеленушке и камышевой овсянке (эти гнезда были очень близки одно от другого) (G. Scholey, 1923; цит. по А. Н. Промптову, 1941)*.

Откладку яиц в гнезда двух различных видов-воспитателей в течение одного сезона размножения наблюдали также у одной самки хохлатой кукушки (Martínez et al., 1998).

Возможен и другой сценарий развития событий, если эта самка кукушки возвращается не в район рождения, а переселяется на другую территорию (дисперсия молодых птиц достаточно характерное явление). На новой территории особенности размножения «импринтингованного» вида могут оказаться более благоприятными как вида-воспитателя. В таком случае успешное размножение кукушки определит новый уровень взаимоотношений с этим видом, он может стать локальным хозяином. Если нет — продолжение сценария «блуждающая самка». То есть основными причинами, приводящими к подкладке яиц самками кукушки нескольким видам-хозяевам, на наш взгляд, являются стремление расширить круг хозяев или сбой механизма импринтинга вида-воспитателя. В последнем случае такая самка кукушки, не имея установки на определенный вид, может подкладывать яйца в гнезда всех видов на своем участке, то есть становится опять же «блуждающей» самкой.

* Описанная ситуация может быть и нормальной — ведь наибольшее число яиц было отложено все же в гнезда одного вида (видимо, основного хозяина), а когда появился дефицит свежих кладок, — трем другим видам. А.Н.

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, характерна для большинства гнездовых паразитов. По нашему мнению, явление имеет определенный биологический смысл и может рассматриваться как общая стратегия размножения облигатных гнездовых паразитов. Именно она приводит к появлению наиболее совершенного поливидового паразитизма и гарантирует устойчивое состояние популяций облигатных гнездовых паразитов. Такая 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.

8.1.4. Адаптивные свойства и эволюция яиц облигатных гнездовых паразитов.

8.1.4.1. Размеры и форма яиц, продолжительность инкубационного периода, прочность скорлупы.

Размеры 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, трупьялы, медоуказчики, ткачи) видами-хозяевами являются близкородственные виды, и сходство размеров (а зачастую и окраски) определялось этим изначально. Сравнение объема и массы яиц этих групп гнездовых паразитов и яиц их видов-хозяев показывает в большинстве случаев сходство или некоторое превышение (10—30 %). Одним из немногих видов гнездовых паразитов, яйца которого, как правило, меньше, чем яйца хозяев является хохлатая кукушка (*Clamator glandarius*). Яйца ее видов-воспитателей (врановые) крупнее, чем у кукушки, на 10—50 %.

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 все же полного соответствия размеров и массы, как правило, не наблюдается. Видимо, несколько бо́льшая (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. Как известно, размеры (объем, масса) яйца прямо пропорциональны массе вылупившегося птенца, что, в свою очередь, может иметь значение

в его дальнейшем выживании. Поэтому немного бóльшее по размеру яйцо (кукушки) в кладке, возможно, может иметь и бóльшую привлекательность для птиц-хозяев. Для некоторых видов-воспитателей это доказано наблюдениями (Alvarez, De Reyna, Segura, 1976). Для птенца кукушки это еще и очевидные преимущества, способствующие более легкому извлечению от яиц и птенцов хозяина. Кроме того, уменьшенные размеры яиц и для самок кукушек представляются выгодными:

- таких яиц можно снести больше по количеству (при равных энергетических затратах);
- маленькое яйцо не усугубляет проблемы, связанные с его нахождением в яйцеводке, в процессе поиска кукушкой подходящих гнезд видов-воспитателей;
- возможно облегчает процесс откладки, минимизируя необходимое для этого время;
- маленькие яйца имеют меньший инкубационный период.

В связи с особенностями размера яиц кукушки Л. С. Степаняном (1962, 1967) высказано предположение, что относительно крупное яйцо кукушки, попадая в незавершенную кладку, вызывает аномальное раздражение рецепторов наседного пятна. Это раздражение ведет к затуханию функции яичника, и кладка прекращается, что, по мнению Л. С. Степаняна, биологически выгодно для птенца кукушки (имеется в виду снижение нагрузок при выбрасывании яиц и птенцов хозяина кукушонком).

Нам представляется, что сам эффект от присутствия яйца кукушки в кладке теоретически может тормозить откладку яиц вида-хозяина, но вот «биологическая выгода для птенца кукушки» сомнительна. Значительно бóльшую целесообразность для кукушонка можно усмотреть в изъятии самкой кукушки одного или нескольких яиц хозяина при подкладке своего. Но это, по нашему мнению, кукушка делает не для «облегчения жизни кукушонка» (см. раздел 3.2.1.). Наши эксперименты по выяснению продолжительности инстинкта выбрасывания (см. раздел 3.5.2.) показали, что для кукушонка выбросить несколько яиц или птенцов хозяина, как правило, не представляет проблем. Исключением могут быть случаи, связанные с особой конструкцией гнезд видов-воспитателей. За время нашего эксперимента (7 суток) кукушонок выбросил 30 раз яйца или птенцов хозяина (белой трясогузки). То есть «запас прочности» птенца кукушки в несколько раз перекрывает возможное число яиц (птенцов) вида-хозяина в гнезде, где вылупился кукушонок.

Форма яиц гнездовых паразитов. 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. Так, яйца черноголовой древесной утки сходны по размерам с яйцами пампасского нырка, но всегда отличаются по форме, что наиболее зрительно выражено. Яйца уток — укороченно-эллиптические, а яйца нырка — всегда вытянуто-эллиптические. Яйца хохлатой кукушки сходны по окраске с яйцами хозяев, но по форме несколько более укороченные и всегда этим отличаются от яиц вида-воспитателя. Для анализа формы яиц мы вычислили индексы удли-

ненности (V, по Ю.В. Костину, 1977) яиц 26-ти видов гнездовых паразитов и яиц их видов-хозяев. Результаты представлены на рис. 64.

Как видим, для яиц 15-ти видов гнездовых паразитов различных систематических групп индекс удлиненности имел меньшие значения чем у яиц хозяев (над условной линией). Для яиц семи пар видов значения индексов оказались приблизительно сходны (на линии или около нее). И только у 4-х (15,4 %) из анализируемых видов гнездовых паразитов (*Chrysococcyx basalis* и 3-х видов рода *Cuculus*: *C. saturatus*, *C. sparverioides* и *C. fugax*) индексы удлиненности яиц превышали таковые яиц хозяев (под условной линией). Хотя и в этих случаях различия были не столь существенные. 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). Кроме того, по мнению С. М. Климова (1997), эволюция формы яйца шла в сторону увеличения каплевидности и встречается в настоящее время у большинства видов воробьинообразных.

Толщина и прочность скорлупы гнездовых паразитов. На относительно большую массу скорлупы яиц обыкновенной кукушки исследователи обратили внимание давно, с момента начала их систематического коллектирования (конец XIX — начало XX веков). Последующими наблюдениями было показано, что и у других кукушек и видов гнездовых паразитов (трупиялы) также скорлупа яиц относительно тяжелее, чем у яиц видов-воспитателей. Такое свойство яиц видов гнездовых паразитов счи-

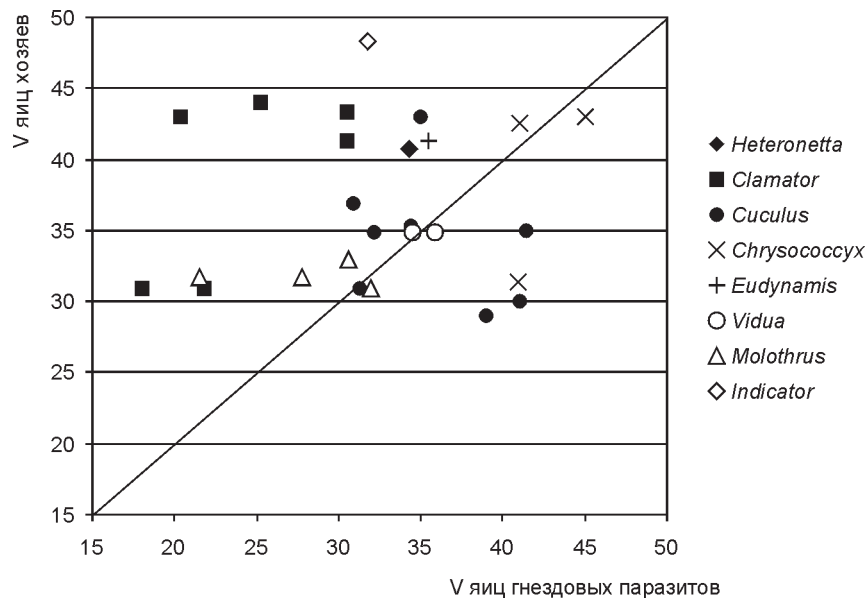


Рис. 64. Соотношение индексов формы (V) яиц различных видов гнездовых паразитов и яиц их видов-хозяев. Условная линия делит поле квадрата пополам. Correlation of egg shape indexes (V) in brood parasites and its host. Line divides a field of quadrate into halves.

тают адаптивным, препятствующим их расклевыванию видами-воспитателями (Chance, 1922; Makatsch, 1955; Picman, 1989; Picman, Pribil, 1997 и другие).

Специальными исследованиями массы, объема и прочности птичьих яиц показано, что толщина скорлупы и масса яйца имеют четко выраженную взаимосвязь. Это соотношение хорошо описывается степенным уравнением: $Y=56,65 m_e^{0,458}$, где Y — толщина скорлупы, а m_e — масса этого яйца. Прочность яйца также имеет сильную связь с его массой (степенной показатель равен 0,915, $r=0,945$) (Ar, Rahn, Paganelli, 1979). Изменения объема (32 видов воробьиных) объясняют 79 % вариабельности и также сильно коррелируют с толщиной скорлупы яиц ($r=0,889$, $p<0,001$) (Spraw, Rohwer, 1987). Учитывая эти взаимосвязи, а также то, что прочность яйца положительно коррелирует с толщиной скорлупы, авторы делают вывод о снижении безопасности яйца с увеличением его размеров. То есть крупные яйца в кладке более подвержены механическим повреждениям по сравнению с мелкими. Или — применительно к предмету нашего рассмотрения — кукушке выгодно иметь небольшие (соизмеримые по размеру с хозяйскими) яйца и с позиции их безопасности.

Как мы указывали ранее, дискриминация яйца кукушки хозяином (если таковая наблюдается) может происходить различными способами, но чаще всего яйцо выбрасывается (выкатывается) хозяином или птицы бросают паразитированную кладку. Направленное расклевывание в гнезде яиц кукушки встречается значительно реже. То есть при обычном способе дискриминации яйца кукушки толщина его скорлупы (прочность) значения не имеет. В то же время толщина скорлупы яиц кукушки больше, чем яиц, например, дроздовидной камышевки или жулана (наиболее сходные с кукушкой по размерам яйца). Однако, если различие в толщине, по нашим подсчетам, составляет 1,1—1,2 раза, то различие в массе скорлупы — 1,3—1,4 раза в пользу яиц кукушки. То есть прочность скорлупы яиц кукушки, видимо, достигается не столько большей толщиной, сколько плотностью слоев (особой структурой). Данный вопрос, безусловно, заслуживает самостоятельного специального изучения, хотя предварительно уже обсуждался (Picman, Pribil, 1997; Honza, 2001). Тем не менее, высокая прочность скорлупы яиц кукушки по сравнению с яйцами видов птиц-воспитателей объективно существует, что, безусловно, является адаптивным свойством. Однако оно не спасает яйцо кукушки от выбрасывания, выкатывания или других способов дискриминации хозяином. Возможно, на увеличении прочности скорлупы сказывался не столько отбор хозяевами, сколько особые (рискованные) манипуляции с яйцом при его подкладке в гнездо хозяина. Эту точку зрения высказал еще Д. Лэк, но в настоящее время она неоправданно редко упоминается исследователями (Lack, 1968; цит. по Н. Lerkelund et al., 1993).

Как мы указывали ранее (см. 8.1.4.2.), время, затрачиваемое обыкновенной кукушкой на подкладку яйца, настолько минимизировано, что составляет всего несколько секунд (обычно до 10 секунд). То есть яйцо буквально «выстреливается» в кладку хозяина. И поскольку оно все же, как правило, крупнее яиц хозяина, теоретически имеет больше шансов быть поврежденным, если бы не особая прочность. Последняя тем более

может быть понятна и объяснима, если будет документально доказана подкладка яйца клювом. Другие виды кукушек так же быстро подкладывают яйца. Так, самка бронзовой кукушки-дидрик (*Chrysococcyx caprius*) тратит на подкладку яйца 3—9, в среднем — $5,9 \pm 0,3$ секунды (Macdonald, 1980). А. Гастон приводит исключительно интересное наблюдение за откладкой яйца сорочьею хохлатой кукушкой (*Clamator jacobinus*) в гнездо тимелии (*Turdoides striatus*). Самка кукушки на 5 сек «зависла» над гнездом тимелии, слегка опираясь на тонкий прутик на высоте 15 см, после чего к 4 яйцам хозяина прибавилось одно яйцо кукушки (Gaston, 1976). То есть самка кукушки отложила яйцо за 5 секунд, не садясь на гнездо! Возможно, наличие поврежденных яиц хозяев гнезда, где присутствует яйцо кукушки, отчасти связано с подобным способом откладки.

Специальными исследованиями скорлупы яиц показано, что высокая прочность характерна и для других видов облигатных гнездовых паразитов (Ной, Ottow, 1964; цит. по С. Spaw, S. Rohwer, 1987; Gaston, 1976). Морфологический анализ скорлупы у яиц представителей семейства *Icteridae* — *Molothrus*, *Scaphidura* (гнездовые паразиты) — и самостоятельно гнездящихся видов показывает, что масса скорлупы и ее толщина возрастают с увеличением массы яйца как у паразитирующих, так и у непаразитирующих видов (внутри рода). Однако яйца паразитирующих видов имеют большую массу и более толстую скорлупу яиц. Так, при сходной массе яйца у паразитирующих видов рода *Molothrus* скорлупа оказалась на 31 % тяжелее и на 39 % толще, чем у непаразитирующих видов. Такие параметры скорлупы видов гнездовых паразитов позволяют увеличить их прочность почти вдвое (на 92 %) (Rahn, Curran-Everett, Booth, 1988). Результаты других исследований подтверждают, что яйца буроголового коровьего трупиала имеют скорлупу на 30 % толще, чем ожидалось для яиц такой величины (по уравнениям), и значительно более округлую форму, чем яйца непаразитических трупиалов (Spaw, Rohwer, 1987; Picman, 1989). Кроме того, в скорлупе отмечено и относительно более высокое содержание минеральных компонентов в сравнении с яйцами непаразитических трупиалов. Все это (включая округлую форму) обеспечивает яйцам коровьего трупиала бóльшую сопротивляемость расклеиванию (Picman, 1989). Единственным видом, прокалываемым клювом подложенные яйца буроголового коровьего трупиала (*Molothrus ater*) при их выбрасывании, является балтиморский цветной трупиал (*Icterus galbula*). В результате экспериментов по подкладыванию яиц коровьего трупиала (толстая скорлупа) и белолобой ласточки (*Petrochelidon pyrrhonota*) (тонкая скорлупа) в гнезда цветного трупиала выяснено, что выбрасывание яиц ласточки не причиняло вреда яйцам цветного трупиала. А после выбрасывания яиц коровьего трупиала (из 12 гнезд) 12 яиц цветного трупиала имели повреждение, как предполагают, в результате соскальзывания клюва и ударов о них более прочных яиц (Rohwer, Spaw, Røskaft, 1989).

Повышенная прочность яиц отмечена и у видов, гнездящихся самостоятельно, но имеющих особое поведение. Так, у домового крапивника (*Troglodytes aëdon*) отмечены случаи уничтожения конспецифических кладок и внутривидовой паразитизм (Finch, 1990; Picman, Belles-Isles,

1988; Dillingham, 1994). В связи с указанными явлениями Я. Пикманом и М. Хонзой проведены специальные исследования прочности яиц и наблюдения за поведением крапивника в период откладки и насиживания. В результате выяснено, что яйца домового крапивника в 1,9 раза более прочные, чем ожидалось для их размера. Наблюдаемый эффект достигнут за счет необычайно плотных оболочек скорлупы. Выработке такого приспособления, видимо, способствовала и низкая эффективность защиты гнезда самцами в период инкубации (Picman, Honza, 2002). У другого близкородственного вида — болотного короткоклювого крапивника (*Cistothorus palustris*) яйца имеют также толстую скорлупу и более округлую форму, что обуславливает их большую прочность и препятствие к внутривидовому расклеиванию (Picman, Pribil, Picman, 1996).

Таким образом, повышенная прочность яиц у видов облигатных гнездовых паразитов имеет очевидные адаптивные защитные свойства. Прочность достигается, с одной стороны, утолщением скорлупы яиц, с другой — повышением ее плотности. Кроме того, более округлая форма яиц у большинства видов гнездовых паразитов также способствует их меньшей уязвимости. Общепризнанной точкой зрения, объясняющей такие свойства яиц гнездовых паразитов, является препятствие расклеивания яиц хозяевами (Chance, 1922; Makatsch, 1955; Spaw, Rohwer, 1987; Picman, 1989; Picman, Pribil, 1997, и другие). Нам все же кажется, что не эта опасность для яиц гнездовых паразитов является главной. Из сотен различных видов-хозяев, может быть, найдется не более 1—2 % видов (с очень маленькими клювами), теоретически неспособных расклевать подложенное яйцо. Кстати, такое дискриминационное поведение не характерно для большинства видов-хозяев (см. 8.1.4.2.). Возможно, эти виды могли бы повредить яйцо гнездового паразита, если бы имели навыки клевания. Может быть, для таких видов вообще не свойственно клевать что-либо, у них есть другие способы добывания пищи (например, нектарницы). С другой стороны, даже птенец, обладающий еще меньшим (и слабым) клювом по сравнению с взрослой особью, прокалывает яйцо при вылуплении.

Нам представляется, что эволюционные причины изменений толщины и плотности скорлупы яиц гнездовых паразитов (а также формы яиц), в первую очередь, связаны с повышением безопасности при манипуляциях, которым бывает подвержено яйцо в момент быстрой подкладки в гнездо хозяина. Причем в данном гнезде уже может находиться ранее подложенное яйцо гнездового паразита, и тогда преимущества в прочности нивелируются (Brooker, Brooker, 1991; цит. по Н. Lerkelund et al., 1993). Высказано также предположение, что прочность скорлупы гнездовых паразитов связана с защитой от случайных повреждений в процессе инкубации (Blankespoor et al., 1982). Так или иначе, все эти предположения больше дополняют, чем противоречат друг другу. Главным остается факт адаптивной прочности скорлупы яиц облигатных гнездовых паразитов, связанный с их особой стратегией размножения.

8.1.4.2. Дискриминационное поведение хозяев и факторы, обуславливающие прием или выбраковку яиц гнездовых паразитов видами-воспитателями.

8.1.4.2.1. Способы избавления от яиц гнездовых паразитов различными видами.

Способы дискриминации яиц обыкновенной кукушки хозяевами. Среди возможных способов избегания паразитизма кукушки, когда ее яйцо уже подложено в гнездо, у видов-воспитателей отмечено два основных варианта дискриминационного поведения.

Первый (общий и, вероятно, более древний) — для избегания и паразитизма и хищничества. В таких случаях птицы оставляют кладку и возобновляют размножение в другом месте (гнезде). В случае хищничества, когда мелкий хищник, обнаружив гнездо, удаляет из кладки яйца постепенно, эта тактика может быть оправдана, хотя и требует от птиц дополнительных затрат энергии на строительство нового гнезда и откладку яиц. В случае с кукушкой шансы, вероятно, меньше, так как поведение строящих гнездо птиц и появление в нем яиц стимулируют кукушку к откладке нового яйца. Последняя ситуация наглядно была продемонстрирована в экспериментах Э. Чанса (Chance, 1922) и наблюдалась впоследствии многими другими исследователями. Несмотря на это, определенные шансы избежать подкладки яйца кукушкой, устраивая новое гнездо, все же есть.

Оставление кладок основными (открытогнездящимися) видами-воспитателями обыкновенной кукушки наблюдали в среднем в $18,18 \pm 1,63$ % случаев ($n=561$), у случайных видов (на этой же территории) доля брошенных кладок по причине появления яйца кукушки может достигать 100 %. Тростниковые, болотные и дроздовидные камышевки бросали до 33,3 % кладок после появления в них яйца кукушки. В среднем, по объединенным данным ($n=474$) для камышевок, доля брошенных кладок после появления яйца кукушки составляла $18,8 \pm 1,79$ %. В ряде случаев камышевки делали это сразу или на следующий день, в других — бросали гнездо по прошествии 2—3-х дней (Gärtner, 1982; Moksnes, Røskaft, 1988; Davies, Brooke, 1988). Для других открытогнездящихся основных видов-воспитателей (жулан, славки, коньки, овсянки) этот показатель составил $14,94 \pm 3,82$ % ($n=87$). В Венгрии жуланы бросали гнезда с подложенным яйцом в период откладки своих яиц, а в период насиживания, в основном, выбрасывали яйцо (Moskát, Fuisz, 1999). Особым открытогнездящимся видом, практически всегда принимающим яйца кукушек различной окраски, является лесная завирушка (*Prunella modularis*). Из 144 кладок с яйцом кукушки была брошена лишь одна (0,7 %) (Glue, Morgan, 1972). Для закрыто- и полузакрытогнездящихся видов (трясогузки, горихвостки, зарянки, варакушки) доля брошенных кладок достоверно ниже — $8,27 \pm 1,42$ %. Вышеприведенные расчеты выполнены нами по опубликованным данным (Capek, 1896, цит. по K. Gärtner, 1982; Мальчевский, 1954, 1987; Paulussen, 1957; Warnke, Wittenberg, 1958; Blaise, 1965; Шкатулова, 1970; Hudec, 1975; Wyllie, 1975, 1981; Кныш, 1977, 1999, 2000; Нумеров, 1978а; Gehringer, 1979; Gärtner, 1982; Левин, Губин, 1982; Schulze-Hagen, 1983; Erlinger, 1984; Доржиев, Хабаева, 1984;

Davies, Brooke, 1988; Moksnes, Røskoft, 1988; Прокофьева, 1991; Шаповал, 1992; Moksnes et al., 1993; Øien et al., 1998; Stokke et al., 1999, и другим).

Другим, видимо, более прогрессивным вариантом антипаразитического поведения видов-хозяев является дискриминация яйца кукушки, для чего необходимо четко отличать его от собственных яиц*. Дискриминация может осуществляться несколькими способами: расклеивание яйца кукушки, выбрасывание (расклеивание и выбрасывание), выкатывание яйца за пределы гнезда (у наземных видов), «замуровывание» яйца кукушки в дно гнезда. Рассмотрим встречаемость и частоту использования такого поведения у различных видов птиц.

Расклеивание яйца кукушки в гнезде, так же, как и оставление гнезд, вероятно, является менее прогрессивным способом, чем его выбрасывание. Вытекающее содержимое яйца пачкает и склеивает другие яйца и в большинстве случаев ведет к последующему оставлению кладки хозяином. Такой способ дискриминации яйца кукушки отмечен у зяблика и черноголовой славки (Moksnes et al., 1994 цит. по G. Stokke et al, 2002), болотной (Gärtner, 1982; Кныш, 2001), дроздовидной (Honza et al., 2001) и тростниковой (Davies, Brooke, 1989; Stokke et al., 1999) камышевок и встречается в среднем только в 4-5% случаев.

Расклеивание яйца кукушки и последующее его выбрасывание мы склонны относить к частному случаю поведения выбрасывания, так как птица не расклеивает яйцо полностью и затем выносит остатки по частям, а прокалывает яйцо клювом и выбрасывает целиком из гнезда, что, видимо, ей удобнее. У отдельных видов выбрасывание яиц кукушки сильно различается по частоте. Так, у основных видов-воспитателей оно происходит достаточно редко. Например, в Англии из 385 гнезд тростниковой камышевки с яйцами кукушки из кладок исчезло 6 (1,6 %) яиц, из 283-х гнезд лесной завирушки — 4 (1,4 %) яйца и из 52-х кладок лугового конька — 1 (1,9 %) яйцо кукушки (Brooke, Davis, 1987). Однако в данной ситуации следует иметь в виду, что эти цифры получены авторами при использовании картотеки Британского орнитологического треста, основанной на карточках случайных наблюдателей. Поэтому, что отмечают и сами авторы, данные о частоте выброса яиц кукушки хозяевами занижены, так как выброс яйца может происходить через несколько дней и для его фиксации необходимы постоянные наблюдения за гнездом с момента начала кладки и до вылупления птенцов.

В Юж. Моравии из 144 гнезд, содержащих яйца кукушки, тростниковые камышевки выбросили 11 (7,6%) (Øien et al., 1998). По наблюдениям К. Гертнера, в Германии болотные камышевки в 79 % случаев (n=38) расклевали и выбросили яйца кукушки из гнезд. По данным Н. П. Кныша (2000), в Украине камышевки поступали так же в 28,6 % случаев (n=49), а жуланы выбрасывали яйца кукушки в 52,9 % случаев (n=17). Причем наблюдения за гнездами болотных камышевок показали, что яйца кукушки выбрасывались хозяевами чаще всего не сразу после их появления в гнезде, а спустя 1—10 дней (Gärtner, 1982; Кныш, 2000, 2001). По

* Возможно, часть случаев оставления кладок с яйцом кукушки связана с физической невозможностью некоторых мелких видов удалить яйцо из гнезда. Подробнее см. 8.3.2.2.

объединенным данным этих двух работ, через один и два дня камышевки выбросили по 8 яиц (по 18,2 % от всех случаев), через три и четыре дня — 10 и 8 яиц, 22,7 и 18,2 %, соответственно. В среднем, если болотные камышевки выбрасывали яйца кукушки, то делали это через 3,66 дня (n=44).

Отсроченное (до завершения кладки) выбрасывание яйца кукушки, вероятно, может быть адаптивным и направлено на снижение вероятного уровня ошибок хозяевами (выбрасывание собственных яиц). В полной кладке легче опознать одно выделяющееся яйцо, чем сделать этот выбор из двух.

Тем не менее, жуланы вместе с яйцом кукушки выбросили из гнезда свое яйцо (а позже исчезло еще 1 яйцо), болотные камышевки в двух случаях также расклевали и выбросили по одному своему яйцу (Кныш, 2000). Выбрасывание собственных яиц вместе или вместо яйца кукушки отмечено у вьюрка (Moksnes, Røskoft, Braa, 1991) и у тростниковых камышевок. У последних из 13-ти случаев в 9-ти было выброшено только яйцо кукушки, в 2-х — вместе с кукушиным одно и два своих и в одном только свое яйцо. Сходную картину с выбрасыванием наблюдали и в случаях подкладки в гнезда камышевок яиц-моделей кукушки. Причем не только в случаях отличной окраски яйца-модели кукушки, но и с идентичным яйцом-моделью (Davies, Brooke, 1988). Видимо, в таких случаях реакция птиц в значительной мере индивидуальна и связана с уровнем стресса, который, в свою очередь, зависит от визуального контакта хозяина с самкой кукушки.

После выбрасывания яйца кукушки в 56,7 % случаев болотные камышевки продолжали насиживание своей кладки, в 43,3 % — бросили гнездо по причине загрязнения и склеивания яиц в кладке остатками содержимого яйца кукушки, разбитого при выбрасывании (Gärtner, 1982). Специальными наблюдениями за гнездами тугайного соловья и расчетами показано, что выбрасывать подложенные яйца могут и самки и самцы хозяина (Palomino et al., 1998; Soler et al., 2000).

Как частный случай дискриминации (выбрасывания) яйца кукушки отмечено выкатывание яйца. По наблюдениям А. С. Левина и Б. М. Губина (1982), из 21 яйца кукушки, отложенного в гнезда варакушек, хозяева выкатили 10 (47,6 %).

Еще одной разновидностью избавления видов-хозяев от яйца кукушки является его замуровывание в подстилку дна гнезда. Такие случаи наблюдаются чаще всего, когда яйцо кукушки попадает в гнездо хозяина до начала его кладки. Подобный случай отмечен в гнезде коноплянки (*Acanthis cannabina*) (Charteris, 1927—1928; цит. по К. Gärtner, 1982). А. Н. Промптовым (1941) отмечен случай замуровывания яйца кукушки в подстилку гнезда обыкновенной горихвосткой. Причем, как указывает автор, яйцо имело прекрасную мимикрию — было голубое, лишь со слабыми коричневатыми крапинками на тупом конце. И, тем не менее, горихвостка его отличила от своих шести голубых яиц и зарыла глубоко в подстилку*. Два (11,4 %) из 176 яиц кукушки были замурованы тростниковой камышевкой (Wyllie, 1975). У болотной камышевки отмечено три

* Поскольку гнездо было обнаружено с полной кладкой (неизвестен момент подкладки), существует вероятность того, что яйцо кукушки было подложено в пустое гнездо и горихвостка замуровала его в подстилку. А.Н.

случая замуравывания яиц кукушки (Drescher, 1926, и Hellebrekers, 1968; цит. по К. Gärtner, 1982; Wolf; цит. по W. Makatsch, 1955). По другим данным, болотная камышевка не использует замуравывание как способ дискриминации яиц кукушки (Erlinger, 1984; Кныш, 2000).

В то же время в большинстве случаев обнаружения гнезд камышевок с «двойным дном» яйца кукушки не обнаружены. Так, по наблюдениям Ф. Мёберта (Moebert, 1952; цит. по К. Gärtner, 1982), среди 124-х гнезд тростниковой камышевки семь гнезд (5,6 %) имели двойное дно, но не содержали яиц кукушки. Среди 1000 осмотренных гнезд болотной камышевки К. Гертнером под Гамбургом в 1970—1981 гг. лишь одно имело «двойное дно», но не содержало яйца кукушки (Gärtner, 1982).

Следует также отметить, что в некоторых случаях короткий, благоприятный для размножения период ограничивает вероятность появления повторной кладки и, возможно, влияет на дискриминационное поведение птиц. Например, такая ситуация характерна для луговых коньков, гнездящихся в Норвегии (Moksnes, Røskoft, Korsnes, 1993).

Таким образом, оставление гнезд видами-воспитателями как способ избегания паразитизма кукушки реализуется в среднем в 22,4 % случаев, а элиминация яйца кукушки — в 77,6 %, что, вероятно, является более прогрессивной и перспективной тактикой. Основным способом дискриминации яйца кукушки является его выбрасывание (выбрасывание+расклевание) или выкатывание. Расклевание в гнезде и «замуравывание» яиц кукушки встречаются значительно реже. Способ, который используют потенциальные воспитатели для избегания паразитизма кукушки, может определяться видовыми, популяционными и индивидуальными особенностями.

Способы дискриминации яиц паразитических видов трупиалов хозяевами. В целом каких-либо существенных отличий в способах дискриминации яиц трупиалов хозяевами (по сравнению с хозяевами кукушек) нет.

Одной из обычных поведенческих защитных реакций хозяев на паразитизм трупиалов является оставление кладок с паразитическими яйцами. Доля таких случаев составляет от 2—4 % у кардинала (*Cardinalis cardinalis*) (Scott, Lemon, 1996; Eckerle, Breitwisch, 1997), 9,1 % у *Sayornis phoebe* (Klaas, 1975) до 20—50 % в гнездах *Quiscalus quiscula*, *Dendroica petechia*, *Tiaris bicolor*, *Lonchura punctulata*, *Mimus polyglottos*, *Spizella passerina*, *Spizella pusilla*, *Agelaius phoeniceus* (Perez-Rivera, 1986; Graham, 1988; Scott, Lemon, 1996; Clotfelter, Yasukawa, 1999a; Ortega, Ortega, 2001; Strausberger, 2001). У таких видов, как виреон Белла (*Vireo bellii*) и кедровый свиристель (*Bombycilla cedrorum*), доля брошенных гнезд с яйцом трупиала может составлять более половины случаев дискриминации (Rothstein, 1976b; Budnik et al., 2001). Сравнительный анализ такого поведения у 35 потенциальных хозяев трупиала выявил большую склонность оставления паразитированных гнезд видами открытых территорий и меньшую у типично лесных видов (Hosoi, Rothstein, 2000).

Для ряда видов характерно «закапывание» яиц трупиалов в подстилку, точнее надстраивание основания гнезда сверху яйца. У золотистого лесного певуна (*Dendroica petechia*) из форм поведения дискриминации это была наиболее типичная реакция (35,1—48 % случаев). Однако реак-

ция зависела от стадии гнездования и от особенностей расположения гнезда (Clark, Robertson, 1981; Scott, Lemon, 1996). Такое дискриминационное поведение характерно также для *Cardinalis cardinalis* и *Quiscalus quiscula*, но встречается реже (1,8—6,2 %) (Scott, Lemon, 1996; Eckerle, Breitwisch, 1997; Peer, Bollinger, 1997).

Выбрасывание яиц паразитических трупиалов как более прогрессивный способ дискриминации отмечен у *Bombycilla cedrorum*, *Icterus galbula*, *Calamospiza melanocorys*, *Quiscalus quiscula*, *Tyrannus dominicensis* (Rothstein, 1975, 1976b, 1977; Hill, 1976; Sealy, Neudorf, 1995; Peer, Bollinger, 1997; Baltz, Burhans, 1998), причем в каждом пятом случае при выбрасывании хозяин прокалывал яйцо клювом. У цветного трупиала *Icterus galbula* в 85 % случаев подложенное яйцо выбрасывали самки, но в 15 % — также и самцы (Sealy, Neudorf, 1995).

То есть хозяева трупиалов, как и хозяева кукушек, проявляют те же формы дискриминационного поведения по отношению к паразитическим яйцам. Они могут бросать гнезда с кладками (и яйцом трупиала), расклевывать подложенные яйца в гнезде, выбрасывать (и расклевывать) или замуровывать яйца трупиалов в подстилку. Конкретный способ, который используют потенциальные хозяева, определяется видовыми и популяционными особенностями. Маленькие по размерам (и имеющие маленькие клювы) виды-хозяева чаще бросают гнезда с яйцами трупиала или кукушки, более крупные виды с более сильными клювами могут выбрасывать и расклевывать подложенные яйца. Процентное соотношение случаев оставления гнезд (хозяевами трупиалов и кукушек) и других форм поведения оказалось очень сходным: 24,6 % — у хозяев трупиалов (у хозяев кукушки — 22,4 %) и 75,4 % (у хозяев кукушки — 77,6 %), соответственно.

Таким образом, сходство поведения дискриминации большинства видов-хозяев независимо от вида гнездового паразита свидетельствует о древнем происхождении такого поведения и связано оно, видимо, не с облигатным межвидовым гнездовым паразитизмом, а с внутривидовым.

В настоящем разделе мы намеренно не обсуждали результаты многочисленных экспериментальных работ с яйцами-моделями кукушки или трупиала. Подробно эти сведения изложены в разделах 8.1.4.2.2. и 8.1.4.2.3.

8.1.4.2.2. Факторы, влияющие на прием или выбраковку яйца кукушки хозяевами.

Для того, чтобы более ясно представить эволюцию окраски и размеров яиц кукушки, рассмотрим дискриминационное поведение хозяев и факторы, обуславливающие прием или выбраковку яиц видами-воспитателями. Дискриминационное поведение хозяев — один из эволюционных ответов на гнездовой паразитизм и одновременно один из основных селективных механизмов эволюции мимикрии яиц.

Как было показано нами ранее, степень выбраковки яиц кукушки видами-хозяевами существенно выше, чем птенцов. Последние гибнут в гнездах видов-воспитателей в основном по причинам, не связанным с дискриминацией хозяевами. Эволюционное развитие антипаразитного поведения видов-воспитателей шло по пути дискриминации яиц кукуш-

ки. Различных факторов, влияющих на прием или выбраковку яйца кукушки и причин, обуславливающих такое поведение видов-воспитателей, множество. Рассмотрим некоторые наиболее изученные и, возможно, наиболее существенные факторы (окраска и размер яиц кукушки, особенности поведения различных хозяев и др.). Большинство этих сведений были получены в результате проведения специальных экспериментов (Дятлов, 1953; Дерим-Оглу, 1964, 1966а,б,г, 1988, 1991; Крапивный, Харченко, 1973; Rothstein, 1975а,б,с, 1978, 1982а,б; Haartman, 1976; Gärtner, 1982; Järvinen, 1984; Moksnes, Røskaft, 1988; Davies, Brooke, 1988, 1989а,б; Higuchi, 1989; Brown et al., 1990; Guilford, Read, 1990; Røskaft, Moksnes, Korsnes, 1991; Nakamura et al., 1991; Moksnes, 1992; Schulze-Hagen, 1992; Lotem, Nakamura, Zahavi, 1991, 1992, 1995; Braa, Moksnes, Røskaft, 1992; Marcherti, 1992; 2000; Lerkelund et al., 1993; Øien et al., 1995; Moksnes, Røskaft, 1995; Schulze-Hagen, Leisler, Winkler, 1996; Perrin de Brichambut, 1993; Gadagkar, Kolatkar, 1996; Pomiankowski, Pagel, Iwasa, 1997; Øien et al., 1998; Moskát C., Fuisz, 1999; Moksnes et al., 2000; Stokke et al., 2002)*.

Сходство окраски яиц кукушки и видов-воспитателей (эффект мимикрии). В большинстве экспериментов основное внимание уделялось отношению различных видов хозяев к окраске подкладываемых яиц. При анализе результатов этих опытов следует иметь в виду, что для открытогнездящихся видов-воспитателей окраска яйца кукушки (точнее - уровень сходства окраски с яйцами хозяина) является одним из важнейших факторов, обуславливающих его прием или выбраковку. Для закрытогнездящихся видов наряду со зрительными важную роль играют тактильные ощущения. Общие вопросы, связанные с особенностями зрительного восприятия цвета птицами, обсуждаются также в разделе 8.1.4.3.

В Англии особая требовательность к мимикрии яиц кукушки отмечена у лугового конька, тростниковой камышевки и белой трясогузки. Зарянка и лесная завирушка были безразличны к окраске моделей яиц. Завирушка также принимала белые и черные модели и целые кладки яиц, непохожих на ее собственные (Brooke, Davis, 1988). Реакция короткокрылой камышевки (*Cettia diphone*) на резко отличающиеся искусственные яйца малой кукушки обычно выражалась в дискриминации яиц. Однако, как показали эксперименты в Центр. Японии в 1982—1985 гг., камышевки (окраска своих яиц — шоколадная) в 100 % случаев удаляли яйца (или бросали кладку), когда подкладывали белые или серые яйца. В то же время, красные и частично оранжевые, розовые и серые с оранжевыми пятнами яйца камышевки принимали (Higuchi, 1989). Экспери-

* Среди всех упомянутых исследований выделяются два, выполненные приблизительно в одно и то же время А. Мокнесом, Э. Роскафтом с коллегами и Н. Давиесом, М. Бруксом. Поскольку результаты этих работ цитируются и обсуждаются нами особенно часто, кратко опишем основные методические приемы, использованные исследователями. В целом они сходны, хотя и имеют некоторые отличия, например, в материале для изготовления экспериментальных яиц кукушки (гипс, каучук, пластик). Тем не менее, в обоих сериях экспериментов искусственные яйца кукушки, а также натуральные яйца кукушки. конспецифичного вида или других видов, подкладывали в незавершенные кладки испытуемых видов после полудня в обмен на яйцо хозяина, демонстрируя чучело и проигрывая магнитофонную запись голоса кукушки у гнезда.

менты с кладками жулана в Венгрии показали, что хозяева выбрасывали подложенные исследователями яйца (71,2 % случаев), бросали гнездо (19,2 %) или принимали яйцо (9,6 %). Подражательные по окраске яйца жуланы принимали чаще, чем иначе окрашенные (синие) яйца, что свидетельствует о способности этого вида распознавать подложенные яйца (Moskát, Fuisz, 1999). В другой серии опытов искусственные яйца несходной окраски были выброшены потенциальными хозяевами в 47 %, а мимикрирующие только в 18 % случаев (Perrin de Brichambut, 1993).

Высокие уровни дискриминации неподражательных яиц (до 90 %), а иногда и сходных по окраске, отмечены в Норвегии у тростниковой овсянки (*Emberiza schoeniclus*), черноголовой славки (*Sylvia atricapilla*) и пеночки-веснички (*Phylloscopus trochilus*) (Moksnes, Røskaft, 1992). Оценивая уровень мимикрии яиц кукушки в гнездах камышевок по индексу подобия от 1 до 5 (1 — точная копия, 5 — нет сходства), было показано, что с уровнем сходства связан и уровень дискриминации яиц. У камышевки-барсучка индекс подобия (уровень мимикрии) был равен $4,3 \pm 1,0$, а уровень дискриминации яиц — 75 %, у тростниковой камышевки — $3,1 \pm 0,9$ и 40 %, у дроздовидной — $2,6 \pm 0,8$ и 22 %, у болотной камышевки — $2,5 \pm 0,7$, а уровень дискриминации яиц — 71 % (Edvardsen et al., 2001).

В определенных ситуациях, вероятно, значение имеет не только окраска яйца сама по себе, но и в сочетании с особенностями устройства гнезда, в частности, освещения. Так, бронзовая кукушка (*Chrysococcyx lucidus*) откладывает не мимикрирующие, а темной окраски яйца, которые оказываются хорошо замаскированными в куполообразных гнездах их хозяев. Данный случай рассматривается как пример не мимикрирующей, а криптической окраски яиц кукушки, позволяющий ей добиваться успеха в приеме яйца хозяином (Brookers, 1990; цит. по N. V. Davies, 1999).

С помощью специальных наблюдений (включая видеосъемку) в Норвегии анализировали поведение лугового конька при обнаружении в гнезде яйца кукушки. Установлено, что наиболее важными факторами, влияющими на дискриминацию яйца кукушки являются: отличие в окраске, присутствие самки кукушки у гнезда и сроки подкладки (чаще бросают гнездо в период откладки яиц). Решение конек принимает «с первого взгляда» в гнездо после посещения его кукушкой (Røskaft, Moksnes, Korsnes, 1991).

Многочисленные факты нахождения в гнездах различных видов птиц-воспитателей яиц кукушки не сходной с яйцами хозяев окраски свидетельствуют о наличии и других факторов (кроме окраски), влияющих на дискриминацию яиц.

Реакции птиц на экспериментальные подкладки яиц в их гнезда на различных стадиях размножения. Специальными экспериментами и наблюдениями было показано, что реакции птиц на подкладываемые в их гнезда предметы различны не только в зависимости от их формы или окраски, но и в зависимости от стадии насиживания. Опыты, проведенные Е. Н. Дерим-Оглу (1964, 1966а,б), показали, что в процессе откладки яиц и ранних стадий насиживания птицы чаще дискриминируют подложенные яйца, отличающиеся по окраске. Постепенно инстинкт насиживания усиливается и, когда он достигает «доминантной стадии», птицы

начинают принимать любые замены яиц. Сходную реакцию вьюрков, зябликов и луговых коньков наблюдали в Центральной Норвегии. С помощью экспериментов установлено, что яйца кукушек, подложенные незадолго до вылупления птенцов, принимались вьюрками, зябликами (Braa, Moksnes, Røskift, 1992) и луговым коньком (Moksnes, Røskift, Korsnes, 1993) чаще по сравнению с периодом откладки яиц и ранней инкубации. В то же время совершенно другую реакцию наблюдал А. Ярвинен в 1981—1983 гг. на с.-з. Финляндии у обыкновенных горихвосток. В период откладки своих яиц горихвостки чаще принимали подкладываемые в виде эксперимента яйца (вьюрка, лугового конька и обыкновенной чечетки), однако во время насиживания 35 % самок горихвостки выбрасывали чужие яйца (Järvinen, 1984).

Особенности восприятия кладки открыто- и закрытогнездящимися видами. Экспериментальным путем также установлено, что закрытогнездящиеся птицы воспринимают свою кладку при помощи тактильной чувствительности, а зрительный рецептор практически не играет никакой роли (Дерим-Оглу, 1966г, 1988). Похожий механизм опознавания кладки отмечен у красноплечевого черного трупяла (*Agelaius phoeniceus*), который является видом-хозяином коровьего трупяла (*Molothrus ater*). Экспериментально было показано, чтоприятие или неприятие подложенных в гнездо различных имитирующих яйцо предметов не зависит от степени соответствия их окраски. Крупные шарики с отверстиями трупялы обычно не принимали, но такие же с рисунком пятна (имитация отверстия) принимали. Возможно, определенную роль в приемлемости объекта играет тактильное ощущение, но в некоторых случаях трупялы принимали в гнезда и неясные объекты (Ortega, Ortega, Cruz, 1993).

А. И. Дятлов (1953), осуществивший около 80-ти экспериментов по перекладке яиц открытогнездящихся видов, считает, что одним из важных условий приема чужих яиц является сохранение ровной наседной поверхности кладки.

Как показали опыты А. П. Крапивного и Л. П. Харченко (1973), в период насиживания ключевым раздражителем в сигнальном комплексе, вызывающим «реакцию насиживания», у одних видов является гнездо, у других — яйца. Виды, у которых ключевым раздражителем является гнездо, способны насиживать чужие яйца и их имитации. Виды, у которых ключевой раздражитель — яйца, отказываются насиживать чужие яйца. Например, для белой трясогузки, по данным А. П. Крапивного и Л. П. Харченко, главным раздражителем служит гнездо, а не яйца. Видимо, эта особенность наряду с другими способствует тому, что белая трясогузка является одним из самых распространенных и «универсальных» видов, воспитывающих птенцов кукушки. С. Ротштейн, обнаружив похожие свойства у некоторых североамериканских воробьиных, назвал их «виды-режекторы» (отклоняющие чужие яйца) и «виды-акцепторы» (принимающие) (Rothstein, 1975a, 1982b). Впоследствии, правда, выяснилось, что у отдельных особей и тех и других ответные реакции могут меняться.

Индивидуальные особенности распознавания яиц, связанные с возрастом. Еще в начале XX века серией экспериментов было показано, что способность опознавать и дискриминировать яйца кукушки различается

не только по видам, но и по отдельным особям одного вида (Swynnerton, 1918; Rensch, 1924; Salim Ali, 1931; все цит. по Н. Southern, 1954). В частности, такой индивидуальной особенностью хозяев может быть предыдущий опыт размножения, который связан с возрастом гнездящихся птиц. Специальными наблюдениями и экспериментами у различных видов птиц показана способность запоминать окраску своих яиц при первом размножении, что дает возможность при последующих размножениях отличать свои и подложенные облигатными гнездовыми паразитами или другими самками своего же вида яйца (Victoria, 1972; Rothstein, 1975 b,c, 1978, 1982b). Подобное поведение взрослых особей по отношению к яйцам кукушки наблюдали в популяции дроздовидной камышевки (*Acrocephalus arundinaceus*) в Японии, где уровень отклонения яиц кукушки составил 61,5 % (Lotem, Nakamura, Zahavi, 1991, 1992, 1995). Анализ реакций хозяина на естественный и экспериментальный паразитизм с реальными яйцами кукушки, моделями яиц кукушки и окрашенными яйцами хозяина показал, что камышевки чаще отклоняли яйца, отличные по окраске от их собственных; почти все пары (94 %) обладали способностью отличать и выбрасывать неподражательные яйца. Вероятность принятия яйца кукушки в середине сезона размножения хозяина была выше, так как в это время гнездились молодые самки. Это обстоятельство и специальные эксперименты позволили авторам установить, что взрослые самки лучше знают окраску собственных яиц. Они запоминают (импринтируют) ее при первом размножении. Высокая вариабельность яиц в пределах кладки у молодых самок, вероятно, является главным ограничителем в дискриминации яиц кукушки, так как велика вероятность ошибки (выбрасывания собственных яиц). Соотношение реакции отклонения или принятия яиц кукушки у различных пар в одной популяции хозяина можно объяснить как компромисс между стоимостью паразитизма и стоимостью ошибок распознавания (Lotem, Nakamura, Zahavi, 1991, 1992, 1995). Кроме того, сделан еще один очень важный вывод: дискриминация яиц кукушки характерна для взрослых (опытных) особей камышевок, которые имели возможность «выучить» собственные яйца. Поэтому явление следует расценивать как индивидуальную фенотипическую реакцию (Lotem, Nakamura, Zahavi, 1995).

В экспериментах с тугайным соловьем (*Cercotrichas galactotes*), проведенных в Испании, 66,2 % моделей яиц кукушки были приняты. Выбрасывание моделей яиц из гнезд (33,8 % случаев) было единственной реакцией хозяев, то есть кладок соловьи не бросали и яиц не расклевывали. Пары, состоящие из особей старше одного года, чаще выбрасывали экспериментальные яйца (54,5 %), молодые пары чаще принимали модели яиц (71,4 % случаев). Однако анализ результатов экспериментов, по мнению авторов, показывает, что реакция дискриминации зависит не только от опыта (возраста) особей. Все особи в популяции обладают определенной вероятностью к отклонению подложенных яиц. А сам процесс дискриминации яиц состоит из этапа распознавания подложенного яйца (через обучение) и этапа «принятия решения» оставить или выбросить, что может зависеть и от ряда других обстоятельств (Soler et al., 2000). По другому мнению, в данной ситуации должно быть равновесие платы и

выигрыша: основная стоимость — опасность спутать свои собственные и чужие яйца, и в популяции часть птиц (обычно впервые размножающиеся) склонна принимать чужие яйца, а часть (взрослых, опытных) — выбрасывать яйца (Gadagkar, Kolatkar, 1996).

Таким образом, для многих видов-воспитателей установлено, что молодые (впервые размножающиеся) особи с большей вероятностью могут принять отличные 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.

Данные рассуждения уточняют высказанные ранее предположения, что в популяции всегда существуют особи-акцепторы и особи-режекторы (Rothstein, 1975a, 1978, 1982b; Davies, Brooke, 1988). 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 конспецифичных самок отмечена у страуса (*Strutio camelus*) (Bertram, 1979), кошачьего пересмешника (*Dumetella carolinensis*), странствующего дрозда (*Turdus migratorius*) (Rothstein, 1975a, 1982), кайры, серебристой чайки (Baerends, Rhijn, 1975a,b), элегантной крачки (*Sterna elegans*) (Schaffner, 1990), американской лысухи (*Fulica americana*) (Todd, 1987; Lyon, 1992), погоныша (*Porzana carolina*) (Sørensen, 1995), большого маскового ткача (*Ploceus cucullatus*) (Victoria, 1972; Funmilayo, Akande, 1976; Lahti, Lahti, 2002; наши наблюдения), северного маскового ткача (*Ploceus taeniopterus*) (Jackson, 1988, 1992) и других видов.

Влияние размеров подкладываемых яиц на их прием или выбраковку. Размеры яиц варьируют у большинства видов птиц в очень небольших пределах, что обусловлено анатомическими особенностями строения яйцевода. Тем не менее, у многих видов различных систематических групп отмечена предпочтительность (в условиях выбора или при подкладке) более крупных яиц. Так, в экспериментах с озерными чайками (Baerends, Rhijn, 1975a,b) и серебристыми чайками (Baerends, Drent, 1982; цит. по N. V. Davies, 1999; Winkel, 1976) установлено, что любое более крупное яйцо оказывалось привлекательнее для чаек, чем одно из их собственных. Эксперименты в 354 гнездах обыкновенной сороки (428 подкладок яиц и птенцов), проведенные в 1973—1975 гг. на ю.-з. Испании, показали, что сороки чаще всего принимали яйца более крупных размеров и массы, чем свои. По окраске — с черными пятнами на белом фоне. Яйца

неовальной формы и меньшей массы выбрасывались сороками в первую очередь (Alvarez, De Reyna, Segura, 1976). Большую привлекательность крупных яиц отмечает А. И. Дятлов (1953), осуществивший около 80-ти экспериментов по перекладке яиц открытогнездящихся видов воробьинообразных.

Применительно к вопросу приема яиц кукушки отметим, что, за исключением 15—20 видов (среди трехсот видов-хозяев), яйца обыкновенной кукушки крупнее. И эффект «крупного яйца» также может влиять на результат подкладки. В то же время для видов, обладающих относительно маленькими яйцами (например, пеночки), крупное яйцо кукушки может вызвать негативную реакцию, хотя для обыкновенной кукушки пеночки не являются предпочитаемыми хозяевами. Суммарное количество находок яиц и птенцов обыкновенной кукушки у 11-ти видов пеночек составляет только 2,1 %. Для глухой и малой кукушек пеночки являются основными хозяевами, но и величина яиц этих кукушек меньше, чем у обыкновенной.

Серия специальных экспериментов в гнездах пеночек-зарничек в Кашмире (Индия) проведена К. Марчетти. Она установила, что решение о выбраковке яйца малой кукушки основано на относительном размере яиц в кладке. В случае, если все яйца кладки (большие или маленькие) имели сходный размер, пеночки их принимали (Marchetti, 1992, 2000). В связи с этим упомянем интересные наблюдения Ю. Б. Пукинского (1978). По его данным, самка глухой кукушки, подкладывая свое яйцо, «... ставит его торчком! и, как правило, в центр лотка, где глубина лотка максимальная». Этим, как считает автор, достигается максимальная маскировка более крупного яйца.

Оценка влияния размеров яйца кукушки на реакцию «приема» или отторжения хозяевами проведена и в экспериментальном исследовании Н. Дэвиса и М. Брука (1988). В гнезда тростниковых камышевок они подкладывали сходно окрашенные модели яиц, но не обычного размера, а теоретического, который могла бы иметь самка кукушки, исходя из ее размеров тела: 30,2×23,0 мм, масса 9,6 г. Результаты опытов показали, что раздражительные по окраске, но крупные яйца-модели кукушки тростниковые камышевки обнаруживали чаще, чем обычные по размеру. В 6-ти (40 %) из 15-ти случаев крупные яйца были отклонены, а в 17-ти случаях подкладки моделей яиц обычных размеров (окрашены так же) все были приняты ($p < 0,02$). Камышевки, как правило, бросали гнездо, так как выбросить такое крупное яйцо, видимо, не могли (Davies, Brooke, 1988). В других сериях экспериментов с точными по размеру моделями яиц кукушки было показано, что виды птиц, имеющие более слабые клювы, чаще бросали гнезда с подложенными в них моделями яиц. Виды с более сильными клювами чаще выбрасывали подложенные яйца (Davies, Brooke, 1989a,b; Moksnes, Røskoft, Braa, 1991). То есть возможная реакция дискриминации яйца кукушки может зависеть от соотношения размеров яйца и размеров тела (в частности, клюва) хозяина.

Реакция на внешний вид кукушки возле гнезда. Ряд экспериментов по подкладке моделей яиц кукушки был проведен исследователями с использованием чучела кукушки, которое демонстрировали хозяину воз-

ле гнезда и воспроизводили магнитофонную запись голоса. В большинстве случаев присутствие чучела кукушки у гнезда повышало долю отвергнутых хозяевами яиц. По удачному выражению А. Браа, «вызывало уверенность выбрасывания подложенных в гнездо яиц» (Braa et al., 1992). Наглядные доказательства такой реакции тростниковых камышевок, вьюрков и луговых коньков получены специальными экспериментами (Davies, Brooke, 1987, 1988; Moksnes, Røskaft, 1988; Moksnes, Røskaft, Braa, 1991; Moksnes, Røskaft, Korsnes, 1993). Подобную реакцию на чучело малой кукушки наблюдали у пеночки-зарнички в Индии. Пеночки выбрасывали подложенные яйца, не сходные по размерам и окраске с собственными. Причем пеночки часто выбрасывали из гнезд и собственные яйца (7—27 % случаев в различных экспериментах) или повреждали их при выкатывании экспериментального яйца. Особенно часто такое поведение наблюдали при демонстрации чучела малой кукушки у гнезда, даже когда манипуляций с яйцами пеночек не проводили (Marchetti, 1992). В Норвегии реакция на чучело кукушки и ее голос у дрозда-рябинника (случайный хозяин) практически отсутствовала, а у вьюрка (типичный вид-воспитатель) была хорошо выраженной и агрессивной. Соответственно, дрозды приняли модели яиц кукушки в 80 % случаев, а вьюрки — только в 18 % (Moksnes, Røskaft, 1988). В Англии тростниковые камышевки принимали в среднем 81 % реальных яиц кукушки и 97 % яиц-моделей мимикрирующей окраски. После демонстрации чучела кукушки у гнезда уровень дискриминации яиц возрос с 3—19 % до 56 % (Brooke, Davies, 1987). Луговой конек отвергал в среднем 4,8 % сходных по окраске и 8,3 % несходных моделей яиц, однако при проведении опытов с демонстрацией чучела кукушки (и проигрывании голоса) доля дискриминированных яиц увеличилась до 41,2 и 40,9 %, соответственно (сходные и нет) (Moksnes, Røskaft, Korsnes, 1993; Moksnes et al., 2000). В то же время размещение чучела кукушки вблизи гнезда (до 2 м) и на дистанции (5—10 м), но в пределах видимости, существенно не влияло на уровень выбраковки камышевками подложенных яиц 28 и 24 %, соответственно (Røskaft et al., 2002c). Эксперименты с 53-мя видами потенциальных хозяев кукушки показали высокую достоверную взаимосвязь между уровнем отклонения яиц кукушки тем или иным видом и выраженностью его агрессивного поведения по отношению к кукушке (Røskaft et al., 2002b).

Приведенные факты совершенно однозначно свидетельствуют о приспособительном характере «антипаразитного» поведения птиц. Е. Н. Дерим-Оглу (1991) отмечает, что «птицы обладают способностью осуществлять фильтрацию стимулов в том смысле, что на разных стадиях причинной цепи между стимулом и реакцией часть из них перестает влиять на поведение животного, другая — занимает ведущее положение. Вероятно, характер и направленность фильтрации зависят от ситуационного момента: одни доминирующие признаки выступают при встрече с хищником, другие — при охоте за насекомыми». В рассмотренных выше случаях доминирующим фактором, определяющим последующее поведение видов-воспитателей, являлось присутствие чучела кукушки у гнезда. В связи с этим напомним, насколько точно адаптировано поведение самой кукушки при подкладывании яиц: подкладка происходит чаще всего во

второй половине дня, когда вероятность «столкновения» с хозяевами гнезда минимальна; время, затрачиваемое кукушкой на подкладку яйца, минимизировано и составляет несколько секунд.

Реакции типичных и случайных видов-воспитателей. Ряд экспериментов по подкладке моделей яиц кукушки был проведен с основными и случайными хозяевами кукушки для выяснения их ответной реакции. Так, в Финляндии обыкновенная горихвостка является основным видом-воспитателем кукушки, а мухоловка-пеструшка – случайным. Тем не менее, подкладки яиц зяблика, вьюрка и вертишейки (на разных стадиях насаживания) в гнезда обоих видов дали сходный результат – яйца были приняты (Naartman, 1976). Автор объясняет такие результаты тем, что в районе проведения исследований горихвостка редка и практически не воспитывает птенцов кукушки. Р. Браун с соавторами исследовали в 1985–1986 гг. реакцию паразитируемых (Вост. Австрия) и непаразитируемых (Зап. Австралия) популяций камышевок (*Acrocephalus arundinaceus* и *A. stentoreus*) на модели яиц кукушки. Первый вид является одним из основных воспитателей птенцов кукушки в Европе, Азии, включая Японию (Royama, 1963), второй – только в Средней Азии. Дроздовидные камышевки из 7-ми непохожих моделей яиц (голубые и коричневые) выбросили 6 (85,7 %), мимикрирующие в 80 % случаев были приняты. У южных дроздовидных камышевок соотношение было таким: 85,2 % (n=23) непохожих и 100 % (n=7) мимикрирующих было принято. То есть дискриминация несходных по окраске яиц является реакцией на гнездовой паразитизм (Brown et al., 1990).

Увеличение или снижение уровня паразитируемых кукушкой гнезд также может влиять на изменение реакции видами-воспитателями и на окраску яиц паразита.

Степень паразитизма и уровень дискриминации яиц. Скорость распространения поведения отклонения в популяции хозяина и уровень дискриминации может зависеть от частоты паразитизма (Kelly, 1987, цит. по I. J. Øien, A. Moksnes, E. Røskft, 1995). Так, паразитирование кукушки на голубой сороке началось в Центральной Японии в конце 60-х годов и быстро распространилось по всему ареалу хозяина. Первая находка зарегистрирована в 1967 году в районе Nobeyama Heights (Hosono, 1969; цит. по Takasu et. al., 1993). Однако уже через 10 лет у голубой сороки выработалась агрессивность к кукушке и способность выбрасывать ее яйца из гнезда, так как сороки научились отличать их от собственных (Nakamura et al., 1991). Уровень паразитизма в различных местах вырос от 0 до 30 % и от 23 до 80 % в течение десяти лет. Дискриминационная способность возросла до 34,7–41,7 %. Увеличение доли паразитированных кукушкой гнезд хорошо коррелировало с уровнем дискриминации яиц сорокой (Takasu et. al., 1993). Снижение степени паразитированных кладок тростниковой камышевки в Англии с 22 (1985) до 6 % (1995–1997 гг.) сопровождалось уменьшением доли отклоненных неподражательных моделей яиц кукушки с 75 до 25 % (Brooke et. al., 1998). В Испании увеличение доли паразитированных гнезд обыкновенной сороки с 43,5 до 58,7 % за девять лет увеличило на 28 % количество дискриминированных яиц хохлатой кукушки, отличающихся по окраске (Soler

et al., 1997). Подобные быстрые изменения в популяции хозяина демонстрируют скорее фенотипическую пластичность ответных реакций и отражают индивидуальную гибкость «антипаразитарной» тактики, нежели микроэволюционные генетические изменения (Zuniga, Redondo, 1992; цит. по N.V. Davies, 1999; Brooke et. al., 1998).

Приобретенные способности к распознаванию яиц гнездовых паразитов могут сохраняться затем некоторое время, даже если паразитизм отсутствует. Поэтому предыдущий опыт хозяев, связанный с паразитизмом кукушки, вероятно, определяет различный уровень дискриминации яиц кукушки в местах, где отдельные виды являются основными хозяевами, и местах, где те же виды не воспитывают птенцов кукушки. Так, луговые коньки и белые трясогузки в Исландии (изолированы от обыкновенной кукушки) значительно реже выбрасывали яйца-модели кукушки, чем коньки и трясогузки в Англии, где они являются обычными воспитателями (Davies, Brooke, 1989). В Кашмире (Индия) для гнездящихся здесь пеночек-зарничек (*Phylloscopus inornatus*) характерно выбрасывание непохожих яиц из кладок, хотя не отмечено ни одного случая естественного паразитирования (среди 600 осмотренных) гнезд. Автор предполагает, что зарничка ранее была видом-воспитателем малой кукушки (*Cuculus poliocephalus*) и у нее еще некоторое время сохраняется ранее сформировавшаяся реакция на несходные яйца. Это обуславливает отсутствие паразитированных кукушкой гнезд пеночки и выбрасывание (выкатывание) даже собственных яиц, несмотря на незначительные отличия в размерах или окраске. По мнению автора, в отсутствие гнездового паразитизма кукушки такая форма поведения оказывается для вида невыгодной и постепенно исчезает. Вид может вновь оказаться «перспективным» для паразитизма (Marchetti, 1992).

Справедливость такого подхода подтверждается наблюдениями за ткачиками (Cruz, Wiley, 1989). Для них характерна реакция выбрасывания яиц паразитов, но у части особей, перемещенных около 200 лет назад в район, где отсутствовали паразитирующие виды, подобное поведение в настоящее время не наблюдается.

По наблюдениям в 1981—1983 гг., на с.-з. Финляндии местные обыкновенные горихвостки чаще принимали подложенные яйца, так как на территории исследований кукушка не встречается. В то же время горихвостки-иммигранты (из более южных районов) чаще выбрасывали чужие яйца (Järvinen, 1984). В Норвегии в последние годы паразитирование кукушек у вьюрков и зябликов не зарегистрировано, но «вьюрковые» яйца кукушек отмечены у других видов. Тем не менее, в 80 % случаев экспериментальные яйца (в том числе и похожие), а также яйца вьюрков и зябликов из других гнезд, оба вида выбрасывали. Подобное поведение, по мнению авторов, может быть обусловлено паразитированием кукушки на этих видах в прошлом (Braa, Moksnes, Røskaft, 1992). В Венгрии у обыкновенного жулана (в настоящее время не является основным видом-воспитателем кукушки) обнаружена очень хорошая способность распознавать и дискриминировать подложенные яйца. Как считают авторы, этот вид мог быть основным хозяином кукушки в прошлом, что и выработало способность идентифицировать паразитные яйца (Moskát, Fuisz, 1999).

Хотя в последних двух случаях способность выбраковывать неподражаемые по окраске яйца может объясняться и особенностями восприятия кладки вьюрком, зябликом и жуланом как открытогнездящимися видами.

В отсутствие гнездового паразитизма кукушки такая форма поведения потенциальных хозяев оказывается невыгодной и теоретически должна постепенно исчезать. Рассмотрим расчеты стоимости (затраты и выгоды) выбраковки яиц кукушки тростниковой камышевкой, проведенные Н. Дэвисом (1999). В среднем кладка тростниковой камышевки состоит из 4-х яиц. Кладка с яйцом кукушки также содержит четыре яйца, так как кукушка, подкладывая свое, забирает яйцо камышевки. В первом случае хозяин получает возможный репродуктивный успех от четырех яиц, во втором — ноль, так как кукушонок выбрасывает яйца или птенцов хозяина. Камышевки при дискриминации яиц допускают около 30 % ошибок, выбрасывая свое яйцо. В этих случаях их репродуктивный успех опять же равен нулю, так как яйцо кукушки остается. В других 70 % случаев выбрасывая яйцо кукушки и в среднем раскалывая при этом 0,5 собственных яиц, хозяин может иметь успех, равный 2,5 яйца-птенца на гнездо. В среднем по всем гнездам — $(0,7 \times 2,5) + (0,3 \times 0) = 1,75$ птенца на гнездо. В отсутствие паразитизма, если уровень ошибок распознавания остается тот же (30%), то, как показывают наблюдения, в среднем 1—2 собственных яйца могут быть выброшены. В этом случае репродуктивный успех будет равен: $(0,7 \times 4) + (0,3 \times 2,8) = 3,6$ птенца на гнездо. Учитывая эти расчеты для тростниковых камышевок в случае паразитирования гнезд кукушкой, лучшей тактикой является распознавание и выбрасывание яиц ($1,75 > 0$). При отсутствии паразитизма лучшей тактикой является принятие всех яиц ($4 > 3,6$). Критическая частота паразитизма, при которой тактика распознавания и выбрасывания мимикрирующих яиц кукушки оправдана, составляет 19 %. При более низком уровне паразитизма тактика приема всех яиц является предпочтительной (Davies, 1999).

Многочисленные эксперименты по подкладке яиц и их имитаций, проводимые исследователями, видимо, нельзя признать полностью соответствующими реальной ситуации в природе. Проводя специальные эксперименты по подкладке яиц в гнезда белой трясогузки (Окский заповедник, 1973—1978 гг.), мы убедились в огромном количестве условий, связанных с приемом или отказом трясогузки от подложенного яйца. В подавляющем большинстве случаев в качестве «модели» мы использовали яйца трясогузки из других (брошенных) гнезд. Яйца были окрашены в однотонно-зеленый, синий или красный цвета и резко отличались от светлых с мелким крапом яиц трясогузки. Осуществлено несколько десятков подкладок яиц. К сожалению, привести точные статистические выкладки по результатам этих экспериментов не представляется возможным, так как дневниковые записи были утрачены в результате несчастного случая, но общее впечатление следующее. В большинстве опытов трясогузки выбрасывали подложенное яйцо, если мы подкладывали его дополнительно к яйцам, имеющимся в кладке, когда же проводили подкладку «в обмен», — в большинстве случаев принимали (по крайней мере, в течение 2-х суток яйцо было в гнезде). Объяснение этим результатам,

нам представляется, следует искать в особенностях визуального и тактильного восприятия кладки различными видами. Белая трясогузка — закрытогнездящийся вид и, вероятно, для нее тактильные ощущения кладки являются доминирующими. Подкладка яйца «в обмен» сохраняют общую площадь поверхности кладки в гнезде и не вызывает каких-либо негативных элементов в ощущениях вернувшейся на гнездо самки. Добавляя яйцо к кладке, мы увеличиваем общую поверхность, и самка, вероятно, испытывает определенный дискомфорт в тактильном восприятии кладки наседным пятном. «Оценивая» уже зрительно кладку, самка обнаруживает и удаляет наиболее выделяющееся яйцо.

Данные рассуждения, на наш взгляд, вполне логичны и удовлетворительно объясняют «прием» яиц кукушки различной окраски (не менее 5-ти типов за время наблюдений) белыми трясогузками. Однако в процессе наших экспериментов зарегистрированы и другие реакции трясогузок на подкладку яиц. В нескольких случаях самки выбрасывали собственные яйца из кладки, что, возможно, было вызвано сильным стрессом. Отдельные самки трясогузки «позволяли» проводить несколько подкладок, продолжая откладку собственных яиц и насиживание, другие бросали гнездо при первой же замене яйца. В нескольких случаях подложенное «в обмен» окрашенное яйцо (изначально принятое) исчезало из гнезда через двое или трое суток. В условиях другого эксперимента, когда сходные по окраске и размерам модели яиц кукушки подкладывали в гнезда тростниковых камышевок, каких-либо различий в частоте приема яиц-моделей камышевкой (при подкладке «в обмен» или плюс к кладке) не выявили (Davies, Brooke, 1988). Возможно, для открытогнездящегося вида, каким является камышевка, значение фактора окраски яиц имеет первостепенное значение по сравнению с тактильными ощущениями кладки, доминирующими у закрытогнездящихся видов.

Таким образом, несмотря на множественность факторов, влияющих на прием или выбраковку яйца кукушки видами-воспитателями, сходство окраски и размеров яиц, откладка яиц «в обмен», способность опознавания своих яиц, статус вида как воспитателя, общий уровень паразитизма представляются существенными.

Наблюдения в природе имитируемых экспериментами ситуаций еще более сложны и часто просто нереальны. Поэтому именно эксперименты позволяют в определенной степени приблизиться к пониманию моделируемых поведенческих реакций птиц. В то же время даже из приведенного выше краткого обзора некоторых полевых экспериментов видно, сколь противоречивы бывают наблюдаемые эффекты. Они осложняют, а в ряде случаев не позволяют однозначно трактовать результаты, так как постоянно имеется множество недоучтенных факторов. Среди них степень исследовательского стресса, индивидуальные особенности поведения конкретной самки, связанные с ее возрастом, временем суток в момент проведения эксперимента, количеством яиц в ее кладке, календарной датой, первой или второй кладкой и другими факторами. Кроме того, трудно поддаются учету такие факторы, как разница в температуре яиц кладки и подложенного яйца, особенности восприятия окраски подкладываемого яйца в сочетании с особенностями устройства гнезда (освещения клад-

ки). Если же учесть, что воздействие ряда факторов происходит в сочетании (комплексно), объяснить результаты экспериментов оказывается чрезвычайно сложно, тем более когда речь идет об анализе поведения. В недавнем исследовании 17-ти потенциальных видов-воспитателей кукушки в Ю-В. Испании, например, установлены существенные различия в дискриминации подкладываемых натуральных яиц и моделей яиц. Они, в частности, были обусловлены повышенной прочностью и большей массой искусственных яиц (Martin-Vivaldi, Soler, Møller, 2002). Даже идеальными тонкие эксперименты Н. Дэвиса и М. Брука (Davies, Brooke, 1988, 1989a,b, 1991), А. Мокнеса и Э. Роскафта (Moksnes, Røskaft, 1991, 1992, 1993, 1995; Moksnes et al., 1993, 2000; Røskaft et al., 2002a,b,c), когда были учтены, казалось бы, все возможные факторы (точные копии по окраске и размерам яиц кукушки из каучука (пластика), подкладка экспериментальных яиц в период яйцекладки, в послеполуденное время, в обмен на яйцо хозяина и прочее), все же являются экспериментами.

Образно говоря, нужно быть «кукушкой», чтобы совершить идеальную подкладку яйца и «обеспечить» его прием видом-воспитателем. Выбирая наилучшее время и момент подкладки яйца, осуществляя эту операцию в считанные секунды, сохраняя общее сходство кладки (по площади), забирая яйцо хозяина и ..., кукушка добивается успехов в приеме своих яиц основными видами-воспитателями, существенно превышая таковые исследователей-экспериментаторов. Даже подкладывая яйца в гнезда случайных видов, используя описанную ранее тактику (см. 3.2.1.), кукушка часто достигает положительного результата.

8.1.4.2.3. Факторы, влияющие на прием или выбраковку яйца трупялов хозяевами.

Учитывая, что отношение к подложенным трупялами яйцам — одно из важнейших качеств потенциальных хозяев, определяющих успешность паразитизма, рассмотрим его подробнее. Так же как и в случае с кукушками, большая часть сведений получена в результате проведения специальных экспериментов (Rothstein, 1971, 1975a,b,c, 1976b, 1977, 1978a, 1982a; Rich, Rothstein, 1985; Ortega, Cruz, 1988; Briskie, Sealy, Hobson, 1990; Sealy, 1992; Sealy, Neudorf, 1995; Moksnes, Røskaft, Braa, 1991; Lyon, 1997; Peer, Bollinger, 1997; Haas, Hass, 1998; Peer, Robinson, Herkert, 2000; Davis, Klippenstine, Brigham, 2002, и другие).

Сходство окраски яиц трупялов и видов-хозяев. В отличие от кукушек сходство яиц паразитических трупялов и видов-воспитателей их птенцов объясняется, в первую очередь, близким родством и сходством местообитаний. Во многих случаях какое-либо сходство яиц вообще отсутствует. Тем не менее, многие виды принимают яйца трупялов любой окраски, насиживают и выкармливают птенцов. Так, у целого ряда видов установлен очень высокий уровень принятия яиц трупялов вне зависимости от совпадения окраски яиц. К таким видам относятся: *Agelaius phoeniceus*, *Agelaius ruficapillus*, *Quiscalus quiscula*, *Sayornis phoebe*, *Dendroica petechia*, *Dendroica kirtlandii*, *Zonotrichia (Melospiza) melodia*, *Spizella passerina*, *Cardinalis cardinalis*, *Hylocichla mustelina*, *Mimus polyglottos*, *Sturnella neglecta*, *Sturnella magna*, *Vireo olivaceus*, *Troglodytes aëdon*, *Molothrus badius* и ряд других (Rothstein, 1975a, 1978a; Fraga, 1983; Ortega,

Cruz, 1988; Weatherhead, 1989; Scott, Lemon, 1996; Kattan, 1997; Lyon, 1997; Peer, Robinson, Herkert, 2000).

В то же время у ряда видов отмечена направленная дискриминация подкладываемых яиц, свидетельствующая о способности отличать свои и подложенные яйца. К этой группе видов относятся *Tyrannus tyrannus*, *Tyrannus verticalis*, *Tyrannus dominicensis*, *Tyrannus savana*, *Bombycilla cedrorum*, *Dumetella carolinensis*, *Toxostoma rufum*, *Icterus galbula*, *Turdus migratorius*, *Cyanocitta cristata*, *Toxostoma (Oreoscoptes) montanus* и другие (Rothstein, 1971, 1975a, 1977; 1978a; Rich, Rothstein, 1985; Cavalcanti, Pimentel, 1988; Post, Nakamura, Cruz, 1990; Scott, Lemon, 1996; Baltz, Burhans, 1998).

То есть реальных (зарегистрированных) и потенциальных хозяев паразитических трупиалов можно подразделить на принимающих (акцепторы) и не принимающих (режекторы) подложенные яйца (Rothstein, 1975a, 1978, 1982b). В то же время существует и группа видов, у которых дискриминацию яиц гнездовых паразитов наблюдали только в определенных ситуациях. Так, в Канаде у золотистого лесного певуна (*Dendroica petechia*) отмечена дискриминация яиц только до начала собственной кладки (Weatherhead, 1989; Scott, Lemon, 1996). В Аргентине вилхвостый королевский тиранн (*Tyrannus savana*) выбрасывает яйца буроголового коровьего трупиала, а в Бразилии, как показали опыты, принимает яйца паразита, но подложенные во время инкубации (Cavalcanti, Pimentel, 1988). То есть практически нет видов, которые всегда (100 %) однотипно реагируют на паразитическую подкладку яиц. Так, типичные виды-режекторы в отдельных случаях успешно насиживали яйца и выкармливали птенцов трупиалов. В шт. Нью-Йорк и Канзас (США) три случая отмечены у восточного королевского тиранна (*Tyrannus tyrannus*) (Murphy 1986). В штате Мэриленд (США) факт успешного воспитания трупиала зарегистрирован в гнезде кошачьего пересмешника (*Dumetella carolinensis*) (Woodward, 1976), а Д. Скотт отметил у этого вида нетипично высокий уровень паразитизма — 44 % (Scott, 1977). Такие наблюдения имеются и для *Icterus galbula* (70 %, Røskaft et al., 1993; цит. по N. Davies, 2001). В Северной Дакоте типичный вид-режектор *Toxostoma rufum* отклонял только 58 % моделей яиц трупиала (Haas, Hass, 1998).

Возвращаясь к вопросу способности видов-хозяев различать яйца трупиалов по окраске, отметим, что такая способность доказана экспериментами для *Toxostoma (Oreoscoptes) montanus*, *Mimus saturninus*, *Pseudoleistes virescens*, *Calcarius ornatus* (Rich, Rothstein, 1985; Mason, 1986; Mermoz, Reboreda, 1999; Davis, Klippenstine, Brigham, 2002). Когда все, кроме одного, яйца хозяина заменяли яйцами трупиала, странствующий дрозд (*Turdus migratorius*) выбрасывал все чужие яйца, оставляя в гнезде одно (свое) яйцо. А когда подменяли все яйца хозяина, — кошачий пересмешник (*Dumetella carolinensis*) выбрасывал все паразитические яйца, оставляя гнездо пустым (Rothstein, 1975a).

Экспериментами С. Ротшейна показано, что механизм распознавания своих яиц «приобретается» путем обучения, в ходе взаимодействия со своей кладкой (по принципу импринтинга), и не является врожденной способностью. Период запечатления начинается за несколько дней до

начала кладки и заканчивается сразу же после появления первого яйца. В этот период может произойти запечатление и на только что снесенное собственное яйцо, и на яйцо вида-паразита, или на оба объекта сразу*. В последнем случае птица может принимать и насиживать не только свои, но и чужие яйца (Rothstein, 1978a). Эти результаты в определенной степени помогают объяснить разнотипную реакцию отдельных особей вида-хозяина. В то же время эта особенность, в случае совпадения окраски яиц паразита и хозяина, также не всегда спасает от паразитизма, но в других может способствовать успешной дискриминации чужих яиц.

Реакции птиц на экспериментальные подкладки яиц в их гнезда на различных стадиях размножения. Как было отмечено для некоторых хозяев кукушек, так и хозяевам трупялов, свойственна различная реакция на яйца паразита, появившиеся в их гнездах в различные стадии размножения. Как правило, все яйца трупялов, подложенные до начала кладки хозяином, дискриминируются, а подложенные после начала инкубации часто принимаются. Такое поведение отмечено не только для «нетипичных воспитателей»: *Bombycilla cedrorum* (Rothstein, 1976b), *Quiscalus quiscula* (Peer, Bollinger, 1997), *Tyrannus savana* (Cavalcanti, Pimentel, 1988), но и даже для обычных видов-воспитателей — *Molothrus badius* (для *Molothrus rufoaxillaris*) (Fraga, 1983), *Dendroica petechia* (для *Molothrus ater*) (Clark, Robertson, 1981).

Подкладка яйца «в обмен». Для всех паразитических видов трупялов характерно изъятие части яиц при подкладке своего. Как и в случае с кукушками, объяснить такое поведение только получением дополнительного питания нельзя. Часть яиц самки трупяла не поедают, а только повреждают (прокалывают), часть выбрасывают. Специальными экспериментами и наблюдениями показано, что поедание яиц хозяев трупялами не является (определяется) исключительно «энергетической потребностью» (Sealy, 1992; Scott, Weatherhead, Ankney, 1992; Lichtenstein, 1998).

Влияние размеров и формы подкладываемых яиц на их прием или выбраковку. Изучение оологических коллекций (143 кладки 42-х видов птиц) с яйцами буроголового трупяла показало отсутствие корреляции размеров, объема и массы яиц паразита и яиц хозяина (Mills, 1987). Экспериментами установлено, что для горного кривоклювого пересмешника (*Toxostoma (Oreoscoptes) montanus*) размеры подкладываемых яиц не влияют на их прием (Rich, Rothstein, 1985). Странствующий дрозд (*Turdus migratorius*) и кошачий пересмешник (*Dumetella carolinensis*) также были более чувствительны к окраске яиц, чем к их размерам (Rothstein, 1982a). Способность различать форму яйца доказана для ряда видов-хозяев трупялов. Все яйца неяцевидной формы были отклонены красноплечим черным (*Agelaius phoeniceus*) и желтоголовым (*Xanthocephalus xanthocephalus*) трупялами (Ortega, Cruz, 1988).

Степень паразитизма и уровень дискриминации яиц. Имеющихся сведений по этому вопросу явно недостаточно и они противоречивы. Сложность подобного анализа заключается в том, что когда какой-либо вид

* Возможно, поэтому у многих видов птиц отмечен высокий уровень дискриминации подложенных яиц, появившихся в гнезде до начала откладывания яиц самкой-хозяйкой гнезда.

активно дискриминирует подложенные яйца, то и обнаружить и достоверно установить уровень паразитизма в его гнездах сложно. Он, как правило, занижен по причине отторжения яиц. Поэтому только у видов-акцепторов выявленная степень паразитизма их гнезд – величина, близкая к истинной. Тем не менее, эксперименты с искусственными и реальными яйцами трупяла показали, что из семи видов с уровнем паразитизма около 10 % только два (*Sturnella magna* и *Sturnella neglecta*) дискриминировали 36 и 78 % яиц, соответственно. Все другие виды в большинстве случаев принимали модели яиц (Peer, Robinson, Herkert, 2000). Ни одно из 401 осмотренного гнезда гракла (*Quiscalus quiscula*) не содержало яиц трупяла, но экспериментально подложенные модели яиц были отклонены только в 17,0 % случаев (Peer, Bollinger, 1997). По другим данным, уровень дискриминации у этого вида составлял 11,4 % (Rothstein, 1975a). В Огайо в 48 % гнезд (n=115) кардинала (*Cardinalis cardinalis*) обнаружены яйца буроголового воловьего трупяла, а дискриминированы были только яйца в трех гнездах (5,4 %) (Eckerle, Breitwisch, 1997). Несмотря на существенные различия в уровне паразитизма трупяла в гнездах малой воробьиной овсянки (*Spizella pusilla*) в штатах Миссури и Иллинойс (11,1 и 52,1 %), овсянка бросила 45 и 48 % паразитированных гнезд. В то же время доля брошенных гнезд без яиц трупялов была около 1,0 % (Strausberger, 2001). Похожую ситуацию наблюдали у другой овсянки (*Spizella passerina*) — при уровне паразитизма гнезд 22,1 % среди брошенных было 29 % паразитированных гнезд и 5 % без яиц трупяла (Ortega, Ortega, 2001).

Предварительный анализ взаимосвязи степени паразитизма и уровня дискриминации яиц проведен нами по 14-ти видам-хозяевам. Он показал, что при степени паразитизма 60—80% средний уровень дискриминации составлял только 6,8 %, при паразитизме 30—50 % — 44,6 %, а при паразитизме до 10 % средний уровень дискриминации составлял в среднем 35,5 % подложенных яиц. То есть проявившаяся некая нелогичность, видимо, связана с неточностью установления уровня паразитирования гнезд видов-режекторов. Если же анализировать один вид-хозяина (акцептора), используя данные различных точек ареала, взаимосвязь просматривается значительно четче.

Ошибки распознавания и другие проблемы, связанные с дискриминацией яиц. При попытках дискриминации яиц паразитических трупялов некоторые виды-хозяева выбрасывают или повреждают часть своих яиц. Это связано, с одной стороны, с «неуверенностью распознавания», с другой — большей прочностью яиц паразитических видов (дополнительно см. 8.1.4.1.). Так, случайное повреждение собственных яиц отмечено у балтиморского цветного трупяла (*Icterus galbula*) (Rothstein, 1977; Rohwer et al., 1989), американского кедрового свиристеля (*Bombycilla cedrorum*) (Rothstein, 1976b), горного кривоклювого пересмешника (*Toxostoma (Oreoscoptes) montanus*) (Rich, Rothstein, 1985). В то же время *Tyrannus verticalis* и *Turdus migratorius* никогда не повреждали собственных яиц при выбрасывании яиц буроголового трупяла (Rohwer et al., 1989), что, возможно, было связано с более крупными размерами клюва этих видов. У видов, не способных длительное время удалить яйцо трупяла из своего

гнезда, отмечено определенное «привыкание» хозяев к яйцу паразита (Rothstein, 1978).

Возможно, в некоторых случаях повреждение и выбрасывание своих яиц связано с реакцией «стресса» хозяина на появление самки трупияла у его гнезда. По крайней мере, очень сильное беспокойство и агрессивность по отношению к паразитическим видам трупиялов проявляли *Wilsonia citrina*, *Dendroica petechia*, *Quiscalus quiscula*, *Sialia sialis* и другие (Robertson, Norman, 1976, 1977; Gowaty, Wagner, 1988; Mark, Stutchbury, 1994; Gill, Neudorf, Sealy, 1997; Peer, Bollinger, 1997).

Вероятные ошибки в распознавании и неспособность некоторых видов «без потерь» выбросить паразитическое яйцо, с одной стороны, и возможность выкормить птенца паразита (без заметного ущерба для своих птенцов) — с другой могли тормозить развитие защитного поведения. В таких условиях «цена» защитных реакций оказывается слишком высокой для вида-хозяина по сравнению с потерями от паразитирования.

Таким образом, на прием или выбраковку яиц трупиялов хозяевами влияет множество факторов. Конечный результат определяется сочетанием, с одной стороны, — филогенетических и эволюционно-экологических факторов, с другой — этологических — видовых и популяционных особенностей поведения хозяев и гнездовых паразитов.

8.1.4.3. Окраска яиц и особенности ее зрительного восприятия.

Анализируя разнообразие типов яиц обыкновенной кукушки (см. 3.4.2.), мы указывали, что детализация окраски с использованием словесных описаний или различных цветовых таблиц дает только общее представление о цвете (достигнуть полной адекватности не удастся). Очень много субъективных и объективных факторов влияет на восприятие цвета (особенно его оттенков) человеком. Это особенности освещения (естественное или искусственное, с несколькими дополнительными вариантами для каждого), качество зрения исследователя, его физическое, эмоциональное состояние и другие. Тем не менее, совсем обойтись без таких описаний окраски в настоящее время, конечно же, невозможно.

Для лучшего понимания этапов эволюции окраски яиц облигатных гнездовых паразитов рассмотрим некоторые общие известные механизмы образования окраски птичьих яиц. Пигментация яиц происходит в маточной части яйцевода одновременно с формированием скорлупы или после его окончания. В распределении рисунка по поверхности скорлупы значительную роль играют сокращения стенок яйцевода, определяющие характер движения и контакта яйца с пигментоотделяющими участками эпителия. В зависимости от этих факторов рисунок может иметь вид резко очерченных, размытых или размазанных пятен, точек или черточек и извилистых линий. Основной фон и рисунок образуются, как правило, различными пигментами, но иногда, например, у вьюрков — одним и тем же (Tammes, 1964). Химические анализы показывают, что в скорлупе яиц практически содержатся лишь производные двух основных пигментов: биливердина и порфирина. Производным биливердина является ооциан. Он имеет в скорлупе в основном голубой оттенок и образует только общий фон. Значительно реже встречается желтый пигмент оохлорин

(у казуаров) и красный — ооксантин (у тинаму) (Шульпин, 1940). Порфирин (в форме протопорфирина) образует как основную окраску скорлупы, так и рисунок. Этот пигмент встречается в большом числе цветовых вариаций (от красного до желтого) в зависимости от своих побочных химических связей. Хлороформные вытяжки порфирина из скорлупы яиц разной окраски не отличаются по цвету и характеру флуоресценции. Возможно, все разнообразие окрасок птичьих яиц достигается сочетанием голубого цвета с вариантами оттенков порфирина, аналогично тому, как это осуществляется в трехцветной печати (Таммес, 1964).

То есть наиболее примитивной и древней окраской изначально белого птичьего яйца, видимо, была голубая. Из 83-х облигатных гнездовых паразитов окраска яиц известна для 74-х видов. 54 (73 %) из них откладывают чисто-белые или голубые яйца, причем у 29-ти (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, гребешок, маслянистые зернышки, желтое пятно, что обеспечивает необычную остроту цветового зрения и высокие аккомодационные способности (Scheibner, 1999). Представители большинства отрядов ныне живущих птиц способны воспринимать ультрафиолетовый спектр света, который человек не видит. Их четырехмерное цветовое зрение базируется на четырех разновидностях фотопигментов сетчатки глаза по сравнению с тремя разновидностями фотопигментов и трихроматическим цветовым зрением человека. Ультрафиолетовый свет играет важную роль в восприятии птицами окружающего мира, в частности, усиливает контраст изображения, способствует ориентации, поиску пищи, распознаванию особей своего вида и определению их пола и возраста (Johnsen et al., 1998; Mettke-Hofmann, Hofmann, 1999; Sitari, Nonkavaara, Vitala, 1999; Vitala et al., 1999; Koivula, 2000, и другие). Как установлено недавно М. Черри и А. Беннеттом, различия в окраске собственных и яиц кукушки птицы определяют, используя и невидимую для человека ультрафиолетовую область спектра (Cherry, Bennett, 2001). Это исследование выполнено на примере яиц красногрудой кукушки (*Cuculus solitarius*) и видов птиц — ее воспитателей с помощью ультрафиолетовой спектрофотометрии (использован отраженный видимый спектр 300—700 нм). Результаты работы показали, что окраска яиц кукушки и хозяев была очень сходной в зеленой области ультрафиолетового спектра. С другой стороны, неокрашенные участки яиц кукушки и хозяев различались, а глаз человека этого не видел (Cherry, Bennett, 2001). 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 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-голубоватыми, а при частотах около 375—400 нм — коричневатými, но опять же одинаково. Эффект напоминал вирированную черно-белую фотографию (голубую, зе-

леную 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.

Таким образом, эти результаты демонстрируют тонкость и сложность механизма мимикрии яиц кукушек и их хозяев. Они позволяют объяснить давнишний парадокс, что некоторые виды-хозяева принимают иначе окрашенные яйца кукушки. Отсутствие сходства (мимикрии) в данном случае определялось человеческим, а не «птичьим» глазом.

Поэтому, в целом не отрицая необходимости использования однотипных (понятных другим) описаний цветовых параметров птичьих яиц, мы представляем это пока малопродуктивным до появления методик, основанных на использовании количественных характеристик частотного спектра цвета, получаемых стандартным сканированием и компьютерной обработкой результата. Похожий стандарт уже давно известен для звука (по частоте), когда одна и та же нота звучит одинаково в любой стране мира. В то же время появление и использование такой методики не решит все проблемы сразу, так как для определения закономерностей распространения окрасочных вариантов яиц кукушки потребуются и сравнительный анализ окраски яиц видов-воспитателей, и анализ особенностей восприятия ими цветового спектра в не видимой человеком ультрафиолетовой области.

Тем не менее, опираясь на сведения о физиологических особенностях формирования окраски яйца, разнообразии уже известных окрасочных типов и не касаясь пока оценки уровня сходства с яйцами хозяев, попытаемся в общем виде рассмотреть эволюционные преобразования окраски яиц обыкновенной кукушки. Нам представляется, что в определенной степени они происходили по сходной схеме с большинством видов воробьинообразных.

Вероятно, исходно яйца птиц не имели окраски (были белыми, как у рептилий), а наиболее простой и древней окраской была голубая. Так же, как и большинство других видов облигатных гнездовых паразитов, обыкновенная кукушка откладывает белые или однотонно-голубые яйца и голубые с еле заметными крапинками (рис. 65 А—С₁). И, несмотря на то, что голубая морфа в целом встречается реже, чем многие другие типы, яйца такой окраски встречаются практически по всему ареалу кукушки. Такое широкое распространение свидетельствует, по нашему мнению, о древности происхождения голубой окраски яиц кукушки. Среди потенциальных видов-воспитателей кукушки большинство птиц, откладывающих белые или голубые яйца, относятся к категории «неудобных» хозяев, так как являются дуплогнездниками или норниками. Расширение спектра видов-хозяев сопровождалось и изменениями (усложнениями) окраски яиц кукушки. Следующим этапом, видимо, было появление яиц «вьюркового» типа (Е₁). Напомним, что для формирования такой окраски достаточно одного пигмента (более примитивный вариант). В определенной степени «вьюрковую» морфу яиц кукушки можно отнести к «уни-

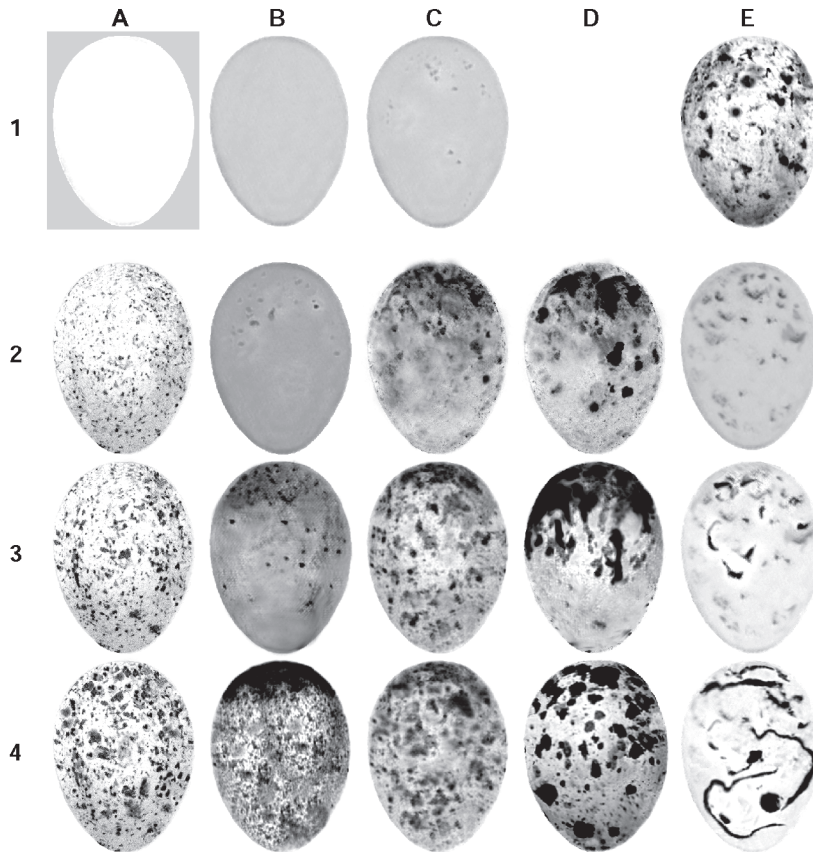


Рис. 65. Общий характер видоизменений окраски и элементов рисунка яиц обыкновенной кукушки. Common trend of change of view of egg of Common Cuckoo.

версальным», так как такие яйца встречаются на значительном пространстве ареала и у многих видов-хозяев (см. 3.4.2.). Окраска яиц этого типа при незначительных вариациях голубовато-зеленоватого фона или рисунка может быть сходной с яйцами нескольких десятков видов воробьинообразных (рис. 65). Даже если для глаза человека различия в окраске яиц очевидны, некоторые виды птиц не дискриминируют такие яйца, в чем также проявляется определенная универсальность яиц кукушки «вьюркового» типа.

В дальнейшем происходило видоизменение фона (осветление — затемнение) и усложнение структуры рисунка (пятна — точки — черточки — линии) (рис. 65). Считается, что пятна являются наиболее древним структурным образованием рисунка (Климов, 1997). Кроме того, усложнялась окраска фона и рисунка с включением других пигментов (порфирина). Уменьшение размера точек рисунка приближало внешний вид яйца к типу «белой трясогузки» (A_{2-4}); уменьшение количества, но увеличение размера точек и пятен — к типу «камышевок» (D_{2-4}); увеличение

количества (густоты) пятен и точек — к типу «конька» (B_4). Видоизменение элементов рисунка (появление черточек-штрихов, линий, размытых пятен и т.д.) определяло сходство с яйцами славков, овсянок (C_{2-4} , D_{2-3} , E_{3-4}).

Естественно, такие изменения общего характера окраски яиц кукушки происходили «не сами по себе». Огромная роль в процессе появления яиц кукушки мимикрирующих яйца определенных видов-воспитателей, принадлежит самим хозяевам, точнее комплексу факторов, определяющих дискриминационное поведение хозяев по отношению к внешнему виду яиц.

Ниже мы рассмотрим основные гипотезы, объясняющие сходство окраски яиц гнездовых паразитов и их хозяев, в свете некоторых фактов, одни из которых соответствуют, а другие противоречат этим гипотезам.

8.1.4.4. Основные гипотезы, объясняющие сходство окраски яиц гнездовых паразитов и их хозяев. Биологические (экологические) расы гнездовых паразитов.

Сходная окраска яиц гнездовых паразитов и яиц их видов-хозяев является или результатом близкого родства (черноголовая древесная утка — *Heteronetta atricapilla*; медоуказчики — *Indicatoridae*; трупялы — *Molothrus*, *Scaphidura*; вдовушки — *Viduiinae*), или имеет приспособительный характер (кукушковые — *Cuculidae*).

В случаях родства изменения внешнего вида яиц, видимо, происходили параллельно и у видов — гнездовых паразитов и хозяев под воздействием общих экологических факторов. Паразитирование кукушек в гнездах неродственных групп видов повлекло за собой и значительные преобразования внешнего вида их яиц, так как, кроме факторов среды, на выживаемость яиц стал влиять и «отбор» хозяевами.

Кратко рассмотрим основные гипотезы, объясняющие механизмы поддержания связей кукушек с определенными видами-хозяевами, выдвинутые исследователями.

А. Ньютон первым предположил, что кукушка (как вид) подразделяется на группы, паразитирующие на определенных видах и откладывающих определенный тип яиц (Newton, 1893; цит. по Н. 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 (Chance, 1922, 1940; Baker, 1913, 1942; цит. по N. V. Davies, M. Brooke, 1988; и др.). 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 (см. подробнее 3.4.2.). Накопление новых фактов со временем потребовало уточнения

или пересмотра выдвинутых ранее положений. К настоящему времени предложены следующие 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 R. Winfree, 1999; Chance, 1922, 1940; Baker, 1913, 1942; цит. по N. V. Davies, M. Brooke, 1988). Эта гипотеза была поддержана также результатами радиотелеметрии (Wyllie, 1975; Droscher, 1988; Nakamura, Miyazawa, 1997, цит. по E. Edvardsen et al., 2001) и генетическими исследованиями (Gibbs et al., 2000).

Гипотеза филопатрии. Высказывания о высокой привязанности самцов и самок кукушек к территории, что способствует образованию территориальных брачных групп, связанных с одним видом-хозяином, появились давно (Gensbøl, 1962). Однако развитие эта гипотеза получила после накопления результатов кольцевания, подтвердивших филопатрию (Michocki, 1965; De Smet, 1973; Seel, 1977; Payn, 1977; Glue, 1986; Gärtner, 1987). То есть возвращение кукушек на территорию рождения или размножения обеспечивает поддержание связей с определенными видами-воспитателями (Brooke, Davies, 1991).

Гипотеза местообитания. Согласно этой гипотезе кукушки связаны не с одним, а с группой видов-хозяев, населяющих определенные (однотипные) местообитания и откладывающих похожие по окраске яйца (Moksnes, Røskaft, 1995). В подтверждение этой гипотезы приводятся факты нахождения яиц кукушки типа «славки» в гнездах нескольких видов. То есть кукушки приспособляются к паразитированию гнезд группы видов размножающихся в сходных местообитаниях. В среднем 76,5 % всех яиц подкладываются кукушками в гнезда основного хозяина, и видов размножающихся здесь же. Такая тактика паразитирования гнезд характерна и для некоторых видов трупялов. Среди них есть виды, ориентированные на определенного хозяина, и виды, паразитирующие в гнездах группы различных видов. На этом основании С. Ротштейн выделил среди паразитических трупялов «специалистов» и «генералистов» (Rothstein, 1975a, 1978, 1982b).

Гипотеза гнездовой станции объясняет поддержание связи кукушки с видом-воспитателем импринтингом облика окружения места гнезда, в котором она выросла. Когда кукушки достигают половозрелости и расселяются на новые территории, они ищут похожие (импринтингованные ранее) участки и находят там же гнезда вида-хозяина (Teuschl et al., 1998; Vogl et al., 2002).

Нам кажется, что перечисленные гипотезы не противоречат, а взаимно дополняют друг друга. Они наряду с демонстрацией механизмов взаимосвязей кукушек с определенными видами-воспитателями показывают и пути поддержания различных окрасочных типов яиц кукушки. Однако удовлетворительными эти гипотезы можно признать только в случаях хорошей мимикрии яиц, которая встречается не так уж и часто.

В соответствующих разделах (8.1.4.2.) мы специально рассматривали дискриминационное поведение хозяев и факторы, обуславливающие прием или выбраковку яиц гнездовых паразитов видами-воспитателями. Здесь же попытаемся выделить наиболее значимые факторы, ведущие к выработке определенных окрасочных типов яиц, на примере обыкновенной кукушки.

Многочисленные наблюдения и специальные эксперименты показали, что дискриминацию яиц кукушки хозяевами следует признать самым сильным избирательным давлением. Именно от реакции вида-хозяина на подложенное яйцо, в первую очередь, зависит его дальнейшая судьба. Однако взаимоотношения гнездового паразита и хозяина не изолированы и происходят на фоне воздействия множества других факторов окружающей среды.

В эволюции окрасочного полиморфизма и мимикрии яиц кукушки дискриминация непохожих яиц хозяином, вероятно, была не единственным фактором отбора. А. Уоллисом (Wallace, 1889; цит. по N. Davies, M. Brooke, 1988) высказано предположение о возможном влиянии также и хищничества. По его мнению, на развитие мимикрии (или, по крайней мере, общего сходства) яиц кукушки и видов-хозяев оказывают влияние хищники, так как кладки, содержащие резко выделяющиеся яйца кукушки, могут элиминироваться хищниками в первую очередь. Позднее такую же точку зрения высказал Харрисон (Harrison, 1968). Нами проведены соответствующие расчеты для гнезд белой трясогузки, осмотренных в 1972—1983 гг. в районе Окского заповедника. По наблюдениям за судьбой 96-ти яиц кукушки в гнездах белой трясогузки установлено, что их гибель по причине разорения составляет 16,7 %. В гнездах белой трясогузки «без кукушки» этот показатель составляет 23,2 % (n=880). То есть наличие яйца кукушки не приводит к повышенной гибели гнезд трясогузки. Однако необходимо учитывать, что белая трясогузка относится к закрытогнездящимся видам, у которых, как известно, адаптивная к окружающей среде окраска яиц встречается очень редко. Для открытогнездящихся видов демаскирующая окраска яиц кукушки, вероятно, может усиливать элиминирующее действие отбора хищниками.

Для проверки данного предположения мы провели соответствующие расчеты по материалам детальных, многолетних наблюдений Н. П. Кныша в Сумской области (Украина) за гнездами болотной камышевки (Кныш, 1999, 2000). Гибель кладок камышевки по причине разорения составляла 23,2—45,0 % ежегодно, в среднем — 37,3 % от числа отложенных яиц. Гибель яиц (кладок), содержащих яйца кукушки, составила только 8,2 %, и даже с учетом уничтожения яиц другими самками кукушки — 16,3 %, что значительно ниже, чем в первом случае. Эксперименты Н. Дэвиса и М. Брука также показали, что различия в гибели гнезд с подражательными и неподражательными по окраске яйцами-моделями кукушки в кладках тростниковой камышевки от хищничества несущественны (Davies, Brooke, 1988). В то же время следует иметь в виду и такой аспект этой проблемы, как особенности различения цвета птицами и млекопитающими. Общеизвестно, что приспособительная окраска яиц птиц, особенно у наземных открытогнездящихся видов, минимизирует уровень их гибели от хищников. Однако оценка степени такой адаптированности

у человека и хищников может быть различной из-за особенностей восприятия окраски. Так, исследование защитного значения окраски скорлупы яиц южноамериканской крачки (*Sterna hirundinacea*) показало, что существует четкая взаимосвязь между специфической окраской яиц, грунта и уровнем хищничества. Выживание яиц с зеленоватой окраской было выше, чем яиц другого цвета, особенно в колониях с высоким уровнем хищничества. Хотя, на взгляд исследователей, зеленоватые яйца на поверхности земли выделялись сильнее, чем яйца других окрасок. Это свидетельствует о том, что визуальное восприятие человека отличается от восприятия хищника, и для глаза хищника «выделяющиеся» зеленоватые яйца были менее заметны (Blanco, Bertellotti, 2002). То есть отбор, видимо, шел не только по пути выработки сходства окраски яйца кукушки и вида-воспитателя (отбор хозяином), но и по пути сохранения общей маскирующей окраски яиц (отбор хищниками). Выявить такой отбор сложно, потому что хищники ориентированы на поиск, главным образом, гнезд, а не яиц. В то же время полностью исключать влияние хищничества, по нашему мнению, не следует.

В ряде исследований было также выяснено, что степень дискриминации яиц кукушки хозяевами положительно коррелирует с высоким уровнем межкладковой и низким уровнем внутриккладковой изменчивости яиц (Rose, 1982; Øien, Moksnes, Røskaft, 1995; Stokke et al., 1999; Soler, Møller, 1996, цит. по В. Stokke et al., 2002). Б. Стокке, А. Мокснес и Е. Роскафт установили, что у североамериканских видов воробьинообразных не наблюдается взаимосвязи между вариабельностью кладки и уровнем дискриминации яиц. Учитывая, что в Северной Америке нет облигатных гнездовых паразитов, откладывающих мимикрирующие яйца, эволюцию внешнего вида яиц (снижение внутриккладковой изменчивости) у европейских воробьиных можно рассматривать, как результат влияния паразитизма кукушки (Stokke, Moksnes, Røskaft, 2002). В то же время низкая вариабельность яиц в пределах кладки (по сравнению с межкладковой) характерна для многих воробьинообразных, в том числе и не являющихся хозяевами кукушки. Возможно, что эта особенность начала развиваться ранее, под влиянием внутривидового гнездового паразитизма. Кроме того, считается, что общее направление эволюции антипаразитического поведения шло по пути выработки способности опознавать хозяевами собственные яйца, а не яйца вида-паразита (Rothstein, 1982a; Moksnes, 1992).

Н. Дэвисом и М. Бруком высказана мысль, что уничтожение кукушкой яиц других самок при подкладке своего яйца может рассматриваться как фактор отбора (Davies, Brooke, 1988; Davies, 1999). Действительно, в ряде исследований отмечены случаи изъятия второй самкой кукушки яйца, подложенного первой самкой (Wyllie, 1975; Gehringer, 1979; Davies, Brooke, 1988; Кныш, 2000). Однако можно ли отнести эти случаи к направленному изъятию кукушкой ранее отложенного яйца другой самки? Подкладка яйца «в обмен» характерна для многих облигатных гнездовых паразитов. Все виды родов *Cuculus* и *Chrysococcyx* удаляют яйцо хозяина из гнезда перед откладкой собственного. Такое же поведение известно и для ряда других видов облигатных гнездовых паразитов: *Clamator glandarius*, *Cacomantis variolosus*, *Eudynamis scolopacea*, *Eudy-*

namis taitensis, *Scythrops novaehollandiae*, *Indicator variegatus*, всех видов *Molothrus*, *Anomalospiza imberbis*. То есть самка гнездового паразита может удалить яйцо, отложенное предыдущей паразитической самкой, случайно вместо яйца хозяина. Для убедительной трактовки этих случаев как проявления внутривидовой конкуренции различных самок кукушки, по нашему мнению фактов пока недостаточно.

При характеристике успешности размножения обыкновенной кукушки (раздел 3.6.) мы указывали на возможную негативную роль массового коллектирования яиц. Очевидно, что в такие коллекции в первую очередь попадали кладки, где яйцо кукушки имело отличия в окраске по сравнению с яйцами хозяина. Очень сходные яйца, соответственно, чаще могли быть пропущены коллекционерами, а элиминации подвергались в основном немимикрирующие яйца кукушки. Однако, чтобы коллектирование можно было считать одним из факторов отбора, необходимо представлять масштабы этого явления. А. Мокснес и Э. Роскафт в 27-ми музейных коллекциях насчитали более 12 тысяч кладок различных видов птиц с яйцом кукушки (Moksnes, Røskaft, 1995). Возможно, общее количество яиц обыкновенной кукушки в музеях мира составляет десятки тысяч.

Среди гипотез, объясняющих присутствие немимикрирующих яиц облигатных гнездовых паразитов в гнездах многих видов-хозяев, в том числе и основных воспитателей, наиболее распространенными являются теории «эволюционной задержки» и «эволюционного равновесия».

Поскольку гнездовые паразиты эксплуатируют родительскую заботу видов-воспитателей, что значительно снижает их собственный репродуктивный успех, хозяева должны вырабатывать защитные (антипаразитарные) свойства, в то время как вид-паразит — постоянно совершенствовать паразитизм. Этот тип взаимодействия называют коэволюцией паразита и хозяина, когда прогресс (опережение) одной стороны обуславливает ответ другой (Dawkins, Krebs, 1979; цит. по F. Takasu, 1998b).

Теория «эволюционной задержки» подразумевает относительно недавнее паразитирование кукушки в гнездах какого-либо вида и поэтому совершенная мимикрия ее яиц находится еще в стадии становления (Промптов, 1941; Becer, 1972; Schonwetter, 1967; цит. по K. Gärtner, 1982; Rothstein, 1975b, 1982b; 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 (см. 8.1.4.2.2.). С другой стороны, у целого ряда видов-воспитателей вообще не наблюдается направленной элиминации непохожих яиц гнездовых паразитов (лесная завирушка, зарянка и другие). Это одно из основных и существенных противоречий в теории подразделения кукушек на расы, основанной 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 опреде-

ленные «универсальные» морфы яиц кукушки, которые сходны с окраской сразу нескольких видов-хозяев и могут быть приняты ими (например, «вьюрковая» или «славковая»). По нашим данным, среди 75-ти яиц кукушки «вьюркового» типа из гнезд семи видов-воспитателей, 94,7 % обнаружены в гнездах белой трясогузки, зарянки и лесной завирушки. Даже если принять, что все случаи находок кукушки на северо-западе Европейской части России и в Прибалтике у вьюрка и зяблика ($n=70$, см. раздел 3.7.1.1.) связаны с «зябликовой=вьюрковой» окраской яиц кукушки, — это все равно меньше, чем количество находок таких яиц у трясогузки, зарянки и лесной завирушки. Поэтому совершенно неоправданна критика Н. Н. Балацким (1994) рассуждений А. С. Мальчевского (1987). Н. Н. Балацкий пишет: «Формальный подход А. С. Мальчевского (1987) с позиции широкого полиморфизма в окраске яиц кукушки без соответствующего оологического анализа послужил неправильному выводу, что «зябликовый» тип яиц кукушки может существовать в природе в отрыве от конкретной экологической расы вида-паразита». По нашим данным, не просто может, а реально существует и на огромном пространстве ареала кукушки! Увлечение описанием мелких деталей окраски яиц чаще всего заводит «в тупик» при попытках связать экологические расы кукушки с морфологией ее яиц.

В Чешской республике наиболее обычной морфой яиц кукушки является «славковая», которая обнаружена в гнездах 20-ти видов-воспитателей из 24-х 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-ти видов *Sylvia* (Moksnes, Røskoft, 1995). Всего в Западной и Восточной Европе описано около 20-ти основных морф окраски яиц обыкновенной кукушки (Perrin de Brichambaut, 1993; Нумеров, 1993; Alvarez, 1994; Moksnes, Røskoft, 1995, и другие). Напомним, что на указанном участке ареала яйца кукушки обнаружены в гнездах 136-ти 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: «славковый», «камышевковый», «сорокопутовый», «заряночий», «трясогузковый», «вьюрковый», «коньковый» и «овсяночий».

Теория «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 выбрасыванию (повреждению) собственных яиц. При невысоких уровнях паразитизма «затраты» превышают «выгоды», поэтому отбор препятствует превращению всех особей в популяции хозяина в «режекторов». Возможное влияние ошибок распознавания на дискриминацию яиц гнездовых паразитов первым отметил Е. Дженнер (Jenner, 1788; цит. по R. Winfree, 1999). В дальнейшем теория «эволюционного равновесия» была обоснована наблюдениями А. Лотема, Х. Накамуры, А. Захави и математическими моделями Ф. Такасы (Lotem, Nakamura, Zahavi, 1991, 1992, 1995; Takasu et al, 1993; Takasu, 1998a, b).

Наше понимание основ взаимосвязей облигатных гнездовых паразитов с видами-хозяевами ближе к теории «эволюционного равновесия», но механизмы этих взаимоотношений представляются несколько шире.

Рассматривая вопросы, связанные с окраской яиц гнездовых паразитов (3.4.2., 4.4., 8.1.4.3.) мы отмечали наличие определенных «универсальных» типов окраски. Для обыкновенной кукушки это «вьюрковый» и «славковый» типы. Беловатые с мелкими коричневыми крапинками яйца буроголового коровьего трупиала подходят на некое обобщенное яйцо североамериканских воробьиных (Rothstein, 1975a, 1978a). 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 отдалённых районах. Например, обыкновенная горихвостка — основной вид-воспитатель кукушек, откладывающих голубые яйца в локальных районах Голландии, Словакии, Латвии, Литвы, Ю.-З. Финляндии, Германии (Галле, Магдебург, Рейнланд-Пфальц), европейской территории России (Ленинградской, Воронежской, Тамбовской областях). Эти территории разделены сотнями и тысячами километров и только прямым расселением молодых самок кукушки объяснить такую своеобразную географию сложно. Как мы указывали ранее (3.1.2.), 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. Ареалы первых двух видов полностью охватываются ареалом кукушки, а у трясогузки он также совпадает, но несколько больше. И практически везде в местах совпадения ареалов у этих видов отмечены находки яиц и птенцов кукушки. 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 славок, жулана встречаются, как правило, сходные по окраске яйца кукушки, так как у этих открытогнездящихся видов хорошо выражено поведение дискриминации отличающихся по окраске яиц. И такие (похожие) яйца кукушки находили в гнездах указанных видов на территории Германии, Бельгии, Чехии, Польши, Румынии, Украины, Молдавии, Прибалтики, лесостепной части ЕТР, Западной Сибири и Средней Азии. Появление мимикрирующей окраски в результате самостоятельного отбора в каждой из этих то-

чек представляется маловероятным. Гораздо более логичным объяснением может быть расселение кукушек, откладывающих такие типы яиц (вероятно из Западной Европы). Но опять же по причинам удаленности районов это происходило скорее всего не прямым расселением, а постепенно через «универсальные» виды на соседних территориях.

Определенным элементом «эволюционного равновесия» можно считать также и различную степень паразитирования отдельных популяций 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. То есть среди факторов, оказывающих негативное влияние на успешность размножения какого-либо вида, гнездовой паразитизм является одним из многих других и часто не самым существенным фактором.

Возвращаясь к понятию биологических рас у облигатных гнездовых паразитов и механизмам их поддержания, отметим следующее. Считается, что кукушки подразделяются на расы, симпатричные видам-воспитателям, и подкладывают мимикрирующие яйца в гнезда определенных хозяев. Основным признаком расы в данном случае является окраска яйца. Однако множество приведенных выше фактов несоответствия окраски яиц кукушки и яиц видов-хозяев не могут быть объяснены с помощью такого подхода. До недавнего времени оставался открытым вопрос о влиянии самца кукушки на окраску яиц «дочерей». Большинство исследователей на основе теоретических рассуждений с позиций генетической логики или экспериментальных работ допускали такое влияние (Southern, 1954; Gensbøl, 1962; Harrison, 1968; Gärtner, 1982, и другие). Однако недавнее изучение этого вопроса с помощью современных генетических методов позволило установить, что окраска яиц наследуется только по самочьей линии, и каких-либо генетических отличий самок различных рас не наблюдается (Gibbs et al., 1996, 2000).

По нашему мнению, 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-воспитателей немимикрирующих яиц гнездовых паразитов, географическое распространение различных рас и механизмы их поддержания. Именно по «хозяину», а не по морфологии, принято выделение экологических рас у паразитических видов беспозвоночных.

Таким образом, эволюция гнездового паразитизма в целом и приспособительной окраски яиц обыкновенной кукушки шла по пути сочетания узкой специализации и универсализма:

- выраженный окрасочный полиморфизм яиц различных самок кукушки и в то же время каждая из них всю свою жизнь откладывает яйца стабильной окраски и размеров;
- огромное разнообразие окраски яиц, связанное с индивидуальными особенностями каждой самки и небольшое число основных общих морф;
- специализация каждой самки к определенному хозяину, а кукушки в целом как вида — к широкому кругу видов-воспитателей;

- высокий уровень паразитизма гнезд основных видов-воспитателей и, соответственно, существенное негативное воздействие на успешность их размножения в локальной точке ареала и единицы или даже доли процентов среди других причин гибели по всему ареалу этих видов-хозяев.

8.2. ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ И ЭВОЛЮЦИИ ГНЕЗДОВОГО ПАРАЗИТИЗМА.

8.2.1. Факультативный внутривидовой гнездовой паразитизм.

В настоящее время внутривидовой паразитизм зарегистрирован у 303 видов, относящихся к 61-му семейству 17-ти 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 %. Значительное распространение внутривидового паразитизма у неворобьиных определяется их биологическими особенностями, а также в определенной степени характеризует и уровень изученности различных групп и видов. Например, среди всех видов неворобьиных 74,9 % относятся к наиболее хозяйственно значимым и изученным группам (гусеобразные, курообразные и ржанкообразные).

Рассмотрим некоторые основные предпосылки и факторы, определяющие проявление внутривидового гнездового паразитизма и его частоту. К ним относятся, с одной стороны, биологические особенности отдельных групп, видов и популяций птиц, с другой — прямое и опосредованное влияние абиотических, биотических и антропогенных факторов среды.

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, еще не размножавшихся самок, по различным причинам самостоятельно не гнездится. В то же время они постоянно находятся на территории и физиологически способны к размножению. Они могут замещать самок из пар, выбывших 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), гуменника (Сыроечковский, 2001), обыкновенного скворца (Нумеров, 1991; Sandell, Diemer, 1999). Паразитические самки обыкновенного гоголя были в среднем моложе ($1,9 \pm 0,29$), чем самки в чьи гнезда они подкладывали яйца ($2,7 \pm 0,60$) (Ahlund, Andersson, 2001).

Повышение плотности популяции и, как следствие, возникновение дефицита мест, пригодных для гнездования, часто происходит под воздействием неблагоприятных природных (климатических) факторов. Для гусеобразных и ржанкообразных это в основном скорость таяния снега и резкие колебания уровня воды (Скрябин, 1967; Сыроечковский, 1979; Леонович, Вепринцев, 1980; Гуртовая, 1985; Козлов, 1986; Colwell, 1986; Lank et al., 1989; Mehlum, 1991; Sørensen, 1993, и другие).

Существенное повышение плотности популяции может быть вызвано также при проведении мероприятий по привлечению птиц с помощью искусственных гнездовий. В отдельных случаях создавались условия гнездования типично одиночно размножающихся видов, сходные по плотности с колониальным. При этом уровни внутривидовых подкладок яиц достигали чрезвычайно высоких значений (Delnicki, 1973; цит. по J. Eadie et al., 1998; Semel, Sherman, 1995).

Высокие уровни гнездового паразитизма часто являются результатом сочетания высокой плотности гнездования и неизбежной при этом гибели кладок, которая стимулирует внутривидовые подкладки яиц. Взаимосвязь уровня хищничества и паразитизма показана для белого гуся (Сырочковский, 1979), каролинской утки (Semel, Sherman, Byers, 1988, 1990), американской лысухи (Lyon, 1991), камышницы (McRae, 1997), обыкновенного гоголя (Pöysä, 1999a,b), шилоклювки (Hötker, 2000b) и других видов.

Определенная взаимосвязь количества и доступности объектов питания (опосредованное влияние факторов среды) с уровнем внутривидового паразитизма обнаружена в шт. Индиана и Канзас (США) у желтоклювой американской кукушки (*Coccyzus americanus*) (Nolan, Thompson, 1975; Fleischer, Murphy, Hunt, 1985).

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. Однако с позиции этих факторов невозможно дать исчерпывающие объяснения всех зарегистрированных случаев внутривидового паразитизма. Существуют и другие причины, связанные со спецификой гнездовой биологии некоторых групп (видов) и особым поведением отдельных самок.

В целом для большинства видов, у которых зарегистрированы случаи внутривидового паразитизма, характерно устройство открытых гнезд (73 %), закрытогнездящиеся составляют, соответственно, 23 %. Доля одиночно гнездящихся видов (58,5 %) несколько выше, чем 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, ~3 % — у открытогнездящихся видов и ~11 % — у размножающихся колониально (агрегированно) и ~7 % закрытогнездящихся видов. Как видим, показатели второй группы видов в 2,5—5,5 раза превышают таковые первых двух, хотя, возможно, свой отпечаток накладывает различная степень изученности этих групп видов.

Тем не менее, типичная колониальность и склонность к агрегированному гнездованию ряда видов поганкообразных, гусеобразных, ржанкообразных и воробьинообразных предопределяют высокую частоту и интенсивность внутривидового паразитизма. Образование смешанных (многовидовых) колоний также увеличивает вероятность внутривидовых подкладок яиц (Козлов, 1986; Суханова, 1988, 1996; Sayler, 1992; Кошелев

и др., 1998). Кроме того, распространенность гнездового паразитизма у выводковых видов связывают с относительно невысокими затратами хозяев на уход за птенцами (Sørensen, 1992; Beauchamp, 1997, 1998; Eadie, Semel, Sherman, 1998; Winfree, 1999).

Как мы уже упоминали, у одиночно гнездящихся гусей, казарок и крохалей уровни внутривидового паразитизма обычно не превышают 10%, у нырков и савок — 15—30 %, составляя в среднем 9,3 %. В группе закрытогнездящихся видов (древесные утки, пеганки, гоголи и другие) доля кладок с подложенными яйцами достигает 70—95 %, в среднем — 40,9 %. У них также выше и интенсивность паразитизма.

Особенно показательной выглядит ситуация при сравнении пар близкородственных видов или популяций одних и тех же видов, различающихся условиями гнездования. Например, у открыто и одиночно гнездящегося длинноносого крохала (*Mergus serrator*) средний уровень паразитизма составлял 6,0 % (Ардамацкая, 1963; Лиллелехт, 1975), а в случае полукOLONиального гнездования этого вида в условиях острова — 64 % (Young, Titman, 1988). У закрытогнездящегося, но не колониально близкородственного вида — хохлатого крохала (*M. cucullatus*) наблюдалась частота паразитизма 21—36 % (Morse et al., 1969; Bouvier, 1974, все цит. по F. Rohwer, S. Freeman, 1989). Среди гусеобразных наиболее высокие уровни внутривидового паразитизма отмечены при сочетании колониальности и закрытого гнездования, например, у осенней утки (*Dendrocygna autumnalis*) — 74—91 % (Delnicki, 1973; цит. по J. Eadie et al., 1998; McCamant, Bolen, 1979; цит. по F. Rohwer, S. Freeman, 1989). Другим примером может служить пара видов голубеобразных — вяхирь (*Columba palumbus*) и клинтух (*Columba oenas*). У первого, открытогнездящегося вида, частота внутривидового паразитизма составляет 0,2—0,5 % (Murton, 1958; Saari, 1979; цит. по S. Cramp, 1985). У второго, закрытогнездящегося вида, подкладки яиц другими самками могут достигать 15 % (Delmee, 1954; цит. по S. Cramp, 1985).

Сравнительный анализ биологии гусеобразных и курообразных показывает, что, несмотря на множество сходных черт, уровни внутривидового паразитизма у первых достигают 80—90 %, а у вторых составляют 1—8 %. Этому способствует более высокая доля видов среди гусеобразных, гнездящихся колониально, в закрытых или полузакрытых полостях и имеющих большее число яиц в кладке. Значимость этих факторов, определяющих различную частоту внутривидового паразитизма, подчеркивают Е. Геффен и Й. Йом-Тов (Geffen, Yom-Tov, 2001). Общая схема взаимосвязей различных факторов и уровня внутривидового паразитизма показана на рис. 66.

В поведении самок, осуществляющих подкладку яиц в чужие гнезда, отмечали некоторые черты, сходные с поведением облигатных гнездовых паразитов. К элементам такого поведения можно отнести скрытное поведение, откладку яиц в неполные кладки во время отсутствия самки-хозяйки гнезда (Bezzel, 1961; Weigmann, Lamprecht, 1991; Robertson, Watson, Cooke, 1992), а также очень быструю откладку яйца (Brown, Bomberger Brown, 1990). В то же время подобное поведение отмечали редко и только у отдельных особей, что с большой натяжкой можно ха-

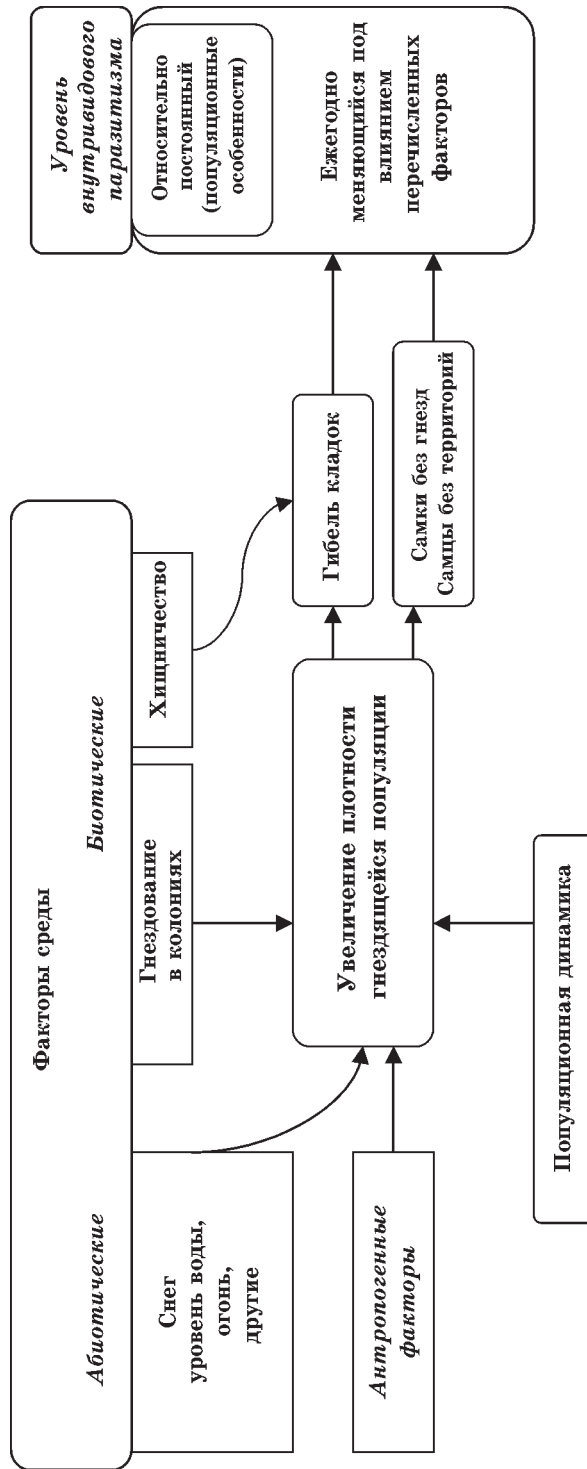


Рис. 66. Общая схема взаимосвязей различных факторов и уровня внутривидового паразитизма. Common scheme of interrelations between different factors and frequency of intraspecific parasitism.

рактизовать как определенную направленную тактику. Например, в случаях, когда самка-хозяйка находилась на гнезде, яйцо откладывалось паразитической самкой рядом с гнездом, что известно как явление «сброса» яйца. Однако иногда и в таких случаях яйцо могло оказаться в гнезде, что уже связано с поведением хозяйки гнезда. Как показывают исследования и полевые эксперименты, склонность к закатыванию яиц в свое гнездо проявляется у многих видов птиц. Наиболее известны в этом отношении гусеобразные (Bezzel, 1961; Amat, 1985; Чернов, 1991) (подробнее см. 5.2.1.). Кроме того, в эксперименте самки белохвостой куропатки (*Lagopus leucurus*) делали это в течение 30 секунд (Giesen, 1978). Возвращение яйца в гнездо пастушкой (*Rallus longirostris*) отмечено после смещения яиц в результате сильных штормов и экстремально высоких приливов (Pettingill, 1938; цит. по Kosten, 1982). В экспериментах, проведенных в мае—июле 1977—1978 гг. в Нью-Джерси (США), птицы возвращали клювом яйца в 83 % случаев обычно в течение того же дня (Kosten, 1982). Специальное исследование поведения озерной чайки, проведенное К. Дрождеком, показало, что расстояние от выкатившегося яйца до гнезда играет наиболее существенную роль в возвращении яиц. Пороговая дистанция, до которой выявляется стимуляция к возвращению яйца, составляет 30 см (плотность гнездования не влияет). Кроме того, имеют значение и число выкатившихся яиц, и их окраска. Чайки возвращали до 12-ти яиц, в среднем — 6,7, предел обычно определяется размером гнезда. Размер собственной кладки не влияет на количество возвращаемых в гнездо яиц и их моделей. По окраске и размеру чайки предпочитали яйца наиболее типичные, близкие к естественным (Drozdek, 1991a, б).

Значительная часть паразитических яиц попадает в кладки уже после их завершения и начала насиживания, что свидетельствует об отсутствии четкой синхронизации и специального подбора гнезда паразитическими самками, как у облигатных гнездовых паразитов. В таких случаях большинство этих яиц гибнет (Шинкаренко, 1979; Young, Titman, 1988; Davies, Baggot, 1989; Lank et al., 1989; Yamaguchi, 2000, и другие).

Одной из главных причин широкого распространения и высокой частоты внутривидового паразитизма среди гусеобразных М. Андерссон считает нательную филопатрию (Andersson, 2001). Высокий уровень возвращения молодых в район рождения увеличивает вероятность родственных отношений особей в популяции. Например, возвращающиеся молодые самки (*Vucephala clangula*) паразитируют в гнездах их генетических матерей или сестер более часто, чем это можно было ожидать случайно. В этой ситуации распространение генов через близкородственных особей могло бы благоприятствовать внутривидовому паразитизму у уток (Andersson, Eriksson, 1982; Andersson, Ahlund, 2000). Однако в случае близкородственных отношений с самцами (отцами, братьями) возможны и негативные последствия. Например, при кооперативном гнездовании самки камышницы находились, как правило, в родственных отношениях и, видимо, поэтому наблюдалась более низкая выживаемость молодых из-за близкородственных скрещиваний. В случаях гнездового паразитизма хозяйка гнезд и паразитические самки не были родственниками, и выживаемость была выше (Gibbons, 1986; McRae, 1996).

Негативные последствия внутривидового паразитизма, особенно у видов с матуранатным типом развития, видимо, не столь существенны, так как относительно невысоки репродуктивные затраты хозяев паразитированных гнезд. Это определяет слабое давление отбора против паразитизма и, соответственно, отсутствие у этих видов выраженных «антипаразитных» стратегий.

В то же время высокочастотный внутривидовой гнездовой паразитизм, зарегистрированный для некоторых видов, все же ведет к некоторым поведенческим адаптациям и со стороны хозяев. Они направлены на предотвращение или минимизацию потерь от паразитизма. Среди них можно отметить синхронизацию начала кладок. Сжатие времени откладки яиц (например, у обыкновенного скворца до 7—10 дней) сокращает «наиболее удобный» период для подкладки яиц и может рассматриваться как механизм минимизации потерь хозяев гнезд от внутривидовых подкладок яиц.

Еще одним важным поведенческим механизмом, препятствующим внутривидовому паразитизму, является активная охрана гнезда, которая отмечена у ряда видов (Emlen, Wrege, 1986; Yamaguchi, 1997; Whittingham, Dunna, 2001, и другие).

Общей стратегией защиты при внутривидовом паразитизме является удаление хозяином гнезда всех яиц, появившихся до начала собственной кладки. Такое «антипаразитное» поведение наблюдали у многих видов, причем и у самок и у самцов (Emlen, Wrege, 1986; Bischoff, Murphy, 1993; Eens, Pinxten, 1999, и другие). Некоторые самки начинали насиживание яиц в процессе их откладывания, увеличивая тем самым время пребывания в гнезде. Эксперименты с подкладкой яиц показали, что лишь после откладки 2—4 яиц камышницы принимали чужие яйца. Видимо, к этому времени «стоимость» оставления гнезда превышала «стоимость» паразитизма. При появлении чужих яиц в более ранний период птицы бросали кладку (McRae, 1995).

Еще более совершенной формой защитного поведения является способность опознавать яйца своих кладок (Victoria, 1972; Rothstein, 1975a, 1982a; Baerends, Rhijn, 1975a,b; Bertram, 1979; Todd, 1987; Jackson, 1988; Schaffner, 1990; Lyon, 1992; Sørensen, 1995). Мы считаем, что это свойство сформировалось у многих видов птиц именно под воздействием внутривидовых подкладок яиц.

Таким образом, высокочастотный факультативный внутривидовой паразитизм способствовал выработке различных форм защитного поведения, которые совершенствовались впоследствии у видов-хозяев облигатных гнездовых паразитов.

А. Цинком (Zink, 2000) высказано предположение, что внутривидовой паразитизм может быть успешной стратегией, если имеет минимальные затраты (или выгоден для хозяина) и существенно увеличивает продуктивность популяции. 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 (Nee, May, 1993). Существуют и примеры явно положительного эф-

фекта. Так, на островах озера Сарыкамыш (Ташаузская обл., Туркмения), по наблюдениям В. Ю. Чернова (1990), уровень паразитизма в гнездах красноносого нырка, кряквы, серой утки и пеганки достигал 55 %, и в среднем 13,7 % всех отложенных яиц оказывались вне гнезд. Анализ изменений доли разоренных гнезд и количества яиц вне гнезд за пять лет показал их четкую взаимосвязь ($r = -0,8$). То есть чем больше было разбросано яиц по острову, тем меньше было разорено гнезд. В итоге кладки с паразитическими яйцами давали в 2—3 раза больше птенцов, чем обычные (Чернов, 1990).

Результаты специального математического моделирования влияния уровня внутривидового паразитизма на стабильность популяции каролинской утки, проведенные Д. Эди и др. (1998), показали, что уровни выше 60 % могут иметь дестабилизирующий эффект. Более низкие уровни для этого вида не приводят к таким последствиям. 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 полузакрытых 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 эволюционной стратегии размножения — стремления оставить потомков.

Некоторые самки используют внутривидовые подкладки яиц как альтернативу обычному репродуктивному поведению, многие вынужденно. Первых можно условно назвать *настоящими внутривидовыми гнездовыми паразитами*. В популяциях большинства видов всегда имеется определенный резерв половозрелых самок, которые самостоятельно не гнездятся из-за конкуренции за ограниченные ресурсы размножения. Поведенческой стратегией таких самок в расширении своего репродуктивного успеха может быть внутривидовая подкладка яиц. Они используют различные тактики поведения в достижении успеха подкладки яиц: относительно синхронное (с самостоятельно гнездящейся частью популяции) начало откладки яиц; активный поиск неохранных гнезд; откладку яйца в незавершенную кладку; подкладку яйца в определенное время суток и иногда в «обмен». Некий постоянный, но невысокий уровень внутривидового паразитизма связан именно с наличием в популяции таких половозрелых самок. Для некоторых видов установлена передача по наследству (от матери к дочери) склонности к внутривидовому паразитизму (Weigmann, Lamprecht, 1991).

К другой группе (*вынужденных внутривидовых паразитов*) относятся самки, начавшие самостоятельное размножение, но гнезда которых погибли на стадии кладки. Для постройки нового гнезда необходимо время, а остановить откладку очередных яиц нельзя. У этих самок возможны различные варианты поведения — от откладки яиц в чужие гнезда (в том числе и брошенные) до сброса их (яиц) на землю. Доля таких самок в популяции колеблется по годам и определяется конкретными условиями территории, погоды, уровнем хищничества и т.д.

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 ряда видов гусеобразных (Bezzel, 1961; Sørensen, 1991, 1993; Eadie, Semel, Sherman, 1998; Bellrose, Holm, 1994, цит. по J. Eadie et al., 1998). По данным М. Эхлунда и М. Андерссона, самки обыкновенного гоголя, использующие двойную репродуктивную тактику, в итоге отложили в среднем 12,3 яйца в гнездо, что в 1,5 раза больше, чем непаразитические (7,9 яйца), и в 2,1 раза больше, чем только паразитические самки (5,8 яиц) (Ahlund, Andersson, 2001). Образно говоря, такие самки действовали по принципу «не клади все яйца в одну корзину». 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 (большинства) самок в популяции он никогда не сможет стать основной стратегией.

8.2.2. Обязательный гнездовой паразитизм.

Обязательный 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.

Большую часть этих черт мы рассматривали и анализировали выше (главы 3; 4; раздел 8.1.). Здесь же коснемся последнего из перечисленных свойств — способности обязательных гнездовых паразитов поддерживать целостность вида и связи с основными видами-воспитателями.

Механизмы конспецифичного опознавания у обязательных гнездовых паразитов. Рассматривая факультативный межвидовой паразитизм (см. 6.2.; 7.3.), мы указывали на такое возможное его последствие, как гибри-

дизация из-за переадресованного импринтинга. Облигатный паразитизм к таким последствиям не приводит, и это, 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. В этом смысле все виды гнездовых паразитов рассматривали как исключение среди птиц (Tinbergen, 1951, цит. по M. Soler, J. Soler, 1999; Hamilton, Orians, 1965). Однако накопленные за последующий период времени сведения позволяют несколько иначе взглянуть на эту проблему. Для 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 следования за самкой вида-хозяина и способны добывать корм независимо от выводка (Weller, 1967, 1968). Чувствительный период полового запечатления у гусеобразных начинается позднее, когда птенец уже ведет самостоятельный образ жизни. Видимо, это и есть механизм, блокирующий переадресованный импринтинг, характерный для факультативного паразитизма уток.

Птенцы-слетки буроголового коровьего трупиала, 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 приобретает 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, Smith, Hatch, 1996) и крикливого (Fraga, 1992, цит. по M. Soler, J. Soler, 1999) коровьих трупиалов, когда там уже находятся их подростки птенцы. Отмечены случаи кормления своих птенцов трупиалами (Friedmann, 1963). То есть определенные голосовые сигналы, внешний вид и особое поведение самок могут способствовать их импринтингу птенцами при контакте. В случае, если самка не возвращается (например, погибла), птенец мог бы использовать собственное оперение как своеобразную матрицу для идентификации вида. Значение визуальных стимулов, в частности, способности различать собственную окраску оперения птенцами трупиала, доказано специальными исследованиями М. Хобера (Hauber et al., 2000). В дальнейших наблюдениях М. Хобера и коллег было выяснено, что для идентификации конспецифичных особей может быть использован своеобразный «пароль» — специальный звук. В окрестностях Итаки (шт. Нью-Йорк) исследователи контролировали с помощью видеозаписи 15 птенцов коровьего трупиала в гнездах певчей зонотрихии (*Zonotrichia melodia*) и восточного феба (*Sayornis phoebe*). Установлено, что птенцы коровьего трупиала с 5—6-дневного возраста (открываются глаза) активно реагировали на особый, видоспецифичный звук взрослых трупиалов — «вибрацию». Впоследствии слетки реагировали и приближались к источнику такого звука достоверно

быстрее и более направленно по сравнению с любыми другими звуками (Hauber, Russo, Sherman, 2001). Авторы считают, что распознавание своего вида первоначально может быть вызвано «паролем» — специальной командой программы импринтинга. В данном случае роль такой команды выполняла звуковая вибрация (Hauber, Russo, Sherman, 2001). Подобный механизм-пароль (пронзительный звук или визг) распознавания вида недавно обнаружен у белоголовой зонотрихии (*Zonotrichia leucophrys*) (Soha, Marler, 2000).

Наряду с видовым опознаванием у буроголового коровьего трупиала обнаружены популяционные предпочтения у самок и самцов. Специальные эксперименты Т. Фрейберга с коллегами (Freeberg et al., 1999) показали, что самки коровьего трупиала из популяций шт. Индиана и шт. Южная Дакота (США) по-разному реагировали на самцов из этих популяций. В первой половине сезона размножения 15 (83,3 %), а в более поздний период 12 (66,7 %) из 18-ти самок отдавали предпочтение самцам с сходной системой функционального поведения (выросших в одной популяции). Одним из механизмов такого опознавания авторы считают популяционные различия в песне самцов, которые формировались в ранний период их жизни (Freeberg et al., 1999).

Для ряда видов кукушковых (*Cuculidae*) также зарегистрированы отдельные случаи кормления своих птенцов и появлений (присутствия) в это время у гнезд видов-хозяев, что, вероятно, можно рассматривать как важные элементы механизма видового импринтинга. Такое поведение наблюдали у четырех видов рода *Chrysococcyx*: бронзовой (*Chrysococcyx lucidus*), золотистой бронзовой (*Ch. cupreus*) кукушек, кукушки-дидрик (*Ch. caprius*) и бронзовой кукушки Клааса (*Ch. klaas*) (Worman, 1930, цит. по А.Н. Промтову, 1941; Friedmann, 1968, цит. по М. Soler, J. Soler, 1999; Benson, Serventy, 1957; Disney, 1963).

Наибольшее количество контактов взрослых особей и птенцов наблюдали у хохлатой кукушки (*Clamator glandarius*) (Mundy, Cook, 1977; Soler et al., 1994, 1995; Soler, Soler, 1999). Последняя серия работ выполнена М. Солером с соавторами в 1991—1992, 1994—1995 гг. в двух районах Испании и в 1996—1997 гг. во Франции. Это наиболее направленные и полные исследования взаимодействий взрослых особей облигатных гнездовых паразитов с птенцами. Все птицы были индивидуально помечены, а для части использованы радиопередатчики. В результате наблюдений было установлено, что взрослые хохлатые кукушки посещали гнезда, в которые ранее откладывали яйца. Особенно часто это происходило в последние дни нахождения птенцов в гнезде. После вылета из гнезд взрослые птицы поддерживали контакт с птенцами — держались поблизости и иногда кормили слетков (Soler et al., 1994, 1995; Soler, Soler, 1999). Для птенцов-слетков хохлатой кукушки известна такая интересная форма социального поведения, как образование небольших скоплений (Hidalgo, Redondo, 1988). Кукушата-слетки объединялись в группы по два-пять птенцов через 2—9 дней после оставления гнезда и держались в пределах 1032 м, в среднем — 205 м от гнезда. Причем вместе с ними никогда не было слетков сорок, с которыми они вместе воспитывались. Приемные родители — сороки — подкармливали слетков в среднем еще

33 дня. За все время наблюдений только два птенца из 62-х остались поодиночке. Такое поведение было выгодно для птенцов-слетков кукушки, так как, находясь в группе, они получали в среднем больше корма от вида-воспитателя. Взрослые кукушки при контактах с птенцами по несколько раз издавали характерные звуки, а в двух случаях — крик тревоги, который заставил птенца замолчать. Контакты взрослых кукушек с молодыми происходили независимо от того, были или нет последние их генетическими детьми (Soler et al., 1994, 1995; Soler, Soler, 1999). Таким образом, у хохлатой кукушки имеется комплекс поведенческих реакций, способствующих выработке конспецифичного запечатления молодыми птицами.

Несмотря на общую лучшую изученность паразитизма обыкновенной кукушки, наблюдения контактов взрослых и молодых особей единичны. С. Крэмп со ссылкой на другую работу приводит случай кормления взрослой кукушкой молодого кукушонка (Klein, 1911, цит. по S. Cramp, 1985). За время наших наблюдений на различных территориях случаи кормления взрослыми кукушками птенцов в гнезде или слетков не зарегистрированы. Встречи кукушек в районе гнезд белых трясогузок с подростками кукушатами отмечены неоднократно, но по общепринятой логике были отнесены нами к поведению «поиска гнезд» для подкладки яйца. Во время фотографирования из укрытия 14.07.1983 г. (р. Пра, Окский заповедник) кормления кукушонка белой трясогузкой в непосредственной близости от гнезда (несколько метров) появилась самка кукушки и издала характерный звук. В свете современных представлений вполне вероятно, что часть описанных ситуаций может быть отнесена к контактам взрослых птиц с птенцами.

Исключительно интересный случай наблюдал Н. Н. Семенов (письменное сообщение). Учитывая редкость подобных наблюдений в природе, приводим описание практически полностью. Гнездо лесного конька было обнаружено в середине июня 1974 г. в Демидовском районе Смоленской обл. недалеко от озера в окопе на глубине 1 м. В гнезде находилось одно яйцо хозяина и почти полностью оперившийся кукушонок. Для осмотра гнезда птенец был взят в руки. При этом он стал громко издавать звуки. Через некоторое время послышался сигнал, напоминающий «квохтание» курицы, и в 20 м появилась взрослая кукушка. Реакция птенца, в это время находящегося в руках, была неожиданной. Слетев с рук, птенец начал передвигаться в сторону кукушки. Взрослая птица также приближалась к птенцу, издавая тот же звук. Несколько раз кукушонок возвращался в гнездо, но, не просидев и полминуты, он выпрыгивал и устремлялся в сторону взрослой кукушки. Чуть позже прилетела самка лесного конька. Она перемещалась возле птенца, издавая характерный для этого вида сигнал беспокойства. Взрослая кукушка исчезла. Кукушонок по-прежнему продвигался в сторону, где была взрослая кукушка, даже после ее исчезновения. Причем реакции птенца на появление самки конька не было никакой.

Другой случай контакта взрослых и молодых кукушек описан В. В. Якименко (2001). В августе 2001 г. в Омской области наблюдали, как взрослая кукушка (глухая или обыкновенная) кормила молодую птицу. Обе птицы издавали своеобразные звуки, напоминающие «куак» или

«каак». Если молодая видела взрослую с кормом (последняя, видя наблюдателя, не приближалась к месту кормления), то кроме позывки, она издавала еще нетерпеливое тихое верещание (или щебетание). Сам процесс передачи корма виден не был (из-за достаточно большой дистанции и густоты растительности), однако продолжался менее минуты (судя по времени появления взрослой птицы). Кукушку с кормом в клюве видели дважды (Якименко, 2001).

Определенным косвенным подтверждением близких контактов взрослых и молодых кукушек может быть нахождение у них специфических паразитов. Так, например, в различных частях ареала обыкновенной кукушки в ее носовой полости обнаружен полостной клещ из семейства ринониссид (*Rhinonyssidae*) — *Sternostoma cuculorum* (Бутенко, 1984). Данный вид клеща описан по материалу с красногрудой кукушки (*Cuculus solitarius*) из Южной Африки, а в Европе и Азии известен по находкам у обыкновенной кукушки в Молдавии, Украине, Тюменской и Томской областях (Fain, 1956; Шумило, Лункашу, 1970, все цит. по О. М. Бутенко, 1984). В настоящее время отмечен у кукушек также в Австралии и в Малайзии (Бутенко, 1984). Д. И. Ивановым этот же вид клеща обнаружен у нескольких экземпляров глухих кукушек (*Cuculus saturatus*) в Западной Сибири и на Алтае (Якименко, 2001). Учитывая длительную совместную эволюцию птиц и паразитических беспозвоночных, в данном случае, по видимому, можно говорить о близком родстве кукушек Старого Света.

У других видов птиц данный полостной клещ не обнаружен, так же, как и у кукушек не найдено других видов ринониссид. То есть полостной клещ *Sternostoma cuculorum* относится к видоспецифичным (по хозяину) эктопаразитам. Биологической особенностью ринониссид является паразитирование в носовой полости, а также в трахеях и легких птиц. Таким образом, инфекация клещами может происходить при достаточно тесном контакте между особями хозяина. Примером такого контакта может быть обогрев и кормление птенцов взрослыми зараженными особями. В случае с облигатными гнездовыми паразитами этот путь представлялся нереальным. Обсуждая с О. М. Бутенко пути передачи клещей от взрослых кукушек молодым, мы высказывали предположение о возможных контактах птиц в скоплениях на зимовках или общих местах водопоя. Однако последующие наши наблюдения в течение 2,5 лет в Западной Африке показали, что все встреченные кукушки держались поодиночке. Последнее, правда, не исключало использования одних и тех же мест водопоя. Для прояснения механизма инфекации необходимо, во-первых, установить, когда она происходит — до отлета на зимовку молодых птиц или после.

Паразитологические данные могут быть хорошим подспорьем при решении вопросов о гомогенности популяций птиц-хозяев и филогении различных видов птиц, что продемонстрировано для ряда видов птиц на примере ринониссид (Бутенко, 1966; Yakimenko, Ivanov, 1998). У слетков буроголового коровьего трупяла (*Molothrus ater*) обнаружены 13 видов пухоедов (*Phthiraptera*), по составу которых удалось определить вид птиц, воспитавший птенцов трупяла (Hahn, Price, Osenton, 2000).

В целом, несмотря на относительно слабую изученность механизмов видового опознавания у облигатных гнездовых паразитов, можно предпо-

лагать наличие у них как врожденного, так и приобретенного в раннем постэмбриональном онтогенезе компонентов. Наличие таких механизмов предотвращает переадресованный импринтинг на вид-хозяина, в гнезде которого облигатный паразит воспитывался. Это принципиально важный момент в эволюции облигатного гнездового паразитизма, без которого его развитие было бы невозможно. Вполне вероятно, что процесс конспецифичного запечатления птенцов широко распространен среди облигатных гнездовых паразитов, но не у всех пока выявлен.

Механизмы опознавания видов-хозяев облигатными гнездовыми паразитами. Мы уже частично рассматривали этот вопрос, говоря о постоянстве основных видов-хозяев, сходстве окраски яиц гнездовых паразитов и их хозяев, экологических расах гнездовых паразитов (см. 3.7.2.; 8.1.4.4.). О том, что такие механизмы существуют, свидетельствует сам факт использования гнездовыми паразитами определенных видов-хозяев на протяжении столетий. Основным среди них является запечатление внешнего облика, голоса и поведения воспитателя, а также конкретного местообитания и биотопа в целом. Все это происходит во время раннего постэмбрионального развития птенца в гнезде хозяина и в период послегнездовых кочевок. 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. Образно говоря, у большинства видов облигатных гнездовых паразитов для этого не одна, а две «ячейки памяти»: в одной информация о своей видовой принадлежности, в другой — о виде-воспитателе. При факультативном межвидовом паразитизме такого разделения нет, и одна информация перезаписывается или подавляется другой.

Среди облигатных гнездовых паразитов специализация на определенных хозяев характерна не для всех видов. К последним относятся трупялы, которые подкладывают яйца всем подходящим совместно гнездящимся видам воробьинообразных. При такой стратегии должны запечатляться территория размножения в целом, типичные биотопы и места расположения гнезд потенциальных хозяев, а также популяционные особенности поведения. Возможно, механизмы импринтинга воспитателя у трупялов не выражены, так как отсутствует специализация по хозяину (и наоборот). По данным генетического анализа, гнездовой паразитизм у трупялов имеет относительно недавнее происхождение (Lanyon, 1992).

Специализация на близкородственные и гнездящиеся в сходных местообитаниях виды характерна и для черноголовой древесной утки. Однако у этого выводкового вида птенец становится самостоятельным уже на вторые сутки, и привязанность к территории и биотопу формируется у него, как у других гусеобразных, позднее.

Все другие облигатные гнездовые паразиты имеют хорошо выраженную специализацию на определенные виды, которые воспитывают их птенцов. Например, самцы малого медоуказчика активно разыскивали гнезда бородастиков (*Gymnobusco*), следили за ними (иногда даже в негнездовое время), отгоняли от них других самцов медоуказчиков и регулярно держались возле гнезда, где находились их птенцы (Short, Horne,

1985). Наблюдения Г. Лёрля (1979) в условиях неволи показывают, что самка обыкновенной кукушки, выращенная белой трясогузкой, не обращала никакого внимания на гнездо и размножающихся в вольере амадин (*Taeniopygia guttata*), но постоянно следила за гнездящейся за пределами вольеры парой трясогузок и смогла «синхронизировать» откладку своих яиц с ними. Кукушка отложила яйцо в искусственное гнездо за два дня до начала кладки трясогузки, причем гнезда последней из вольеры не было видно (Löhl, 1979). Однако в специальном эксперименте по выращиванию кукушат в гнездах зарянок (яйца взяты из гнезд тростниковых камышевок) показать последующие предпочтения молодых кукушек в возрасте 1—2 года не удалось (Brooke, Davies, 1991).

Наиболее специализированной по хозяину группой облигатных гнездовых паразитов являются вдовушки (*Vidua*). Уже через десять лет после первоописаний паразитизма вдовушек исследователи обратили внимание на сходство окраски и рисунка ротовой полости птенцов вида-паразита и хозяина, которое стало рассматриваться как адаптивное свойство (Charin, 1917; Neunzig, 1929; Southern, 1954, все цит. по Н. Friedmann, 1960). Однако, в отличие от кукушек, у которых окраска яйца связана и наследуется только по материнской линии, окраска ротового отверстия птенца-хозяина — результат совместного влияния обоих полов. Поэтому не только самки вдовушек, но и самцы должны специализироваться на одном и том же хозяине. Спаривание определенных самок и самцов (от одного воспитателя) связано с особым механизмом поддержания ассортативности скрещивания. Описания и объяснения таких механизмов были сделаны Ю. Николаи (Nicolai, 1967, 1969, 1974). Им было установлено, что самцы вдовушек включали в свою песню фразы из песни вида-хозяина, что позволяло самкам опознавать их и гарантировало последующее совпадение окраски зева птенцов паразита и хозяина. Механизм опознавания хозяевами своих и чужих птенцов полностью не ясен, но важная роль окраски и рисунка полости рта доказана рядом исследований (Nicolai, 1974; Immelmann, Piltz, Sossinka, 1977; Payne, 1967, 1982).

Ранее считалось, что новые виды паразитических вдовушек могут появиться, когда возникнут новые виды хозяев, и эволюция вдовушек происходит параллельно и взаимосвязанно с избранными видами-воспитателями среди *Estrilda*, так как хозяева не кормят птенцов с отличной от их вида окраской и рисунком ротовой полости (Nicolai, 1974). Однако более поздние полевые и экспериментальные исследования, проведенные Р. Пейном, показали, что эволюционная ассоциация между хозяином и гнездовым паразитом может происходить путем освоения новых видов-воспитателей, а не только путем параллельного видообразования (Payne, 1994; Payne et al., 1993, 2000, 2001, 2002).

Птенцы вдовушек длительное время находятся в контакте с видом-воспитателем. Вначале две недели (14—16 дней) в гнезде, а затем еще 5 недель в совместном выводке с птенцами хозяина. И только после этого образуют скопления с особями своего вида (Nicolai, 1974). За это время происходит запечатление внешнего вида, поведения и песни вида-воспитателя. Экспериментальные замены птенцов в гнездах показали, что вдовушки выучивали песню того вида, который являлся их воспитателем

(Payne, 1994). Причем самцы копируют песню хозяина, если период их совместного контакта был не менее 45-ти дней. В случаях, когда самцов изолировали от приемных родителей в возрасте 22—24 дня, они выучивали песню других самцов вдовушек (Payne, Payne, Woods, 1998). Именно специфическая песня самцов определяла последующее предпочтение их самками. Из 942 наблюдений спаривающихся вдовушек только 1,7 % спариваний происходили между разными видами (Payne et al., 1993). В 32-х опытах (22 самки) 20 (90,9 %) самок положительно реагировали только на самцов с песней сходного с ними вида-хозяина (Payne et al., 2000). В то же время часть самцов может импринтинговать и затем исполнять песню не своего вида-воспитателя, правда, доля таких самцов невелика (0,8 %). Самки тоже изредка могут откладывать яйца в гнездо неспецифичного вида-воспитателя, где при определенных условиях птенцы успешно вырастают, несмотря на несоответствие окраски и рисунка зева. Выращенные таким образом самцы и самки запечатляют своего нового воспитателя, что может привести к паразитированию на этом виде (Payne et al., 1993; Payne, Woods, Payne, 2001). Подобную ситуацию наблюдали в естественных условиях в 1996—2000 гг. в верховьях реки Замбези в популяции красноногой вдовушки (*Vidua chalybeata*). Самцы имитировали песни как обычного хозяина — обыкновенного амаранта (*Lagonosticta senegala*), так и коричневого амаранта (*L. nitidula*). Птенцы красноногой вдовушки обнаружены в гнездах как обычного хозяина, так и в гнездах коричневого амаранта, несмотря на различия в окраске рта птенцов вдовушки у последнего вида. Эти результаты демонстрируют прямые поведенческие и генетические доказательства возможности освоения нового вида-воспитателя красноногой вдовушкой (Payne et al., 2002). То есть даже у строго специализированных облигатных гнездовых паразитов может происходить смена вида-воспитателя, и важную роль в этом играют поведенческие механизмы. По мнению Г. Н. Симкина (1973), биологические функции запечатления сводятся к согласованию наследственно детерминированных свойств функциональных систем организма с конкретными условиями жизни каждого нового поколения. 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 имеет многократное независимое происхождение 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*. Современными 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, Wilke, Alpers, 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 (Sørensen, Payne, 2001). Ранее предполагалось, что *Anomalospiza* и *Vidua* имеют два независимых пути развития парази-

тизма (Friedmann, 1960). Наиболее молодой группой облигатных гнездовых паразитов являются трупялы Нового Света (*Icteridae*). Их монофилетическое происхождение датируют временем 2,8—3,8 млн. лет (Lanyon, 1992).

Если рассматривать виды облигатных гнездовых паразитов, используя критерий «специализации по хозяину», то наиболее удачными вариантами следует признать специализацию самых древних групп. Так, у кукушек многовидовой гнездовой паразитизм поддерживается высоким уровнем специализации каждой самки на конкретном хозяине, а всех самок вместе (в целом вида гнездового паразита) — на множестве видов-воспитателей. Это одна из наиболее устойчивых форм существования гнездового паразитизма, так как снижение численности (или даже исчезновение) какого-либо вида-хозяина не отражается на благополучии гнездового паразита. Другой по этой же причине устойчивой схемой следует признать отсутствие ярко выраженной специализации по хозяину (трупялы, черноголовая утка). 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. Д. Роше и У. Гланц считают, что 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 весьма условна и проявляется в перехватывании пищи, приносимой взрослыми птицами. Тем не менее, такое поведение может угнетать птенцов хозяина и приводить к гибели некоторых из них. Самки этих гнездовых паразитов подкладывают в гнездо хозяина несколько яиц. Птенцы имеют общее сходство с птенцами хозяев, а у вдовушек — ярко выраженную мимикрию.

Значительно агрессивнее ведут себя птенцы других видов кукушек, выбрасывая птенцов хозяина (*Cuculus*, *Cacomantis*, *Chrysococcyx* и другие) или нанося увечья острым клювом (*Tapera*). У птенцов медоуказчиков (*Indicatoridae*) на клюве имеются острые крючковидные образования, которыми они убивают птенцов хозяина. Самки этих гнездовых паразитов откладывают только одно яйцо в гнездо хозяина и мимикрии птенцов нет.

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. 67).

Как видим, особенности эколого-морфологических и поведенческих адаптаций облигатных гнездовых паразитов сходны у систематически близких групп, а общий характер объединения кластеров демонстрирует

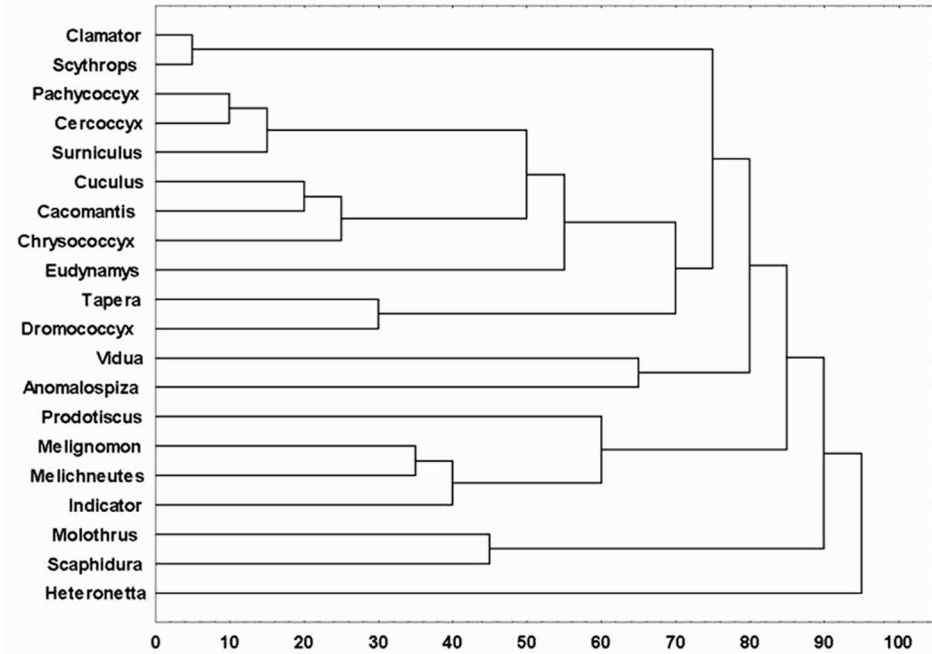


Рис. 67. Дендрограмма сходства облигатных гнездовых паразитов, построенная по признакам, характеризующим степень проявления агрессии птенцов и мимикрии яиц (птенцов). Resemblance of obligate brood parasites based on level of aggression and mimicry of eggs (nestling).

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 от факультативных форм (внутри- и межвидовой) (Davis, 1942, цит. по W. J. Hamilton, G. H. Orians, 1965; Payne, 1977c; Yamauchi, 1995, и другие). 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. 68). 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 воспроиз-

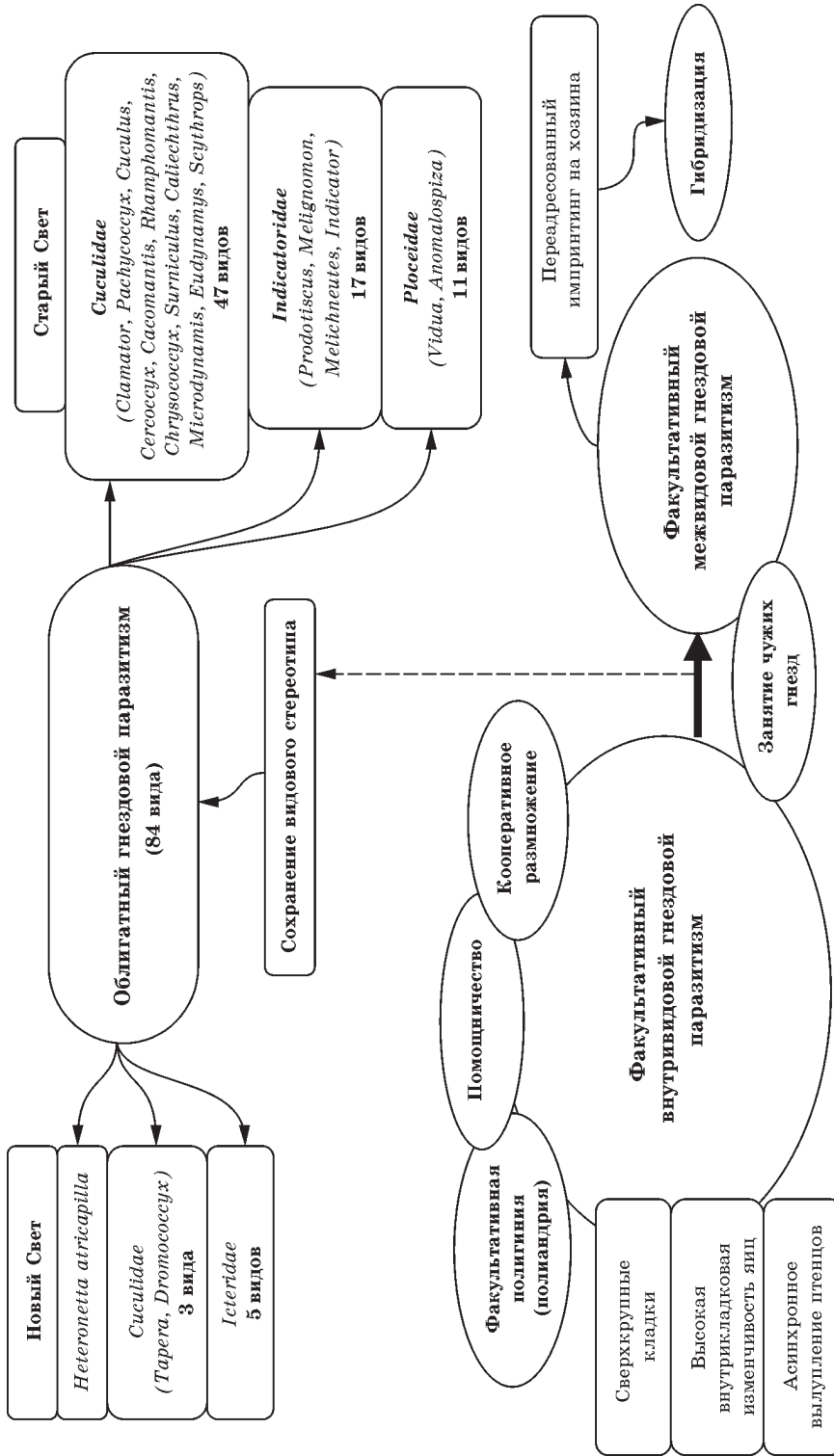


Рис. 68. Общая схема взаимосвязей факультативного и облигатного гнездового паразитизма с другими явлениями и некоторые их последствия. General schema of interrelations of facultative and obligate brood parasitism with other phenomenon and its consequences.

водство. Вполне возможно, что у типичных гнездовых паразитов до перехода к облигатному паразитизму проявлялись внутривидовые и межвидовые подкладки яиц, но не они послужили причиной появления новой репродуктивной стратегии.

Учитывая 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. Гнездовой паразитизм появился как результат ряда морфофизиологических и поведенческих адаптаций. 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 на сегодня фактов можно было дать его определенное решение.

Тем не менее, установлен ряд общебиологических свойств птиц, которые можно рассматривать в качестве предпосылок, способствовавших становлению облигатного гнездового паразитизма. Одной из них Г. Фридманн считает утрату трупиалами территориальной защиты, что, возможно, привело к потере инстинкта гнездостроения, а затем и типичному гнездовому паразитизму (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 (территориальное поведение) 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, кольчатого шелкопрядов, златогузки, хотя общий список содержит представителей более 60-ти семейств беспозвоночных (Нумеров, 1993б). Такая пища не только не подходит для выкармливания птенцов, но и взрослые особи большинства других видов птиц не поедают волосатых гусениц. Основу питания медуказчиков составляют пчелиный воск, взрослые пчелы, другие виды *Hymenoptera*, термиты (Friedmann, 1955; цит. по L. Short, J. Horne, 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 сыгравшее свою роль в становлении облигатного паразитизма.

Для выработки приспособлений к питанию новым объектом требуются определенные дополнительные затраты (энергия), тем более, если этот объект условно токсичен или очень необычен. Возможно, кукушки и медуказчики использовали для этого «высвободившуюся энергию» (отсутствие затрат на строительство гнезда, насиживание яиц, выкармливание птенцов), выйдя из пищевой конкуренции и приспособившись к питанию новыми объектами. Это, в свою очередь, усугубило невозможность воз-

врата к самостоятельному выкармливанию птенцов, но дало дополнительные преимущества в паразитизме. Например, у кукушек в период размножения зарегистрированы скопления в местах концентрации шелкопрядов, что было бы невозможно при наличии собственного гнезда. Похожая ситуация прослеживается и у трупялов. Они питаются насекомыми, которых вспугивают кочующие стада бизонов или крупный домашний скот (Goguen, Mathews, 1999). Развитие гнездового паразитизма позволило трупялам сохранить привычки питания — следование за стадами.

Пищевая пластичность птенцов облигатных гнездовых паразитов также способствовала успешному паразитизму. Особенно важным это свойство оказалось при многовидовом паразитизме кукушек, которые используют неблизкородственные виды хозяев. Последние выкармливают птенцов обыкновенной кукушки тем же кормом, что и собственных птенцов, причем иногда этот корм имеет растительное происхождение (см. 3.5.3.). Подобную ситуацию наблюдали и у других видов кукушек (Vincent, 1965; Ирисов, 1967; Brosset, 1976, и др.). С обилием пищи связывают проявления внутривидового паразитизма у самостоятельно гнездящейся желтоклювой американской кукушки (*Coccyzus americanus*) (Nolan, Thompson, 1975; Fleischer, Murphy, Hunt, 1985). С. Купером и М. Черри высказана интересная мысль, что совпадение окраски яиц кукушек и хозяев может быть результатом пространственных автокорреляций в пище (Kuiper, Cherry, 2002). То есть трофические связи играли важную роль в становлении и развитии облигатного гнездового паразитизма, однако значение этого фактора еще недостаточно исследовано.

Среди других предпосылок развития облигатного паразитизма У. Гамильтон и Г. Орианс (1965) отмечают сбои в размножении, происходящие, например, в результате гибели гнезд. Д. Дэвис указывал на первоначально случайную откладку яиц другим видам и использование (захват) чужих гнезд как на предпосылки облигатного паразитизма (Davis, 1942, цит. по W. J. Hamilton, G. H. Orians, 1965). По мнению Т. Слагсволда, 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 анипаразитарного 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 в целом ряде исследований (Folkers, 1982; Brooke, Davies,

1988; Gowaty, Wagner, 1988; Davies, Brooke, 1988, 1989; Brown et al., 1990; Palomino et al., 1998 и другие). А. Мокнесом и Е. Роскафтом с коллегами показаны изменения в уровне внутрикладковой изменчивости яиц хозяина, что, по их мнению, является ответной реакцией на гнездовой паразитизм (Moksnes, Røskaft, 1992; Øien, Moksnes, Røskaft, 1995; Moksnes et al., 2000; Stokke, 2001; Stokke et al., 1999, 2002; Honza et al., 2001; 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. К существующим типам взаимоотношений, характеризующимся как паразитизм и тем более хищничество, рассматриваемое явление также не относится. 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 всего 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 насчитывается более двух тысяч. Таким образом, гнездовой паразитизм — один из ведущих эволюционных факторов, определяющих сосуществование нескольких репродуктивных стратегий и затрагивающих биологию значительного числа современных видов птиц.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Адамян М.С. О нахождении хохлатой кукушки в Армении (*Clamator glandarius* L.) // Биол. журн. Армении, 1978. — Т. 31, № 9. — С. 993—994.
- Акбаев И.М., Ткаченко И.В. О гнездовом паразитизме среди хищных птиц // Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Матер. межд. орнитол. конф. — Казань: Матбугат йорты, 2001. — С. 30.
- Алекнавичюс А. К вопросу гибели птиц в гнездах в юго-западных лесах Литвы // Матер. VI Приб. орнитол. конф. — Вильнюс, 1966. — С. 3.
- Ардамацкая Т.Б. Длинноносый крохаль в Северо-Западном Причерноморье // Орнитология. — 1963. — № 6. — С. 293—302.
- Ардамацкая Т.Б. О смешанных кладках длинноносого крохала, пеганки и серой утки в Черноморском заповеднике // Орнитология. — 1965. — № 7. — С. 456—457.
- Ардамацкая Т.Б. Гнездование обыкновенной гаги на Черном море // Матер. 10—й Всес. орнитол. конф. Витебск, 17—20 сент., 1991. Стендовые сообщения. — Минск, 1991. — Ч. 2, кн.1. — С. 30—31.
- Артемьев А.В. Демография мухоловки-пеструшки в Приладожье. Характеристика репродуктивного цикла // Фауна и экол. назем. позвоноч. животных респ. Карелия. — Петрозаводск: КНЦ РАН. — 1998. — С. 32—57.
- Байкалов А.Н., Коровицкий Е.М. О случаях гнездового паразитизма у уток в урочище "Трехозерки" // Актуальные проблемы биологии: Сб. тез. — Красноярск, 1994. — С. 91.
- Балацкий К.К., Николаев В.В. О гнездовом паразитизме индийской кукушки в окрестностях Хабаровска // Бюлл. МОИП, Отд. биол. — 1993. — Т. 98, № 95 — С. 38—42.
- Балацкий Н.Н. Экологическая раса обыкновенной кукушки — гнездового паразита овсянки-крошки на Северном Урале // Биол. науки. — 1989. — № 10. — С. 46—49.
- Балацкий Н.Н. Экологическая раса обыкновенной кукушки — гнездового паразита соловья—красношейки в Сибири // Биол. науки. — 1990. — № 4. — С. 37—44.
- Балацкий Н.Н. Глухая кукушка и теньковка в Новосибирской области // Биол. науки. — 1991 — № 5. — С. 56—62.
- Балацкий Н.Н. К изучению обыкновенной кукушки на Украине // Беркут. — 1992. — Т. 1. — С. 90—96.
- Балацкий Н.Н. К определению яиц кукушек (*Cuculidae*) Палеарктики // Современная орнитология. — М.: Наука, 1992. — С. 31—46.
- Балацкий Н.Н., Бачурин Г.Н. Биология размножения и продуктивность в первую половину репродуктивного цикла у короткокрылой пеночки и малой кукушки в Южном Приморье // Матер. 6 Совещ. «Вид и его продуктив. в ареале»; Прогр. ЮНЕСКО «Человек и биосфера». Санкт—Петербург, 23—26 нояб., 1993. — СПб., 1993. — С. 80—82.
- Балацкий Н.Н. Обыкновенная кукушка *Cuculus canorus* как гнездовой паразит зяблика *Fringilla coelebs* и вьюрка *F. montifringilla* на территории Восточной Европы // Рус. орнитол. журн. — 1994. — № 1. — С. 53—58.
- Балацкий Н.Н., Бачурин Г.Н. Обыкновенная кукушка на крайнем юге Приморья России // Беркут. — 1995. — Т. 4. Вып.1—2. — С. 40—42.
- Балацкий Н.Н., Кустанович С.Д. Обыкновенная кукушка как гнездовой паразит чернолобого сорокопуга // Беркут. — 1995. — Т. 6. Вып. 1—2. — С. 103—106.
- Балацкий Н.Н. Обыкновенная кукушка как гнездовой паразит серой славки в Евразии // Вопросы экологии и охраны позвоночных животных. — Киев—Львов, 1998. — Вып. II. — С. 114—119.
- Балацкий Н.Н., Бачурин Г.Н. Кукушки Западной Сибири и сопредельных территорий // Беркут. — 1999. — Т. 8, № 2. — С. 172—182.
- Балацкий Н.Н., Бачурин Г.Н. Находка яиц ширококрылой кукушки *Hierococcyx fugax* на реке Бикин в Уссурийском крае // Рус. орнитол. журн., экспресс—вып. — 1999. — № 74. — С. 25—26.
- Белик В.П. Смешанная кладка пустельги и кряквы // Орнитология. — 1987. — Вып. 22. — С. 201.
- Белопольский Л.О., Бианки В.В., Коханов В.Д. Материалы по экологии куликов (*Limicolidae*) Белого моря // Труды Кандакшского госуд. заповедника. — Мурманск, 1970. — Вып.8. — С. 3—85.
- Белоусов Е.М. Красноухая овсянка — *Emberiza cioides* — новый для фауны СССР воспитатель птенцов обыкновенной кукушки — *Cuculus canorus* — в Приморье // Биология птиц юга Дальнего Востока СССР. — Владивосток, 1979. — С. 90—91.
- Белоусов Е.М. О выкармливании черногрудым воробьем птенца обыкновенного скворца // Орнитология. — 1990. — Вып. 24. — С. 123.
- Бёме Р.Л., Флинт В.Е. Пятиязычный словарь названий животных. Птицы. — М.: Русский язык, 1994. — 845 с.
- Березовиков Н.Н. Птицы Маркакольской котловины (Южный Алтай). — Алмата, 1989. — 200 с.
- Бианки В.В. Кулики, чайки и чистиковые Кандакшского залива // Труды Кандакшского госуд. заповедника, — Мурманск, 1967. — Вып. 6. — 367 с.

- Бианки В.В. Групповые и индивидуальные особенности гнездования гоголей в Кандакшском заливе // Проблемы изучения и охраны гусеобразных птиц Восточной Европы и Северной Азии (Тезисы докладов Первого совещания РРГ). — М., 2001. — С. 19.
- Благосклонов К.Н. Об использовании воробьев для насиживания и выкармливания птенцов полезных птиц // Охрана природы. — 1951. — Вып. 13. — С. 31—34.
- Благосклонов К.Н. Выводок птенцов в гнезде как надорганизменная система // Орнитология в СССР. Матер. Пятой Всес. орнитол. конф. — Ашхабад, 1969. — Кн. 2. — С. 66—69.
- Блинова Т.К., Мухачева М.М., Романова Н.А., Блинов Л.В., Кудрявцев А.В., Мударисова Г.Р. Птицы Томского Причудья // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. — Екатеринбург, 2001. — С. 40—53.
- Борисов З.З. Птицы долины средней Лены. — Новосибирск: Наука, 1987. — 120 с.
- Будрис Р.Р., Синкявичус С. Влияние колоний озерной чайки на расположение гнезд водоплавающих и болотных птиц // Тез. докл. XI Прибалтийской орнитол. конф., Таллин 13—15 декабря 1983 г. — Таллин, 1983. — С. 63—65.
- Бурский О.В., Вахрушев А.А. Фауна и население птиц Енисейской южной тайги // Животный мир Енисейской тайги и лесотундры и природная зональность. — М.: Наука, 1983. — С. 106—167.
- Бутенко О.М. О значении исследования полостных клещей птиц при изучении миграций // Матер. 6-й Прибалт. орнитол. конф. — 1966. — Вильнюс. — С. 18—19.
- Бутенко О.М. Клещи—ринонисиды неворобьиных птиц СССР. М.:МГУ. — 1984. — 188 с.
- Вартапетов Л.Г. Птицы северной тайги Западно—Сибирской равнины. — Новосибирск: Наука, 1998. — 326 с.
- Венгеров П.Д. Изменчивость яиц внутри кладок как одна из форм внутрииндивидуальной изменчивости у птиц. // Бюлл. МОИП, Отд. биол. — 1991. — Т. 96, № 5. — С. 3—8.
- Венгеров П.Д. Экологические закономерности изменчивости и корреляции морфологических структур птиц. — Воронеж: ВГУ, 2001. — 248 с.
- Вилкс Е.К. Наши результаты экспериментального изучения сложных форм поведения птиц в природных условиях / Сложные формы поведения. М.—Л.: Наука. — 1965. — С. 130—133.
- Витович О.А. Экология кавказского тетерева // Орнитологические исследования на Северо-Западном Кавказе / Труды Тебердинского государственного заповедника. — Ставрополь, 1986. — Вып. 10. — С. 163—309.
- Воробьев К.А. Материалы к орнитологической фауне дельты Волги и прилегающих степей // Науч. тр. гос. заповедников. Сер. 1. Астрахан. заповедник. — 1936. — Вып. 1. — С. 3—52.
- Воробьев К.А. Птицы Якутии. — М.: Наука, 1963. — 336 с.
- Воронцов Е.А. Птицы Горьковской области. — Горький: Волго—Вятск. кн. изд-во, 1967. — 166 с.
- Гаврилов Э.И., Родионов Э.Ф. О гибели птичьих гнезд // Новости орнитологии. Матер. 4-й Всес. орнитол. конф. — Алма-Ата, 1965. — С. 81—82.
- Гаврилов Э.И., Гисцов А.П. Сезонные перелеты птиц в предгорьях Западного Тянь-Шаня. — Алма-Ата: Наука, 1985. 223 с.
- Гаврилов Э.И. Биологические особенности пластинчатоклювых, способствующие их гибридизации // Экология. — 1991. — № 6. — С. 81—82.
- Гаврилук М.Н., Грищенко В.М. До екології жовтоногого мартина у Канівському Придніпров'ї // Матер. 2 Конф. мол. орнітологів України. — Чернівці, 1996. — С. 29—34.
- Гаранин В.И. Отряд кукушкообразные — *Cuculiformes* // Птицы Волжско-Камского края: Неворобьиные. — М.: Наука, 1977. — С. 234—239.
- Гизенко А.И. Птицы Сахалинской области. — М.: Изд-во АН СССР. — 1955. 328 с.
- Глібка І.В. Заселення чорною горихвісткою гнізда сільської ластівки // Беркут. — 1992. — №1. — С. 118.
- Глуховский М.В. О насаживании шилохвостью яиц белой куропатки // Орнитология. — 2001. — Вып. 29. — С. 325.
- Горбанев А.Ф. Бледноногая пеночка — *Phylloscopus tenellipes* — хозяин глухой кукушки — *Cuculus saturatus* в Приморье // Биология птиц юга Дальнего Востока СССР. — Владивосток, 1979. — С. 92—93.
- Гуреев С.П. Величина кладки и успешность размножения птиц в Кузнецком Алатау / Биопродуктивность и биоценологические связи наземных позвоночных юго-востока Западной Сибири. — Томск: ТГУ, 1989. — С. 56—74.
- Гуртовая Е.Н. Подкладывание яиц в колонии белых гусей в экстремальных условиях / Теоретические аспекты колониальности у птиц. — М.: Наука, 1985. — С. 29—32.
- Гынгазов А.М., Миловидов С.П. Орнитофауна Западно—Сибирской равнины. — Томск: ТГУ, 1977. — 350 с.
- Данилов Н.Н. О гнездовом паразитизме у чаек // Природа. — 1948. — № 12. — С. 62.
- Данилов Н.Н., Рыжановский В.Н., Рябцев В.К. Птицы Ямала. — М.: Наука, 1984. — 334с.
- Дебело В.П. Успешность размножения некоторых водоплавающих птиц в Урале

- ской области // Ресурсы пернатой дичи побережий Каспия и прилегающих районов. — Астрахань, 1977. — С. 123—125.
- Дементьев Г.П. К вопросу и помесях пластинчатоклювых птиц в естественных условиях // Бюлл. МОИП, отд. биол. — 1939. — Т. 48, № 1. — С. 81—87.
- Дементьев Г.П., Гладков Н.А., Исаков Ю.А., Карташев Н.Н., Кириков С.В., Михеев А.В., Птушенко Е.С. Птицы Советского Союза. — М.: Советская наука, 1952. — Т. IV. — 640 с.
- Денисова М.Н. О вероятных путях возникновения гнездового паразитизма // Учен. зап. МГПИ им. В.П. Потемкина. — 1958. — Т. 74, Вып. 7. — С. 211—224.
- Дерим-Оглу Е.Н. Сравнительная характеристика процессов насиживания и выкармливания // Экология и систематика животных. Тр. Орехово-Зуев. пед. ин-та. — 1964. — Вып. 3. — С. 96—118.
- Дерим-Оглу Е.Н. Анализ некоторых возможных путей расселения обыкновенной кукушки в Советском Союзе // Тез. докл. 4-ой межвуз. зоогеограф. конф., 26—30 сентября 1966. — Одесса, 1966г.
- Дерим-Оглу Е.Н. Несколько случаев нахождения яиц обыкновенной кукушки (*Cuculus canorus L.*) в гнездах воробьиных птиц Московской области // Экология и систематика животных. Тр. Орехово-Зуев. пед. ин-та. — 1966а. — Вып. 4. — С. 81—92.
- Дерим-Оглу Е.Н. Зарянка (*Erethacus rubecula*) — излюбленный объект паразитирования обыкновенной кукушки в Орехово-Зуевском районе // Экология и систематика животных. Тр. Орехово-Зуев. пед. ин-та. — 1966б. — Вып. 4. — С. 93—99.
- Дерим-Оглу Е.Н. О некоторых особенностях поведения птенцов обыкновенной кукушки в гнезде зарянки в первые три дня их жизни // Экология и систематика животных. Тр. Орехово-Зуев. пед. ин-та. — 1966в. — Вып. 4. — С. 100—109.
- Дерим-Оглу Е.Н., Гордеева Д.Я. Два случая нахождения яиц обыкновенной кукушки (*Cuculus canorus L.*) в гнездах некоторых воробьиных птиц Владимирской области // Учен. зап., МОПИ им. Н.К. Крупской. — 1970. — Т. 273, Вып. 8. — С. 62—70.
- Дерим-Оглу Е.Н., Леонов Е.А. К гнездовой биологии обыкновенной кукушки Владимирской области // География и экология наземных позвоночных. — Владимир, 1974. — Вып. 2. — С. 14—22.
- Дерим-Оглу Е.Н., Леонов Е.А. О некоторых адаптивных особенностях обыкновенной кукушки // Тез. Всесоюз. научн. конф. зоологов педвузов «Современные проблемы зоологии и совершенствование методики ее преподавания в вузе и школе. — Пермь, 1976. — С. 239—241.
- Дерим-Оглу Е.Н., Мартынов В.Н. К биологии обыкновенной кукушки // Проблемы региональной экологии животных в цикле зоологических дисциплин педвуза. Тез. докл. III Всес. конф. зоол. пед. ин-тов, 3—5 октября 1984 г. — Витебск, 1984. — Ч. 1. — С. 64—65.
- Дерим-Оглу Е.Н. К биологии обыкновенной кукушки // Экология и поведение птиц. — М.: Наука, 1988. — С. 103—107.
- Дерим-Оглу Е.Н. Экспериментальное исследование иерархии признаков в зрительном восприятии у птиц // Матер. 10 Всес. орнитол. конф., Витебск, 17—20 сент. — Минск, 1991. — Ч. 2. Кн. 1. — С. 190—192.
- Добринский Л.Н. Заметки по фауне птиц долины р. Хадыты (Южный Ямал) // Экология позвоночных животных Крайнего Севера: Тр. Ин-та биологии. — Свердловск, 1965а. — Вып. 38. — С. 167—177.
- Добринский Л.Н. К орнитофауне долины р. Соби // Экология позвоночных животных Крайнего Севера: Тр. Ин-та биологии. — Свердловск, 1965б. — Вып. 38. — С. 153—165.
- Долгушин И.А., Корелов М.Н., Кузьмина М.Н., Гаврилов Э.И., Гаврин В.Ф., Ковшарь А.Ф., Бородихин И.Ф., Родионов Э.Ф. Птицы Казахстана. — Алма-Ата: Наука КазССР, 1970. — Т. 3. — 646 с.
- Дольник В.Р., Дольник Т.В., Постников С.Н. Калорийность и усвояемость объектов питания птиц // Бюджеты времени и энергии у птиц в природе. Тр. ЗИН АН СССР. — Л., 1982. — Т. 113. — С. 143—153.
- Дольник В.Р. Ресурсы энергии и времени у птиц в природе. СПб.: Наука, 1995. — 360 с.
- Дольник В.Р. Аллометрия массы яйца, размер кладки и массы полной кладки у динозавров: сравнение с современными пресмыкающимися и птицами // Журн. Общ. биол. — 2001. — Т. 62, № 4. — С. 275—285.
- Доржиев Ц.З., Доржиева В.Д. К биологии размножения полевого воробья в Западном Забайкалье / Влияние антропогенных факторов на структуру и функционирование биоценозов. — Межвузовский сборник научных трудов. — М.: МГПИ, 1983. — С. 78—88.
- Доржиев Ц.З., Хабаева Г.М. К биологии обыкновенной кукушки в западном Забайкалье // Тр. Окского госуд. заповедника. — Рязань, 1984. — № 15. — С. 194—198.
- Доржиева В.Д. О внутривидовом гнездовом паразитизме у полевых воробьев в Забайкалье // Гнездов. жизнь птиц. — Пермь, 1982. — С. 134—135.
- Дорогой И.В. Совместная кладка морской чернети и морянки // Орнитология. — 1990. — Вып. 24. — С. 126.
- Дьюсбери Д. Поведение животных. Сравнительные аспекты. Пер. с англ. М.: Мир. — 1981. — 480 с.
- Дьяконов П.Н. Аномалии в яйценоскости пернатых // Вопр. геогр. Камчатки. —

- Петропавловск-Камчатский, 1967. — Вып. 5. — С. 176—177.
- Дядичева Е.А., Кошелев А.И. Оологические характеристики и их изменчивость у трех видов камышевок и соловьиного сверчка на Азово-Черноморском побережье Украины/Актуальные проблемы оологии. Материалы II Международной конференции стран СНГ 14—16 октября 1998 г., г. Липецк. — Липецк, 1998. — С.54—57
- Дятлов А.И. К вопросу о перекладках яиц мелких птиц в открытых гнездах // Зоол. журн. — 1953. — Т. 32, Вып. 5. — С. 1026.
- Егоров В.А., Борисов А.И. Новые данные о гнездовании птиц в Калбе // Природа и х-во Вост. Казахстана. — Алма-Ата, 1979. — С. 131—139.
- Елсуков С.В. Птицы // Растительный и животный мир Сихотэ-Алинского заповедника. — М.: Наука, 1982. — С. 195—217.
- Зеленская Л.А. Инкубация яиц очковой гаги в гнезде серебристой чайки // Изуч. мор. колонналь. птиц в СССР. — Магадан, 1990. — С. 43.
- Зимин В.В. О структуре периферийной зоны ареала у птиц // Тез. докл. VII Всес. орнитол. конф. — Киев: Наук. Думка, 1977. — Ч. 1. — С. 62—63.
- Зимин В.В. Экология воробьиных птиц северо-запада СССР. — Л.: Наука, 1988. — 184 с.
- Зиновьев В.И. Птицы лесной зоны европейской части СССР: Аистообразные, дрофообразные, голубеобразные, кукушкообразные // Животный мир центра лесной зоны европейской части СССР. — Калинин: Калинин. ун-т., 1982. — С. 62—91.
- Злобин Б.В., Плесский П.В. Птицы Сибири в орнитофауне Кировской области // Миграция и экология птиц Сибири. — Якутск, 1979. — С. 77—79.
- Зубакин В.А. Гнездование чайковых на острове Китай в 1973 году // Колониальные гнездовья ооловодных птиц и их охрана. — М.: Наука, 1975. — С. 72—74.
- Зубакин В.А., Мищенко А.Л., Абоносимова Е. В., Волошина О.Н., Ковальковский С.Ю., Краснова Е.Д., Могильнер А.А., Николаева Н.Г., Соболев Н.А., Суханова О.В., Шварц Е.А. Современное состояние некоторых редких видов птиц Московской области: Неворобьиные // Орнитология. — 1986. — Вып. 21. — С. 77—93.
- Зубаровский В.М. Из наблюдений по биологии обыкновенной кукушки (*Cuculus canorus* L.) // Зоол. журн. — 1958. — Т. 37, № 1. — С. 141.
- Зыкова Л.Ю., Иванов Ф.В. О залетах птиц в район Окского заповедника // Орнитология. — 1967 — Вып. 8. — С. 355.
- Иванов А.И. Птицы Памиро-Алая. — Л.: Наука, 1969. — 448 с.
- Иванов А.И. Каталог птиц СССР. — Л.: Наука, 1976. — 275 с.
- Иванов Г.К. Красноголовый нырок в Северной Кулунде // Экология и охрана охотничьих птиц. Сборник научных трудов ЦНИЛ Главохоты РСФСР. — М., 1980. — С. 152—158.
- Ивановский В.В. О взаимоотношениях врановых и хищных птиц // Матер. 1-го совещ. по экологии, биоценоз. и хоз. значению врановых птиц. — М., 1984. — С. 151—154.
- Измайлов И.В., Боровицкая Г.К. Птицы юго-западного Забайкалья. — Владимир: Владимирск. кн. изд-во, 1973. — 315 с.
- Ильенко А.И. Экология домовых воробьев и их эктопаразитов. — М.: Наука, 1976. — 120 с.
- Ильина Т.А. Брачные взаимоотношения и факт существования необычной семейной группировки у пеночки-веснички (*Phylloscopus trochilus*) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. — 1991. — Т. 231. — С. 26—30.
- Ильичев В.Д., Фомин В.Е. Орнитофауна и изменение среды. М.: Наука, 1988. — 248 с.
- Ильях М.П., Хохлов А.Н. Кладки и размеры яиц птиц Центрального Предкавказья. — Ставрополь: СГУ, 1999. — 62 с.
- Ильяшенко В.Ю. Индийская кукушка // Редкие, исчезающие и малоизученные птицы СССР. Сборник научных трудов ЦНИЛ Главохоты РСФСР. — М, 1986. — С. 33.
- Ирисов Э.А. Глухая кукушка в Юго-Восточном Алтае // Орнитология. — 1967. — Вып. 8. — С. 355—356.
- Исаков Ю.А. О возможностях изменения некоторых форм поведения птиц // Пути и методы использования птиц в борьбе с вредными насекомыми. М. — 1956. — С. 153—160.
- Исаков Ю.А., Флинт В.Е. Семейство Дрофиные / Птицы СССР. Курообразные, журавлеобразные. — Л.: Наука, 1987. — С. 465—502.
- Кадочников Н.П. Опыт привлечения кукушки (*Cuculus canorus* L.) в сосновые насаждения Балашовской области // Зоол. журн. — 1956. — Т. 35, Вып. 8. — С. 1223—1228.
- Кадочников Н.П. Материалы по питанию гнездовых птенцов насекомоядных птиц Савальского лесничества Воронежской обл. и оценка их с точки зрения лесохозяйственного значения птиц в гнездовой период // Тр. Всесоюз. ин-та защиты растений. — 1960. — Вып. 15. — С. 225—316.
- Казаков Б.А., Ломадзе Н.Х., Маркитан Л.В. Белоглазый нырок — итоги изучения вида в Предкавказье // Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Материалы Международной конференции (XI Орнитологическая конференция). — Казань: Матбугат йорты, 2001. — С. 281—282.
- Казаков Б.А., Ломадзе Н.Х. О гнездовой биологии нырковых уток на водоемах Северного Кавказа // Птицы Южной России. Труды Тебердинского госуд. заповедника. — Ростов-на-Дону, 2002. — Вып. 31. — С. 119—123.

- Казаковцев В.А. Дополнительные заметки о птицах окрестностей села Галанино (средний Енисей) // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. — Екатеринбург, 2001. — С. 87.
- Калинин С.С. Сдвоенные кладки в гнездах околородных и водоплавающих птиц / Проблемы региональной экологии животных в цикле зоологических дисциплин педвуза. Тезисы докладов 3 Всесоюз. конф. зоологов пед. институтов 3—5 октября 1984 г. — Витебск, 1984. — Ч. 1. — С. 81—82.
- Кантаева Л.Н., Федоров В.Г. Гнездящиеся птицы города Омска // Тез. докл. VII Всесоюз. орнитол. конф. — Киев: Наукова думка, 1977. — Ч.2. — С. 144—145.
- Капитонов В.И. Орнитологические наблюдения в низовьях Лены // Орнитология. — 1962. — Вып. 5. — С. 35—48.
- Караваев А.А. Материалы по фауне гнездящихся водно-болотных птиц низовьев р. Атрек // Природная среда и птицы побережий Каспийского моря и прилежащих низменностей. Труды Кызыл-Агачского зап.ка. — Баку, 1979. — Вып. 1. — С. 62—82.
- Квартальнов П.В., Иваницкий В.В., Марова И.М. Брачные отношения у камышевок Предкавказья // Птицы Южной России / Тр. Тебердинского госуд. заповедника. — Ростов-на-Дону, 2002. — Вып. 31 — С. 125—130.
- Киселев Ю.Н. Случай совместной кладки рябчика и тетерева // Труды Окского госуд. заповедника. — 1971. — Вып. 8. — С. 226.
- Кисленко Г.С., Наумов Р.Л. Паразитизм и экологические расы обыкновенной и глухой кукушек в азиатской части СССР // Орнитология. — 1967. — Вып. 8. — С. 79—97.
- Кисленко Г.С., Кустанович С.Д. Индийская кукушка в широколиственных лесах низовьев Усури // Орнитология в СССР. Материалы пятой Всес. орнитол. конф. — Ашхабад, 1969. — Кн.2. — С. 285—288.
- Кищинский А.А. Птицы Колымского нагорья. — М.: Наука, 1968. — 186 с.
- Кищинский А.А. Птицы Корякского нагорья. — М.: Наука, 1980. — 336 с.
- Климов С.М. Внешняя ооморфология как отражение экологической изменчивости и дифференцировки птиц: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. — Москва, 1997. — 47 с.
- 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. Кладки и размеры яиц птиц бассейна Верхнего Дона. — Липецк: ЛГПИ, 1998. — 120 с.
- Кныш Н.П. О взаимоотношениях кукушки обыкновенной и сорокопута—жулана // Тез. докл. VII Всесоюз. орнитол. конф. — Киев: Наук. Думка, 1977. — Ч. 1. — С. 254—255.
- Кныш Н.П. Материалы по экологии гнездования болотной камышевки в лесостепной части Сумской области // Беркут. — 1999. — Т. 8, № 1. — С. 57—70.
- Кныш Н.П. Обыкновенная кукушка и ее воспитатели в лесостепе Сумщины // Беркут. — 2000. — № 9, Вып. 1—2. — С. 51—73.
- Кныш Н.П. Паразитирование обыкновенной кукушки на болотной камышевке в лесостепе Сумщины // Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Материалы Международной конференции (XI Орнитологическая конференция). — Казань: Матбугат йорты, 2001. — С.296—297.
- Ковшарь А.Ф. Птицы Таласского Алатау // Тр. заповедников Казахстана. — Алма-Ата: Кайнар, 1966. — Т. 1. — 436 с.
- Ковшарь А.Ф. О величине кладки у воробьиных птиц в Тянь-Шане // Зоол. журн. — 1971. — Вып. 50, № 4. — С. 553—560.
- Ковшарь А.Ф. Певчие птицы в субвысокогорье Тянь-Шаня. — Алма-Ата: Наука КазССР, 1979. — 312 с.
- Ковшарь А.Ф., Левин А.С. Каталог оологической коллекции института зоологии АН КазССР. — Алма-Ата: Наука, 1982. — 104 с.
- Козлов В.П. Необычные кладки у куликов и факторы, их вызывающие // Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование. Тезисы докладов IX ВОК. — Л., 1986. — Ч.1. — С. 302—303.
- Кондратьев А.В. Биология размножения, биотопическое распределение и численность четырех видов гусей на юго-западном побережье Анадырского лимана // Рус. орнитол. журн. — 1993. — 2(3). — С. 287—302.
- Корелов М.Н. Отряд кукушки — *Cuculi* // Птицы Казахстана. — Алма-Ата: Наука, 1970. — Т. 3. — С. 9—21.
- Корзюков А.И. Находки черно-пегой каменки и хохлатой кукушки в северо-западном Причерноморье // Вестн. зоологии. — 1985. — № 5. — С. 84—85.
- Коровин В.А. Птицы биологической станции Уральского университета // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. — Екатеринбург, 2001. — С. 92—118.
- Королькова Г.Е. Влияние птиц на численность вредных насекомых (по исследованиям в лесостепных дубравах). — М.: Изд-во АН СССР, 1963. — 126 с.
- Косенчук О.Л. Динамика оологических показателей у чомги (*Podiceps cristatus*) в Северном Приазовье / Актуальные проблемы оологии. Материалы II Международной конференции стран СНГ 14—16 октября 1998 г., г. Липецк. — Липецк, 1998. — С. 32—33.
- Костин Ю.В. О методике ооморфологических исследований и унификации оологических материалов // Методики исследования продуктивности и структуры видов птиц в пределах их ареалов. — Вильнюс, 1977. — С. 14—22.

- Костин Ю.В. Птицы Крыма. — М.: Наука, 1983. — 240 с.
- Котюков Ю.В. Новые находки обыкновенной кукушки *Cuculus canorus* в Окском заповеднике // Труды Окского госуд. заповедника. — 2003. — Вып. 22, в печати.
- Кошелев А.И., Попенко В.М., Пересадько Л.В., Белашков И.Д., Лебединский И.И., Павленко В.Н. Особенности колониального типа гнездования большого баклана в свете его экспансии на островах Молочного лимана в Приазовье / Современные проблемы изучения колониальности у птиц. — Симферополь—Мелитополь: Сонат. — 1990. — С. 71—77.
- Кошелев А.И., Косенчук О.Л., Пересадько Л.В., Черничко И.И. Размещение, численность и гнездовая биология поганок на юге Украины / Матер. 3 Конф. мол. орнитологов Украины, Киев, 14—15 березня, 1998. — 1998. — С. 86—91.
- Крапивный А.П., Харченко Л.П. Консерватизм и лабильность родительского стереотипа поведения некоторых видов птиц в гнездовой период // Зоол. журн. — 1973. — Т. 52, № 2. — С. 229—237.
- Кречмар А.В. Птицы Западного Таймыра // Биология птиц. Труды ЗИН АН СССР. — М.—Л.: Наука, 1966. — Т. 39. — С. 185—312.
- Кудашова Н.Н. Показатели размножения некоторых видов воробьиных в лесных пойменных биоценозах / Биопродуктивность и биоценоотические связи наземных позвоночных юго-востока Западной Сибири. — Томск: ТГУ. — 1989. — С. 42—55.
- Куранов Б. Д., Килин С. В., Баяндин О. В. Сдвоенные кладки и полигиния у мухоловки-пеструшки // Матер. 10-й Всес. орнитол. конф. Витебск, 17—20 сент., 1991. Стендовые сообщения. — Минск, 1991. — Ч. 2, кн. 2. — С. 6—7.
- Курочкин Е.Н. Чомга / Птицы СССР. История изучения. Гагары. Поганки. Трубноносые. — М.: Наука, 1982. — С. 333—351.
- Кустанович С.Д. Индийская кукушка в СССР // Редкие, исчезающие и малоизученные птицы СССР. Сборник научных трудов ЦНИЛ Главохоты РСФСР. — М., 1986. — С. 29—33.
- Кушнарев И.О. К биологии болотной камышевки в Харьковской области // Орнитология. — 2001. — Вып. 29. — С. 331—332.
- Кушнарев И.О. Успешность гнездования болотной камышевки в Харьковской области // Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование. Тезисы докладов IX ВОК. — Л, 1986. — Ч.1. — С. 352.
- Лабутин Ю.В. Гнезда беркута как места гнездования других видов птиц // Бюлл. НТИ. Якут. фил. СО АН СССР, март: Биол. пробл. Севера. — 1983. — С. 10—11.
- Лавров С.Д. Оологическая экспедиция на оз. Чаны // Урагус. — 1928. — № 3—4. — С. 21—22.
- Лавровский В.В. Динамика численности и продуктивность золотистой щурки *Merops apiaster* в среднем течении Оки в 1971—1999 гг. // Современное состояние природных комплексов и объектов Окского заповедника и некоторых районов Европейской части России. Труды Окского биосферного госуд. заповедника. — 2000. — Вып.20. — С. 182—215.
- Ларионов А.Г. К биологии обыкновенной кукушки в центральной Якутии // Зоогеогр. и экол. исслед. Животных Якутии. — Якутск: Якут. гос. ун.—т, 1992. — С. 53—56.
- Ларионов Г.П., Дегтярев В.Г., Ларионов А.Г. Птицы Лено—Амгинского междуречья. — Новосибирск: Наука, 1991. — 189 с.
- Лебедева Н.В. Биологическое значение асинхронного развития в онтогенезе птиц—дуплогнездников: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Москва, 1990. — 22 с.
- Левин А.С., Губин Б.М. О гнездовом паразитизме обыкновенной кукушки в пойме среднего течения Урала // Животный мир Казахстана и проблемы его охраны. — Алма—Ата, 1982. — С. 110—111.
- Левин А.С., Губин Б.М. Биология птиц интразонального леса (на примере воробьиных в пойме Урала). — Алма—Ата: Наука, 1985. — 247 с.
- Леонов Е.А. О лабильности в проявлении эмбриоадаптации обыкновенной кукушки // Биол. науки. — 1978. — № 5(173). — С. 53—55.
- Леонович В.В., Вепринцев Б.Н. К биологии песчанки // Новое в изучении биологии и распространении куликов. — М.: Наука, 1980. — С. 150—151.
- Лиллелехт В. Некоторые данные о птицах Станового хребта // Живая природа Дальнего Востока. — Таллин: Валгус, 1971. — С. 224—228.
- Лиллелехт В. Величина кладки у водоплавающих птиц в Матсалуском заповеднике (Эстонская ССР) // Сообщ. Прибалт. комиссии по изуч. миграций птиц АН ЭстССР. — 1975. — № 8. — С. 156—195.
- Литвиненко Н. М., Шибаев Ю. В. К орнитофауне Судзухинского заповедника и долины реки Судзухэ // Экология и фауна птиц Дальнего Востока / Тр. заповедника «Кедровая падь». — 1971. — Вып. 2. — С. 127—186.
- Лобков Е.Г. Гнездящиеся птицы Камчатки. — Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. — 292 с.
- Лопатин В.В. Случай кормления туркестанским жуланом двух кукушат // Орнитология. — 1987. — Вып.22. — С. 214.
- Луговой А.Е. Птицы дельты Волги / Фауна и экология птиц дельты Волги и побережий Каспия/Труды Астраханского заповедника. — Астрахань, 1963. — Вып. 8. — С. 9—185.
- Луговой А.Е. Птицы Мордовии. — Горький: ГГУ, 1975. — 120 с.

- Лукина Е.В., Меженный А.А. О некоторых особенностях биологии кукушки // Природа. — 1955. — № 3. — С. 108—112.
- Лысенко В.И. Гусеобразные. Фауна Украины. В 40 т. Т.5. Птицы. Вып. 3.; Отв. ред. Войцеховский М.А.; АН УССР. Ин-т зоологии им. И.И. Шмальгаузена. — Киев: Наук. Думка, 1991. — 208 с.
- Лэк Д. Численность животных и ее регуляция в природе. — М., 1957. — 403 с.
- Ляндрес Л.С., Зиновьев В.И. Об особенностях гнездовой жизни обыкновенной кукушки в подзоне европейских широколиственно-еловых лесов // Тез. Всес. конф. молодых ученых «Экология гнездования птиц и методы ее изучения». — Самарканд: Самаркандский ун-т, 1979. — С. 132—133.
- Мальчевский А.С. О взаимоотношениях кукушки (*Cuculus canorus* L.) и горихвостки (*Phoenicurus phoenicurus* L.) в период их размножения // Вести. ЛГУ. — 1954. — № 7. — С. 3—18.
- Мальчевский А.С. О биологических расах обыкновенной кукушки на территории европейской части СССР // Зоол. журн. — 1958. — Т. 37, № 1. — С. 75—95.
- Мальчевский А.С. Изучение популяционной структуры вида у птиц // Тез. Всес. совещания по проблеме «Вид и его продуктивность в ареале». — Л., 1974. — С. 15—17.
- Мальчевский А.С. Об эволюционном значении подвижности территориальных связей птиц в гнездовой области // Адаптивные особенности и эволюция птиц. — М., 1977. — С. 72—77.
- Мальчевский А.С., Нумеров А.Д. Взаимоотношения кукушки с ее воспитателями на территории СССР // Тез. докл. УШ Всесоюз. орнитол. конф. — Кишинев: Штиинца, 1981. — С. 146—147.
- Мальчевский А.С., Нумеров А.Д. Взаимоотношения между обыкновенной кукушкой и ее воспитателями на территории СССР // Тез. докл. XVIII Междунар. орнитол. конгр., Москва, 1982. — М., 1982. — С. 79—80.
- Мальчевский А.С., Пукинский Ю.Б. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий: История, биология, охрана. — Л.: ЛГУ, 1983. — Т. 1. — 480 с.
- Мальчевский А.С. Кукушка и ее воспитатели. — Л.: Изд-во ЛГУ, 1987. — 264 с.
- Марисова И.В. К биологии обыкновенной кукушки // Тез. докл. II Всесоюз. орнитол. конф. — М., 1959. — Т. 2. — С. 11—12.
- Марисова И.В. К экологии глухой кукушки на Среднем Урале // Отражение достижений орнитологической науки в учебном процессе средних школ и вузов и народном хозяйстве. — Пермь, 1984. — С. 143—145.
- Маркс Л.П. Морфологическая характеристика кладок береговой ласточки // Гнездовая жизнь птиц. — Пермь, 1986. — С. 52—57.
- Меднис А.А. Биология гнездования уток на озере Энгурес // Экология водоплавающих птиц Латвии. Орнитологические исследования, 5. — Рига: Зинатне, 1968. — С. 87—108.
- Мельников Ю.И. О биологии обыкновенной кукушки в лесостепном Приангарье // Бюлл. МОИП, отд. биол. — 1991. — Т. 96, Вып. 5. — С. 9—15.
- Мельников Ю.И., Мельников Н.И., Клименко Н.М. О насаживании сдвоенной кладки широконосовой и шилохвостью // Орнитология. — 1998. — Вып. 28. — С. 244.
- Мензбир М.А. Птицы. С.-Петербург, Акц. Общ. Брокгауз-Ефронъ. — 1904—1909. — 1231 с.
- Митропольский О.В., Третьяков Г.П., Фотгелер Э.Р. Материалы к орнитологической характеристике птиц Западного Тянь-Шаня // Экология некоторых видов млекопитающих и птиц равнин и гор Узбекистана. — Ташкент, 1981. — С. 69—89.
- Михантьев А.И., Селиванова М.А. Изменчивость величины кладки у уток, гнездящихся на оз. Кротовая ляга в Северной Кулунде // Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Материалы Международной конференции (XI Орнитологическая конференция). — Казань: Матбугат йорты, 2001. — С. 432.
- Модестов В.М. Экология колониально гнездящихся птиц (по наблюдениям на восточном Мурмане и в дельте Волги) // Труды Кадалакшского госуд. заповедника. — М.: Лесная пром-сть, 1967. — Вып. 5. — С. 49—154.
- Морозов В.В. Биология размножения и характер использования территории у поручейника и травника // Кулики в СССР: Распространение, биология и охрана. — М.: Наука, 1988. — С. 100—110.
- Мосейкин В.Н. О экологических аспектах, влияющих на потенциал размножения дроф // Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Материалы Международной конференции (XI Орнитологическая конференция). — Казань: Матбугат йорты, 2001. — С. 445—446.
- Москвитин С.С. Кукушки и их хозяева на Западносибирской равнине // Материалы VI Всесоюз. орнитол. конф. — М.: МГУ, 1974. — Кн. 2. — С. 88—90.
- Москвитин С.С., Дубовик А.Д., Горд Б.Я. Птицы долины р. Кеть // Фауна и систематика позвоночных Сибири. Тр. биол. ин-та. — Новосибирск: Наука, 1977. — Вып. 31. — С. 245—279.
- Мустафаев Г.Т. Постройки врановых как место гнездования полезных птиц // Орнитология. — 1963. — Вып. 6. — С. 476—477.
- Мянд Р. Внутрипопуляционная изменчивость птичьих яиц. Таллин. — 1988. — 194 с.
- Надточий А.С., Зиоменко С.К., Чаплыгина А.Б. Славковые — воспитатели обык-

- новенной кукушки // Матер. 10-й Всес. орнитол. конф. Витебск, 17—20 сент., 1991, Стеновые сообщения. — Минск, 1991. — Ч. 2, кн. 2. — С. 106—108.
- Назаренко А.А. Птицы вторичных широколиственных лесов Южного Приморья и некоторые аспекты формирования природных сообществ // Орнитологические исследования на юге Дальнего Востока. — Владивосток, 1971. — С. 79—97.
- Назаров Ю.Н. Ширококрылая кукушка. Птицы России и сопредельных регионов: Рябкообразные-Совообразные. — М.: Наука, 1993. — С. 183—188.
- Назаров Ю.Н. Индийская кукушка. Птицы России и сопредельных регионов: Рябкообразные-Совообразные. — М.: Наука, 1993. — С. 188—192.
- Нанкинов Д. Птиците на град София // Орнитол. информационен бюлетин. — София, 1982. — № 12. — С. 1—386.
- Нейфельдт И.А. О размножении индийской кукушки в Приамурье // Орнитология. — 1959. — Вып. 2. — С. 192—195.
- Нейфельдт И.А. Индийская кукушка (*Cuculus m. micropterus* Gould) — гнездовой паразит амурского жулана (*Lanius cristatus confusus* Stegm.) // Докл. АН СССР. — 1963. — Т. 151, № 6. — С. 1446—1449.
- Нейфельдт И.А. Об одном еще неизвестном виде-воспитателе обыкновенной кукушки // Зоол. журн. — 1965. — Т. 44, № 1. — С. 140—142.
- Нейфельдт И.А. Яйцо малой кукушки в гнезде короткокрылой камышевки // Орнитология. — 1968. — Вып. 9. — С. 365—367.
- Нейфельдт И.А. Пуховые птенцы некоторых азиатских птиц // Труды ЗИН АН СССР. — Л.: Наука, 1970. — Т. 47. — С. 111—181.
- Нейфельдт И.А. Из результатов орнитологической экспедиции на юго-восточный Алтай // Распространение и биология птиц Алтая и Дальнего Востока. Тр. ЗИН АН СССР. — 1986. — Т. 150. — С. 7—43.
- Немцев В.В. Охотничье-промысловые водоплавающие птицы Рыбинского водохранилища и пути их хозяйственного освоения // Труды Дарвинского заповедника. — 1956. — Вып. 3. — С. 91—292.
- Нечаев В.А. Птицы южных Курильских островов. — Л.: Наука, 1969. — 248 с.
- Нечаев В.А. О биологии размножения малой кукушки (*Cuculus poliocephalus poliocephalus*) в Приморье // Зоол. журн. — 1972. — Т. 51, Вып. 5. — С. 767—770.
- Нечаев В.А. К распространению и биологии некоторых птиц Нижнего Амура // Фауна и экология наземных позвоночных юга Дальнего Востока СССР. — Владивосток, 1974. — Т. 17(120). — С. 145—154.
- Нечаев В.А. Малая кукушка. Птицы России и сопредельных регионов: Рябкообразные—Совообразные. — М.: Наука, 1993. — С. 236—243.
- Никифоров М.Е. Репродуктивный потенциал и успешность размножения серой куропатки в Белоруссии // Тез. докл. 12 Прибалт. орнитол. конф., 15—18 нояб., 1988. — Вильнюс, 1988. — С. 158—159.
- Никифоров М.Е., Яминский Б.В., Шкляр Л.П. Птицы Белоруссии: Справочник-определитель гнезд и яиц. — Минск: Вышэйш. Шк., 1989. — 480 с.
- Николаев В.И., Керданов Д.А. Новые сведения о птицах Калининской области // Нов. аспекты исслед. биол. флоры и фауны СССР: Докл. МОИП, 1986. Зоол. и бот., — М., 1988. — С. 79—80.
- Новиков Г.А., Мальчевский А.С., Овчинникова Н.П., Иванова Н.С. Птицы «Леса на Ворскле» и его окрестностей // Вопросы экологии и биоценологии. — Л.: ЛГУ, 1963. — Вып. 8. — С. 9—118.
- Носков Г.А., Зимин В.Б., Резвый С.П., Рымкевич Т.А., Лапшин Н.В., Головань В.И. Птицы Ладожского орнитологического стационара и его окрестностей // Экология птиц Приладожья. — Л., 1981. — С. 3—86.
- Нумеров А.Д. Биология и взаимоотношения белой трясогузки и обыкновенной кукушки в Окском заповеднике // Научные основы охраны и рационального использования птиц: Труды Окского госуд. заповедника. — Рязань, 1978а. — Вып. XIV. — С. 144—171.
- Нумеров А.Д. О развитии птенцов обыкновенной кукушки // Научные основы охраны и рационального использования птиц: Труды Окского госуд. заповедника. — Рязань, 1978б. — Вып. XIV. — С. 172—185.
- Нумеров А.Д. Миграционные связи скворцов Окского заповедника // Тезисы второй всесоюзной конференции по миграциям птиц. — Алма-Ата: Наука Казахской ССР, 1978в. — Ч. 2. — С. 119—120.
- Нумеров А.Д. Продолжительность жизни и смертность скворца по данным кольцевания // Тезисы второй всесоюзной конференции по миграциям птиц. — Алма-Ата: Наука Казахской ССР, 1978г. — Ч. 2. — С. 118—119.
- Нумеров А.Д. Случаи аномальной откладки яиц у обыкновенного скворца // Научные основы охраны и рационального использования птиц: Труды Окского госуд. заповедника. — Рязань, 1978д. — Вып. XIV. — С. 361—362.
- Нумеров А.Д. Значение концентрации гнезд вида-воспитателя для обыкновенной кукушки // Биологические основы рационального использования животного и растительного мира. — Рига: Зинатне, 1978с. — С. 172—173.
- Нумеров А.Д. Материалы по численности и продуктивности большой синицы в Окском заповеднике // Научные основы охраны и рационального использования птиц:

Труды Окского госуд. заповедника. — Рязань, 1978е. — Вып. XIV. — С. 352—357.

Нумеров А.Д. Значение некоторых видов птиц как воспитателей обыкновенной кукушки на территории Европейской части СССР // Тез. докл. VII Всес. зоогеогр. конф. — М.: Наука, 1979а. — С. 250—251.

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, 1979б. — С. 157—158.

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

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

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.

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

Нумеров А.Д. Популяционная экология большой синицы в Окском заповеднике // Орнитология. — 1987. — Вып. 22. — С. 3—21.

Нумеров А.Д. Популяционная экология обыкновенного скворца, мухоловки-пеструшки и большой синицы Окского заповедника: Автореф. дис. ... канд. биол. наук, Москва, 1988. — 24 с.

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

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.

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

Нумеров А.Д. Конспецифичный паразитизм у обыкновенного скворца // Материалы 10-й Всесоюзной орнитологической конференции. Ч. 1. Пленарные доклады и сообщения на симпозиумах. — Минск: Наука техника, 1991. — С. 116—117.

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

Нумеров А.Д. Отряд кукушкообразные. Птицы России и сопредельных регионов: Рябкообразные-Совообразные. — М.: Наука, 1993а. — С. 182—183.

Нумеров А.Д. Обыкновенная кукушка. Птицы России и сопредельных регионов: Рябкообразные-Совообразные. — М.: Наука, 1993б. — С. 193—225.

Нумеров А.Д. Глухая кукушка. Птицы России и сопредельных регионов: Рябкообразные-Совообразные. — М.: Наука, 1993в. — С. 225—236.

Нумеров А.Д. Хохлатая кукушка. Птицы России и сопредельных регионов: Рябкообразные-Совообразные. — М.: Наука, 1993г. — С. 244—248.

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. — Воронеж, 1993. — Вып. 3. — С. 23—29.

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

Нумеров А.Д. Популяционная экология мухоловки-пеструшки на территории Окского заповедника // Научные основы охраны и рационального использования птиц: Труды Окского госуд. заповедника. — Рязань, 1995. — Вып. 19. — С. 75—100.

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

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.

О гнездовании птиц (обзор поступивших в редакцию статей и заметок) // Природа. — 1959. — № 3. — С. 107—110.

Паевский В.А. Предмиграционные передвижения и смертность белых трясогузок (*Motacilla alba*) Куршской косы // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. — Л., 1976. — Т. LXV. — С. 64—68.

Паевский В.А. Выживаемость зябликов (*Fringilla c. coelebs*) после достижения поло-

- возрелости в зависимости от даты их вылупления и размеров выводка // Зоол. журн. — 1981. — Т. 60, № 1. — С. 109—114.
- Паевский В.А. Демография птиц. — Л.: Наука, 1985. — 285 с.
- Панов Е.Н. Птицы Южного Приморья. — Новосибирск: Наука, 1973. — 376 с.
- Панов Е.Н. Поведение животных и этологическая структура популяций. — М.: Наука, 1983. — 423 с.
- Панов Е.Н. Гибридизация и этологическая изоляция у птиц. — М.: Наука, 1989. — 512 с.
- Панькин Н.С., Дугинцев В.А. О заселяемости гнезд врановых птиц пернатыми хищниками в антропогенных ландшафтах Зейско-Буреинской равнины // Матер. 1-го совещания по экологии и охране хищных птиц. — М.: Наука, 1983. — С. 63—64.
- Парамонов С.Я. К нахождению пятнистой кукушки (*Coccytes glandarius* (Linn.)) в Бессарабии // Орнитол. вестн. — 1915. — № 2. — С. 150—151.
- Петросян С.О., Петросян О.С. Оология и нидология птиц Армении. — М., 1997. — 155 с.
- Петросян С.О., Заболотный Н.Л. Ооморфология экологических рас обыкновенной кукушки (*Cuculus canorus canorus*) на Северном Кавказе и в Армении // Актуальные проблемы оологии. Материалы II Международной конференции стран СНГ (14—16 октября 1998 г., г. Липецк). — Липецк: ЛГПИ, 1998. — С. 37—38.
- Пинчук П.В., Монгин Э.А., Мороз С.В. Особенности биологии размножения галстучника и мородунки в пойме реки Припяти // Изучение куликов Вост. Европы и Сев. Азии на рубеже столетий. — М., 2002. — С. 43—46.
- Плешак Т.В. О некоторых орнитологических находках в Архангельской области // Орнитология. — 1987. — Вып. 22. — С. 191.
- Покуса Р.В. Динамики ооморфологических показателей большого баклана (*Phalacrocorax carbo*) в локальных поселениях Северного Приазовья / Актуальные проблемы оологии. Материалы II Международной конференции стран СНГ 14—16 октября 1998 г., г. Липецк. — Липецк, 1998. — С. 38—41.
- Поливанов В.М., Поливанова Н.Н. Экология лесных птиц северных макросклонов Северо-Западного Кавказа // Орнитологические исследования на Северо-Западном Кавказе. — Ставрополь: Кн. изд.—во, 1986. — Вып. 10. — С. 11—164.
- Понугаева А.Г. Импринтинг (запечатлевание). Л.:Наука. — 1973. — 103 с.
- Попенко В.М., Ветров В.В. Бледная пересмешка как вид-воспитатель кукушки // Бранта: сборник научных трудов Азово-Черноморской орнитологической станции. — Мелитополь: Бранта — Симферополь: Сонат, 1999. — Вып. 2. — С. 203—204.
- Попов В.Д. К экологии размножения чаек северного Байкала // Экология гнездования птиц и методы ее изучения: Тез. Всесоюзной конф. молодых ученых. — Самарканд, 1979. — С. 171—172.
- Популярный биологический словарь / Н.Ф. Реймерс. — М.: Наука, 1991. — 544 с.
- Портенко Л.А. Птицы Чукотского полуострова и острова Врангеля. — Л.: Наука, 1973. — Ч. 2. — 323 с.
- Потапов Р.Л. Кавказский улар / Птицы СССР. Курообразные—Журавлеобразные. — Л.: Наука, 1987. — С. 100—108.
- Приезжев Г.П. Заметки по биологии обыкновенной кукушки // Фауна Урала и прилежащих территорий. — Свердловск, 1982. — С. 17—24.
- Прокофьева И.В. О контактах северной популяции кукушки с ее основными и случайными хозяевами // Матер. 10-й Всес. орнитол. конф. Витебск, 17—20 сент., 1991, Стендовые сообщения. — Минск, 1991. — Ч. 2, кн. 2. — С. 173—174.
- Прокофьева И.В. О кормовой пластичности птенцов насекомоядных и зерноядных птиц // Науч. докл. высш. школы. Биол. н. — 1971. — № 11. — С. 14—19.
- Прокофьева И.В. О суточной активности зарянок, выкармливающих кукушонка // Экология и экологическая физиология птиц. Тез. докл. X Прибалт. орнитол. конф. — Рига, 1981. — Кн. 2. — С. 168—169.
- Промптов А.Н., Лукина Е.В. О биологических взаимоотношениях кукушки и некоторых видов птиц, ее воспитателей // Бюл. МОИП. Отд. биол. — 1940. — Т. 49, Вып. 5—6. — С. 82—95.
- Промптов А.Н. Современное состояние изучения гнездового паразитизма птиц // Усп. соврем. биол. — 1941. — Т. XIV, Вып. 1. — С. 30—51.
- Промптов А.Н. Очерки по проблеме биологической адаптации поведения воробьиных птиц. М.—Л.: Изд.—во АН СССР. — 1956. — 311 с.
- Птушенко Е.С. Материалы по фауне птиц Окского государственного заповедника и прилежащих частей южной Мещеры (рукопись). 1958. Архив Окского заповедника.
- Птушенко Е.С. Новые виды Рязанской области // Тр. зоол. музея МГУ. — 1964. — Т. 9. — С. 217—219.
- Птушенко Е.С., Иноземцев А.А. Биология и хозяйственное значение птиц Московской области и сопредельных территорий. — М.:МГУ, 1968. — 461 с.
- Пукинский Ю.Б. О редких и малоизученных птицах бассейна реки Бикин // Природа. — 1978. — № 1. — С. 56—76.
- Рогачева Э.В., Сыроечковский Е.Е., Бурский О.В. и др. Птицы среднетаежного бассейна Енисея: Фауна, ее охрана и рациональное использование // Охрана фауны Край-

ного Севера и ее рациональное использование. — М.: ВНИИ Природа, 1978. — С. 30—168.

Рогачева Э.В., Вахрушев А.А. Фауна и население птиц Енисейской северной тайги // Животный мир Енисейской тайги и лесотундры и природная зональность. — М.: Наука, 1983. — С. 47—106.

Рогачева Э.В. Птицы Средней Сибири: Распространение, численность, зоогеография. — М.: Наука, 1988. 309 с.

Рогачева Э.В., Сыроечковский Е.Е., Бурский О.В., Мороз А.А., Шефтель Б.И. Птицы Центральносибирского биосферного заповедника. 1. Неворобьиные птицы // Охрана и рациональное использование фауны и экосистем Енисейского Севера. — М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1988. — С. 42—96.

Родимцев А.С. Биология размножения массовых синантропных видов птиц (*Sturnus vulgaris* L., *Pica pica* L., *Corvus cornix* L.) на юге Западной Сибири: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Москва, 1990. — 18 с.

Родионов Э.Ф. О гнездовом паразитизме обыкновенной кукушки в Заилийском Алатау // Орнитология в СССР: Материалы V Всесоюз. орнитол. конф. — Ашхабад, 1969. — С. 537—539.

Роотсмяз Л. Птицы—хозяева кукушки в Эстонской ССР // Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование. — Л., 1986. Ч. 2. — С. 200—201.

Сагитов А.К., Фоттелер Э.Р. Отряд кукушкообразные (*Cuculiformes*). Птицы Узбекистана. Ташкент:Фан. — 1990. — Т. 2. — С. 211—223.

Сагитов Р.А. Смешанные кладки у уток и возможные пути их образования // Экология и охрана птиц. Кишинев. — 1981. — С. 200.

Самородов Ю.А. Экология чайковых птиц Северного Казахстана. Воронеж: ВГУ. — 1985. — 196 с.

Сема А.М. Биология обыкновенного скворца на юго-востоке Казахстана/Биология птиц в Казахстане. Тр. ин-та зоологии АН Каз.ССР, Алма-Ата. — 1978. — Т. 38. — С. 42—57.

Семенов-Тянь-Шанский О.И., Гилязов А.С. Птицы Лапландии. — М.: Наука, 1991. — 288 с.

Сергеева Н.А. Весенний орнитологический фенокалендарь района Окского заповедника // Труды Окского госуд. заповедника. — М., 1958. — Вып. II. — С. 57—63.

Синицын В.В., Дробовцев В.И. Ходулочник в лесостепи Казахстана // Изучение куликов Вост. Европы и Сев. Азии на рубеже столетий, Москва, 2002. — С. 164—166.

Симкин Г.Н. Запечатление и модификационные формы поведения животных // Зоол. журн. — 1973. — Т. 52, № 10. — С. 1437—1450.

Скрябин Н.Г. Влияние колебаний уровня Байкала на водоплавающих птиц // Орнитология. — 1967. — Вып. 8. — С. 285—293.

Скрябин Н.Г., Шароглазов В.И. К эколого-морфологической характеристике серебристой чайки на озере Байкал/Материалы VI Всесоюз. Орнитологической конф. — М.:МГУ, 1974. — Ч. 2. — С. 135—136.

Скрябин Н.Г. Водоплавающие птицы Байкала. — Иркутск: Иркутск. ГУ, 1975. — 244 с.

Слепцов М.М. Метод изучения птиц по яичникам // Охрана природы. — М.:ВООП, 1948. Вып. 5. — С. 119—129.

Смогоржевский Л.О. Гагри, норці, трубконосі, веслоногі, голінасті, фламінго / Фауна України. — Т. 5, птахи, вип. 1. Київ: Наук. Думка. — 1979. — 188 с.

Смогоржевский А.А., Смогоржевская Л.И. Изменение весовых показателей яйца кукушки в процессе инкубации и рост птенца // Вестн. зоологии. — Киев, 1981. — С. 87—89.

Снигиревский С.И. Орнитологическая экскурсия в широколиственные леса западных предгорий Южного Урала // Тр. Башк. госуд. заповедника. — 1947. — Вып. 1. — С. 69—86.

Соколов Е.П. Новое о птицах юго-восточного Забайкалья // Распределение и биология птиц Алтая и Дальнего Востока: Тр. ЗИН АН СССР. — Л.: Наука, 1986. — Т. 150. — С. 74—76.

Соколов Е.П., Соколов А.М. Новые виды птиц—воспитателей обыкновенной кукушки // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. — Л., 1986. — Т. 147. — С. 145—146.

Соколов Л.В. Неравнозначная роль ранних и поздних выводков в поддержании популяции зяблика (*Fringilla coelebs*) на Куршской косе // Зоол. журн. — 1975. — Т. 54, № 2. — С. 257—265.

Соколов Л.В. Филопатрия и дисперсия птиц // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. — Л., 1991. — Т. 230. — 233 с.

Соловьева Д.В. Насиживание яиц черной казарки (*Branta bernicla nigricans*) бургомистром (*Larus hyperboreus*) // Казарка. — 1997. — № 3. — С. 158.

Спангенберг Е.П. Птицы бассейна реки Имана // Сб. тр. зоол. музея МГУ. — 1965. — С. 98—202.

Степанов Е.А. Материалы по экологии и практическому значению розового скворца в Карагандинской области // Орнитология. — 1960. — № 3. — С. 292—297.

Степанов Е.А. Кормовые запасы и колониальность розовых скворцов в Центральном Казахстане // Орнитология. — 1987. — № 22. — С. 118—123.

Степанян Л.С. Птицы Терскей Ала-Тау (Тянь-Шань) // Учен. зап. МОПИ. — 1959. — С. 24—141.

Степанян Л.С. Об одной биологической особенности размножения кукушки // Ма-

- тер. III Всес. орнитол. конф. Львов, Львовск. ун-та. — 1962. — Кн. 2. — С. 195.
- Степанян Л.С. В чужом гнезде // Природа. — 1967. — № 2. — С. 79—80.
- Степанян Л.С. Конспект орнитологической фауны СССР. — М.: Наука, 1990. — 728 с.
- Стойловский В.П. Аномальные кладки речной крачки в северо-западном Причерноморье // Матер. 10-й Всес. орнитол. конф. Витебск, 17—20 сент. — 1991. Ч. 2, кн.2. Стендовые сообщения. Минск. — 1991. — С. 224—226.
- Страдз А. Глухая кукушка // Птицы Латвии: Территориальное размещение и численность. Под ред. Я. Виксне. Рига: Зинатне. — 1983. — С. 119.
- Судиловская А.М. Отряд Кукушки // Птицы Советского Союза. — М.: Сов. наука. — 1951. Т. 1. — С. 430—465.
- Суханова О. В. О гнездовом паразитизме нырковых уток в Подмоскowie // Тезисы докладов XII Прибалт. Орнитол. Конф. Вильнюс. — 1988. — С. 223—225.
- Сухинин А.Н. Материалы о распространении некоторых птиц в Туркмении // Зоол. журн. — 1956. — Т. 35. Вып.5. — С. 779—780.
- Сушкин П.П. Птицы Советского Алтая и прилегающих частей Северо-Западной Монголии. — М.: Изд-во АН СССР. — 1938. Т. 1. — 319 с.
- Сыроечковский Е.В. Подкладывание белыми гусями яиц в чужие гнезда // Зоол. журн. — 1979. — Т. 58, № 7. — С. 1033—1041.
- Сыроечковский Е.В. Подкладывание яиц в чужие гнезда тундровыми гуменниками на острове Вайгач // Проблемы изучения и охраны гусеобразных птиц Восточной Европы и Северной Азии (Тезисы докладов Первого совещания РРГ). — М., 2001. — С. 116—117.
- Талпош В.С. Матеріали до екології сорокопуда-жулана в Тернопільській області // Матер. 3 конф. мол. орнітологів України, Київ, 14—15 березня. — 1998. — 1998. — С. 147—152.
- Ткаченко Е.Э. Изменение размеров яиц и величины кладки большого баклана (*Phalacrocorax carbo*) в зависимости от условий среды/Актуальные проблемы оологии. Материалы II Международной конференции стран СНГ 14—16 октября 1998 г., г. Липецк. — Липецк. — 1998. — С. 43—44.
- Турчин В.Г. Использование пернатыми хищниками гнезд врановых в Каменной степи // Экол. и численность вранов. птиц России и сопред. государств : Матер. 4 Совещ. по экол. вранов. птиц, [Казань. — 1996]. — Казань. — 1996. — С. 100—102.
- Уатт К. Экология и управление природными ресурсами. Количественный подход: Пер. с англ. — М. — 1971. — 463 с.
- Умрихина Г.С. Птицы Чуйской долины. Фрунзе: Илим. — 1970. — 132 с.
- Ушакова М.М., Ушаков В.А. О совместном гнездовании некоторых видов птиц-дуплогнезdnиков // Орнитология. — 1976. — Вып. 12. — С. 248.
- Федюшин А.В., Долбик М.С. Птицы Белоруссии. Минск: Наука и техника. — 1967. 520 с.
- Фетисов С.А., Носков Г.А., Нанкинов Д.Н., Петров В.С. Жилищные связи/ Полевой воробей *Passer montanus* L. (характеристика вида на пространстве ареала). — Л.: ЛГУ. — 1981 — С. 246—252.
- Фокин С.Ю. Импринтинг и направленное формирование поведения кряквы при искусственном дичеразведении // Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование. Тезисы докладов IX ВОК., — Л., 1986. Ч.2. — С. 294—295.
- Фоттелер Э.Р. Материалы к биологии размножения некоторых неворобьиных птиц среднего течения реки Келес // Тез. Всес. конф. молодых ученых «Экология гнездования птиц и методы ее изучения». Самарканд: Самарканд. гос. ун-т. — 1979. — С. 221—222.
- Фоттелер Э.Р., Митропольский О.В., Третьяков Г.П. Материалы по гнездованию трясогузок в западном Тянь—Шане // Орнитология. — 1984. — № 19. — С. 113—119.
- Хабаева Г.М. О воспитании полевым жаворонком двух птенцов обыкновенной кукушки в одном гнезде // Экология и население птиц, Иркутск. — 1985. — С. 119—121.
- Хазиева С.М., Болотников А.М., Каменский Ю.Н., Никольская В.И. Материалы о гнездящихся птицах Правобережья реки Камы Добрянского района, Пермской области // Гнездовая жизнь птиц, Пермь. — 1975. — С. 117—127.
- Хаютин С.Н., Дмитриева Л.П., Тартыгина Н.Г., Александров Л.И. Поведение птенца кукушки *Cuculus canorus* в гнезде горихвостки *Phoenicurus phoenicurus* // Зоол. журн. — 1982. — Т. 61, № 7. — С. 1063—1077.
- Хаютин С.Н., Дмитриева Л.П., Александров Л.И. Сенсорные и поведенческие механизмы адаптации птенца кукушки к гнездовой экологии горихвостки // Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование. Тезисы докладов IX ВОК., — Л., 1986. Ч.2. — С. 303—304.
- Хохлов А.Н. Использование гнезд врановых другими видами птиц // Влияние антропогенных факторов на структуру и функционирование биоценозов. — Межвуз. сб. науч. тр. — М.: МГПИ. — 1983. — С. 72—78.
- Хохлов А.Н., Мельгунов И.Л. О крупных кладках у деревенской ласточки в Ставропольском крае // Актуал. вопр. экол. охраны природы Ставроп. края и сопредел. территорий: Матер. науч.-практ. конф., 8—10 окт. — 1991/Сев.—Кавк. отд. ВОО АН СССР. Ставрополь. — 1991. — С. 172.

- Чернов В.Ю. О роли гнездового паразитизма в размножении уток на озере Сарыкамыш (Ташаузская обл., ТССР) // Вопросы экологии. Инвентаризация природных ресурсов Чарджоуской области. — Чарджоу, 1990. — Вып. 1. — С. 103—118.
- Чернышев В.М. Обнаружение в Наурзумском заповеднике гнезд со смешанной кладкой // Вестн. Моск. ун-та. Биол., почвовед. — 1973. — № 2. — С. 91—92.
- Чернышев В.М., Юрлов А.К. Совместное насаживание кладок шилохвостью и широконосой // Орнитология. — 1991. — Вып. 25. — С. 211—212.
- Чунихин С.П. Об особенностях гнездового паразитизма глухой кукушки // Зоол. журн. — 1964. Т. 43, № 8. — С. 1249—1250.
- Чупин И.И. Насаживание зимняком яйца гугенника // Орнитология. — 1995. — Вып. 26. — С. 199.
- Шаповал А.П., Шаповал Е.А. Случаи использования чужих гнезд некоторыми видами открытогнездящихся птиц // Экол. исслед. и охрана птиц Прибалт. респ. тез. докл. Прибалт. конф. мол. орнитологов. Каунас. — 1982. — С. 97—99.
- Шаповал А.П. Величина кладки, успешность размножения и некоторые другие особенности гнездования сорокопуга-жулана в двух различных биотопах Полтавской области // Труды Зоологического института АН СССР. — 1988. — Т. 182. — С. 140—145.
- Шаповал А.П. Садовая славка (*Sylvia borin*) — основной вид-воспитатель кукушки (*Cuculus canorus*) в западной части Полтавской области // Рус. орнит. журн. — 1992. — № 1(2). — С. 253—255.
- Шинкаренко А.В. Успешность размножения нырковых уток в устье верхней Ангары на Байкале // Проблемы экологии Прибайкалья. Тезисы докладов к респ. совещанию. IV. Популяционные аспекты экологии. Иркутск. — 1979. — С. 87—88.
- Шкатулова А.П. О размножении, росте и развитии обыкновенной кукушки в Читинской области // Вопросы географии и биологии. Чита. — 1970. — С. 138—147.
- Шульпин Л.М. Орнитология (строение, жизнь и классификация птиц). Ленинград: ЛГУ, 1940. — 555 с.
- Шураков С.А. Темп развития эмбрионов белой трясогузки и обыкновенной кукушки // Гнездовая жизнь птиц. Пермь. — 1989. — С. 87—89.
- Шукуров Э.Д. Птицы еловых лесов Тянь-Шаня. Фрунзе: Илим. — 1986. — 154 с.
- Юдин Б. Необычные кладки птиц // Охота и охот. хоз-во. — 1958. — № 12. — С. 58.
- Юрлов А.К., Михантьев А.И., Селиванова М.А. Влияние факторов среды на продуктивность популяций околородных птиц на юге Западной Сибири // Сибирский экологический журн. — 1994. — № 4. — С. 347—353.
- Якименко В.В. О возможном участии кукушек *Cuculus* в воспитании птенцов // Рус. орнитол. журн. — 2001. — Экспресс-выпуск. — № 157. — С. 745—746.
- Янков П.Н. Птиците на Източните Родопи. I. Срокове на пребиваване и динамика на орнитофауната // Экология, — 1991. — 24. — С. 26—43.
- Яновский Л.П. Репродуктивные показатели гусеобразных в Верхнем Приобье и на Барабинской низменности // Матер. 10-й Всес. орнитол. конф. Витебск, 17—20 сент., 1991. Стендовые сообщения. — Минск, 1991. — Ч. 2, кн.2. — С. 313—314.
- Afton A.D. Forced copulation as a reproductive strategy of male lesser scaup: a field test of some predictions // Behaviour. — 1985. — Vol. 92, № 1—2. — PP. 146—167.
- Aguilera E., Alvarez F. Copulations and mate guarding of the spoonbill (*Platalea leucorodia*) // Behaviour. — 1989. — Vol. 110, № 1—4. — PP. 1—22.
- Åhlund M., Andersson M. Female ducks can double their reproduction // Nature. — 2001. — Vol. 414, № 6. — PP. 600—601.
- Airola D.A. Brown-headed cowbird parasitism and habitat disturbance in the Sierra Nevada // J. Wildlife Manag. — 1986. — Vol. 50, № 4. — PP. 571—575.
- Alatalo R.V., Gottlander K., Lundberg A. Extra-pair copulations and mate guarding in the polyterritorial pied flycatcher, *Ficedula hypoleuca* // Behaviour. — 1987. — Vol. 101, № 1—3. — PP. 139—155.
- Alatalo R.V., Gustafsson L., Lundberg A. Extra-pair paternity and heritability estimates of tarsus length in pied and collared flycatchers // Oikos. — 1989. — Vol. 56, № 1. — PP. 54—58.
- Alatalo R.V., Ratti O. Sexy son hypothesis — controversial once more // Trends Ecol. and Evol. — 1995. — Vol. 10, № 2. — P. 52—53.
- Alderson G.W., Gibbs H.L., Sealy S.G. Determining the reproductive behaviour of individual brown-headed cowbirds using microsatellite DNA markers // Anim. Behav. — 1999. — Vol. 58, № 4. — PP. 895—905.
- Alvarez F., De Reyna L.A., Segura M. Experimental brood parasitism of the magpie (*Pica pica*) // Anim. Behav. — 1976. — Vol. 24, № 4. — PP. 907—916.
- Alvarez F. A gens of Cuckoo *Cuculus canorus* parasitizing Rufous Bush Chat *Cercotrichas galactotes* // J. Avian Biol. — 1994a. — Vol. 25. — PP. 239—243.
- Alvarez F. Cuckoo predation on nests of nearest neighbours on parasitized nests // Ardea. — 1994b. — Vol. 82, № 2. — PP. 269—270.
- Alves M.A.S., Bryant D. M. Brood parasitism in the Sand Martin, *Riparia riparia*: evidence for two parasitic strategies in a colonial passerine // Anim. Behav. — 1998. — Vol. 56. — PP. 1323—1331.

- Amat J.A. Nest parasitism of pochard *Aythya ferina* by red-crested pochard *Netta rufina* // *Ibis*. — 1985. — Vol. 127, № 2. — PP. 255—262.
- Amat J.A. Effects of Red-crested Pochard nest parasitism on Mallards // *Wilson Bull.* — 1991. — Vol. 103, № 3. — PP. 501—503.
- Andersson M., Eriksson M.O.G. Nest parasitism in goldeneyes *Bucephala clangula* some evolutionary aspects // *Amer. Natur.* — 1982. — Vol. 120, № 1. — PP. 1—16.
- Andersson M., Ahlund M. Host—parasite relatedness shown by protein fingerprinting in a brood parasitic bird // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. — 2000. — Vol. 97, № 24. — PP. 13188—13193.
- Andersson M. Relatedness and the Evolution of Conspecific Brood Parasitism // *Amer. Natur.* — 2001. — Vol. 158, № 6. — PP. 599—614.
- Andersson M., Ahlund M. Protein fingerprinting: a new technique reveals extensive conspecific Brood Parasitism // *Ecology*. — 2001. — Vol. 82, № 5. — PP. 1433—1442.
- Ando Shigeru. Fluctuation of body temperature and cuckoo brood parasitism // *Ecol. Res.*, № 3. — 1995. — Vol. 10. — PP. 321—325.
- Ankney C.D., Scott D.M. On the mating system of brown-headed cowbirds // *Wilson Bull.* — 1982. — Vol. 94, № 3. — PP. 260—268.
- Ankney C.D., Johnson S.L. Variation in weight and composition of Brown-headed Cowbird eggs // *The Condor*. — 1985. — Vol. 87, № 2. — PP. 296—299.
- Ar A., Rahn H., Paganelli Ch.V. The avian egg: mass and strength // *The Condor*. — 1979. — Vol. 81, № 4. — PP. 331—337.
- Aragón P., Møller A.P., Soler J.J., Soler M. Molecular phylogeny of cuckoos supports a polyphyletic origin of brood parasitism // *J. of Evol. Biol.* — 1999. — Vol. 12, № 3. — PP. 495—506.
- Arcece P., Smith J.N.M., Hatch M.I. Nest predation by cowbirds and its consequences for passerine demography // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA, Ecology*. — 1996. — Vol. 93. — PP. 4608—4611.
- Arctander P., Fjeldsa J. Reproductive organs and mating strategies of Bearded Tit *Panurus biarmicus* // *Ibis*. — 1994. — Vol. 136, № 3. — PP. 356—360.
- Arendt W.J., Mora T.A. Range expansion of the Shiny Cowbird in the Dominican Republic // *J. Field Ornithol.* — 1984. — Vol. 55, № 1. — PP. 104—107.
- Arias de Reyna L. Present status of the Brood parasitism of *Clamator glandarius* in Europe // XVIII Congr. Intern. ornithol.: Abstr. of symp. and poster presentations. Moscow: Nauka. — 1982. — PP. 105.
- Arias de Reyna L. Parasitismo de incubación en el Criollo (*Clamator glandarius*) // *Misc. zool.* — 1985. — № 9. — PP. 419—425.
- Arias de Reyna L., Recuerd P., Trujillo Y., Corvillo M., Cruz A. Territory in the Great Spotted Cuckoo (*Clamator glandarius*) // *J. Ornithol.* — 1987. — Vol. 128, № 2. — PP. 231—239.
- Arnhem R. Accenteur et Troglodyte: Une infidelite toute naturelle // *Homme et oiseau*. — 1994. — Vol. 34, № 1. — PP. 15—22.
- Arroyo B.E. Copulatory behavior of semi-colonial Montagu's Harriers // *The Condor*. — 1999. — Vol. 101, № 2. — PP. 340—346.
- Ash J.S. The "raptor-flight" of the cuckoo // *Brit. Birds*. — 1965. — Vol. 58, № 1. — PP. 1—5.
- Baerends G.P., Rhijn J.G. van. The effect of colour in egg-recognition by the black-headed gull (*Larus r. ridibundus* L.). I. // *Proc. Kon. ned. akad. wetensch.* — 1975a, C 78, № 1. — PP. 1—12.
- Baerends G.P., Rhijn J.G. van. The effect of colour in egg—recognition by the black-headed gull (*Larus r. ridibundus* L.). II // *Proc. Kon. ned. akad. wetensch.* — 1975b, C 78, № 1. — PP. 13—20.
- Baerends G.P., Hogan-Warburg A.J. The external morphology of the egg and its variability // *Behaviour*. — 1982. — Vol. 82, № 1—4. — PP. 1—31, 390—391.
- Baker J.L., Payne R.L. Nest usurpation of a starling nest by a pair of Red-bellied Woodpeckers // *Fla. Field. Natur.* — 1993. — Vol. 21, № 2. — PP. 33—34.
- Balát F., Černý V., Černý W., Ferienc O., Folk Č., Formánek J., Haohler E., Hájek V., Havlín J., Hudec K., Kluž Z., Kožená I., Ktjx Z., Matoušek B., Mošanský A., Ryšavý B., Sládek J., Svoboda S., Toufar J. Fauna ČSSR. Svazek 21. Ptáci — Aves. Díl II. Redigují K. Hudec, W. Černý. Praha, Nakladatelství Československé Akademie Věd. — 1977. — 895 p.
- Balát F., Černý V., Černý W., Ferienc O., Folk Č., Formánek J., Haohler E., Hájek V., Havlín J., Hudec K., Kluž Z., Kožená I., Ktjx Z., Matoušek B., Mošanský A., Ryšavý B., Sládek J., Svoboda S., Toufar J. Fauna ČSSR. Svazek 23, 24. Ptáci — Aves. Díl III/I, III/2. Redigují K. Hudec, W. Černý. Praha, Nakladatelství Československé Akademie Věd. — 1983. — 1234 p.
- Balla M. Neobvyklý obsah hniezda mýsiaroky usatej (*Asio otus*) // *Zb. Vychodosl. ornitol. klubu*. — 1985. — № 2. — PP. 122—123.
- Baltz M.E., Burhans D.E. Rejection of artificial parasite eggs by Gray Kingbirds in the Bahamas // *The Condor*. — 1998. — Vol. 100. — PP. 566-568.
- Baptista L.F. Gewbird parasitism on the White-crowned Sparrow and Wrentit in the San Francisco Bay area // *Auk*. — 1972. — Vol. 89, № 4. — PP. 879—882.
- Barber C.A., Robertson R.J. Floater males engage in extrapair copulations with resident female Tree Swallows // *The Auk*. — 1999. — Vol. 116. — PP. 264—269.
- Barber D.R., Martin T.E. Influence of alternate host densities on Brown-headed Cow-

- bird parasitism rates in Black-capped Vireos // *The Condor*. — 1997. — Vol. 99, № 3. — PP. 595—604.
- Beauchamp G. Determinants of intraspecific brood amalgamation in Waterfowl // *The Auk*. — 1997. — Vol. 114, № 1. — PP. 11—21.
- Beauchamp G. The relationship between intra- and interspecific brood amalgamation in Waterfowl // *The Condor*. — 1998. — Vol. 100, № 1. PP. 153—162.
- Becker L., Dankhoff S. Der Kuckuck (*Cuculus canorus canorus* L.) in der Oberlausitz // *Abh. und Ber. Naturkundesmus. Gorlitz*. — 1973(1974). — B. 48, № 13. — 9 s.
- Becking J.H. New evidence of the specific affinity of *Cuculus lepidus* Müller // *Ibis*. — 1975. — Vol. 117, № 3. — PP. 275—284.
- Becking J.H. Notes on the breeding of indian cuckoos // *J. Bombay Natur. Hist. Soc.* — 1981. — Vol. 78, № 2. — PP. 201—231.
- Beecher M.D., Beecher I.M. Sociobiology of bank swallows: reproductive strategy of the male // *Science*. — 1979. — Vol. 205, № 4412. — PP. 1282—1285.
- Beisenhertz W. Mountain Tailorbird as host of Rusty-breasted Cuckoo // *Kukila*. — 1998. — № 10. — PP. 159—160.
- Benecke H.-G. Zur Bedeutung verschiedener Wirtsvogelarten für die Reproduktion des Kuckucks in der DDR // *Falke*. — 1982. — A. 29, № 5. — S. 153—156.
- Bensch S., Hasselquist D., Nielsen B., Hansson B. Higher fitness for philopatric than for immigrant males in a semi-isolated population of great reed warblers // *Evolution*. — 1998. — Vol. 52, № 3. — PP. 877—883.
- Benson C.W., Serventy D.L. The feeding of the young didric cuckoo *Chrysococcyx caprius* // *Ibis*. — 1957. — Vol. 99, № 2. — PP. 347—349.
- Benson D.P. Low extra-pair Paternity in White-Tailed Ptarmigan // *The Condor*. — 2002. — Vol. 104, № 1. — PP. 192—196.
- Bergin T.M. Nest reuse by Western Kingbirds // *Wilson Bull.* — 1997. — Vol. 109, № 4. — PP. 735—737.
- Berndt R. Passer montanus als Wirt von *Cuculus canorus* bei Braunschweig // *Vogelwelt*. — 1959. — B. 80, № 6. — S. 183—184.
- Berruti A., McIntosh B., Walter R. Parasitism of the Blue Swallow *Hirundo atrocaerulea* by the Greater Honeyguide *Indicator indicator* // *Ostrich*. — 1995. — Vol. 66. — PP. 94.
- Bertram B.C.R. Ostriches recognize their own eggs and discard others // *Nature*. — 1979. — Vol. 279, № 5710. — PP. 233—234.
- Bertran J., Margalida A. Copulatory Behavior of the Bearded Vulture // *The Auk*. — 1999. — Vol. 101, № 1. — PP. 164—168.
- Bezzel E. Über Mischgelege bei Enten // *Vogelwelt*. — 1961. — B. 82, № 4. — S. 97—101.
- Biddau L., Mingozzi T., Fedrighini N. Trophic resource availability and mating systems: A progressive study concerning an alpine population of *Petronia petronia* // *A Rapp. u 7 Conv. Naz. Ornitol., Urbino*, 23—26 sett. — 1993 // *Ric. biol. selvag.* — 1995. — Suppl. — PP. 225—230.
- Biebach H. Energetik des Brütens beim Star (*Sturnus vulgaris*) // *J. Ornithol.* — 1979. — B. 20, № 2. — S. 121—138.
- Biebach H. Effect of clutch size and time of day on the energy expenditure of incubating starlings (*Sturnus vulgaris*) // *Physiol. Zool.* — 1984. — Vol. 57, № 1. — PP. 26—31.
- Biebach H. Eitemperatur verschiedener Gelegegrößen beim Star (*Sturnus vulgaris*) und mögliche Konsequenzen // *Vogelwarte*. — 1988. — B. 34, № 4. — S. 260—266.
- Birkhead T.R., Johnson S.D., Nettleship D.N. Extra-pair matings and mate guarding in the Common Murre *Uria aalge* // *Anim. Behav.* — 1985. — Vol. 33, № 2. — PP. 608—619.
- Birkhead T.R., Eden S.F., Clarkson K., Goodburn S.F., Pellatt J. Social organisation of a population of Magpies *Pica pica* // *Ardea*. — 1986. — Vol. 74, № 1. — PP. 59—68.
- Birkhead T.R., Atkin L., Møller A.P. Copulation behaviour of birds // *Behaviour*. — 1987. — Vol. 101, № 1—3. — PP. 101—138.
- Birkhead T.R., Biggins J.D. Reproductive Synchrony and Extra-pair Copulation in Birds // *Ethology*. — 1987. — Vol. 74. — PP. 320—334.
- Birkhead T.R., Pellatt J., Hunter F.M. Extra-pair copulation and sperm competition in the zebra finch // *Nature*. — 1988. — Vol. 334, № 6177. — PP. 60—62.
- Birkhead T.R., Hunter F.M., Pellatt J.E. Sperm competition in the zebra finch, *Taeniopygia guttata* // *Anim. Behav.* — 1989. — Vol. 38, № 6. — PP. 935—950.
- Birkhead T.R., Burke T., Zann R., Hunter F.M., Kurpa A.P. Extra-pair paternity and intraspecific brood parasitism in wild zebra finches *Taeniopygia guttata*, revealed by DNA fingerprinting // *Behav. Ecol. Sociobiol.* — 1990. — 27. — PP. 315—324.
- Birkhead T.R., Møller A.P. Sperm Competition in Birds. Evolutionary Causes and Consequences. Academic Press. — 1992. — 278 p.
- Birkhead T.R., Fletcher F. Male phenotype and ejaculate quality in the zebra finch *Taeniopygia guttata* // *Proc. Roy. Soc. London. B.* — 1995. — Vol. 262, № 1365. — PP. 329—334.
- Birkhead T.R., Fletcher F., Pellatt E.J., Staples A. Ejaculate quality and the success of extra-pair copulations in the zebra finch // *Nature*. — 1995. — Vol. 377, № 6548. — PP. 422—423.
- Birkhead T.R., Briskie J.V., Lefjeld J.T., Slagsvold T. Breeding-cycle patterns of sperm storage in the Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) // *The Auk*. — 1997. — Vol. 114, № 4. — PP. 792—796.
- Birkhead T.R., Hatchwell B.J., Lindner R., Blomqvist D., Pellatt E.J., Grif-

- fiths R., Lifjeld J.T. Extra-pair paternity in the Common Murre // *The Condor*. — 2001. — Vol. 103, № 1. — PP. 158—162.
- Bischoff C.M., Murphy M.T. The detection of and responses to experimental intraspecific brood parasitism in Eastern Kingbirds // *Anim. Behav.* — 1993. — Vol. 45, № 4. — PP. 631—638.
- Bishop M.M. Imprinting of a ring-billed gull // *The Auk*. — 1978. — Vol. 95, № 1. — PP. 196—197.
- Bjørnstad G., Lifjeld J.T. High frequency of extra-pair paternity in a dense and synchronous population of Willow Warblers *Phylloscopus trochilus* // *J. Avian Biol.* — 1997. — Vol. 28, № 4. — PP. 319—324.
- Blaise M. Contribution a l'etude de la reproduction du Coucou gris *Cuculus canorus* dans le nord-est de la France // *Oiseau rev. fr. ornithol.* — 1965. — Vol. 35, № 2. — PP. 87—116.
- Blakey J.K. Genetic evidence for extra-pair fertilizations in a monogamous passerine, the Great Tit *Parus major* // *Ibis*. — 1994. — Vol. 136. — PP. 457—462.
- Blanco G., Bertellotti M. Differential predation by mammals and birds: implications for egg-colour polymorphism in a nomadic breeding seabird // *Biol. Journ. of the Linnean Society*. — 2002. — Vol. 75, № 2. — PP. 137—146.
- Blankespoor G.W., Oolman J., Uthe C. Eggshell strength and Cowbird parasitism of Red winged Blackbirds // *The Auk*. — 1982. — Vol. 99. — PP. 363—365.
- Blomqvist D., Kempnaers B., Lancot R.B., Sandercock B.K. Genetic Parentage and Mate Guarding in the Arctic-Breeding Western Sandpiper // *The Auk*. — 2002. — Vol. 119, № 1. — PP. 228—233.
- Blomqvist D., Andersson M., Küpper C., Cuthill I.C., Kis J., Lancot R.B., Sandercock B.K., Székely T., Wallander J., Kempnaers B. Genetic similarity between mates and extra-pair parentage in three species of shorebirds // *Nature*. — 2002. — Vol. 419, № 10. — PP. 613—615.
- Bochenski Z. Nesting of Black-headed Gull *Larus ridibundus* L. // *Acta Zoologica Cracoviensia*. — 1962. — Vol. VII, № 6. — PP. 87—104.
- Boet M. Premier cas de nidification connu du Coucou geai *Clamator glandarius* dans les Alpes-Maritimes // *Alauda*. — 1996. — Vol. 64, № 3. — PP. 370—371.
- Bolen G.M. Extra-pair copulations in Yellow-billed Magpies *Pica nuttalli* preliminary results. // *Acta Ornith.* — 1997. — Vol. 32. — PP. 9—13.
- Bollinger E.K., Gavin T.A. Patterns of extra-pair fertilizations in bobolinks // *Behav. Ecol. and Sociobiol.* — 1991. — Vol. 29, № 1. — PP. 1—7.
- Bønlokke-Pedersen J., Drachmann J., Frydenberg J., Boomsma J.J. Rare extra-pair fertilizations in the semi-colonially breeding linnet *Carduelis cannabina* // *J. Avian Biol.* — 2002. — Vol. 33, № 2. — PP. 203—205.
- Bonvicini P., Farina F. Primo Caso, in Italia, di parassitizzazione di cuculo *Cuculus canorus*, nei confronti di lui'Verde *Phylloscopus sibilatrix* // *Riv. Ital. Ornitol.* — 1991. — Vol. 61, № 1—2. — PP. 51.
- Borg T. Talgoxungar (*Parus major*) och svartvita flugsnapparungar (*Muscicapa hypoleuca*) i samma holk // *Var. fågelvärld*. — 1961. — Vol. 20, № 2. — PP. 165—166.
- Bowen B.S., Koford R.R., Brown J.L. Genetic evidence for undetected alleles and unexpected parentage in the Gray-breasted Jay // *The Condor*. — 1995. — 97, № 2. — PP. 503—511.
- Bowers R., Dunning J. Nest parasitism by cowbirds on Buff-breasted Flycatchers, with comments on nest-site selection // *Wilson Bull.* — 1984. — Vol. 96, № 4. — PP. 718—719.
- Braa A.T., Moksnes A., Røskoft E. Adaptations of bramblings and chaffinches towards parasitism by the common cuckoo // *Anim. Behav.* — 1992. — Vol. 43, № 1. — PP. 67—78.
- Braden G.T., McKernan R.L., Powell S.M. Effects of nest parasitism by the Brown-headed cowbird on nesting success of the California Gnatcatcher // *The Condor*. — 1997. — Vol. 99, № 4. — PP. 858—865.
- Briskie J.V., Sealy S.G. Responses of least flycatchers to experimental inter and intra-specific brood parasitism // *The Condor*. — 1987. — Vol. 89, № 4. — PP. 899—901.
- Briskie J.V., Sealy S.G. Nest re-use egg burial in the Flycatcher, *Empidonax minimus* // *Can. Field-Natur.* — 1988. — Vol. 102, № 4. — PP. 729—731.
- Briskie J.V., Sealy S.G. Changes in nest defense against a brood parasite over the breeding cycle // *Ethology*. — 1989. — Vol. 82, № 1. — PP. 61—67.
- Briskie J.V., Sealy S.G., Hobson K.A. Differential parasitism of least flycatchers and yellow warblers by the brown-headed cowbird // *Behav. Ecol. and Sociobiol.* — 1990. — Vol. 27, № 6. — PP. 403—410.
- Brooke M. de L., Davies N.B. Recent changes in Host usage by Cuckoos *Cuculus canorus* in Britain // *J. of Anim. Ecol.* — 1987. — Vol. 56. — PP. 873—883.
- Brooke M. de L., Davies N.B. Egg mimicry by cuckoos *Cuculus canorus* in relation to discrimination by hosts // *Nature*. — 1988. — Vol. 335, № 6191. — PP. 630—632.
- Brooke M. de L., Davies N.B. A failure to demonstrate host imprinting in the Cuckoo (*Cuculus canorus*) and Alternative Hypotheses for the maintenance of egg mimicry // *Ethology*. — 1991. — Vol. 89, № 2. — PP. 154—166.
- Brooke M. de L., Davies N.B., Noble D.G. Rapid decline of host defences in response to reduced cuckoo parasitism behavioural: flexibility of reed warblers in a changing world //

- Proc. Royal Soc. Lond. — 1998. — Vol. 265. — PP. 1277—1282.
- Brooker L.C., Brooker M.G. Why are cuckoos host specific? // *Oikos*. — 1990. — Vol. 57, № 3. — PP. 301—309.
- Brooker L., Brooker M. 1999. Australian Cuckoo-Host Database: <http://www.users.bigpond.com/LesMikeBrooker/database.htm> (04.02.2003).
- Brooker M., Brooker L. Identification and development of the nestling cuckoos, *Chrysococcyx basalis* and *C. lucidus* plagosus, in Western Australia // *Austral. Wildlife Res.* — 1986. — Vol. 13, № 2. — PP. 197—202.
- Brooker M., Brooker L. Laying patterns of two Australian Bronze-Cuckoos *Chrysococcyx* end impact on the Host // 8th Pan-Afr. Ornithol. Congr Birds end Afr. Environ., Burundi. — 1992/Ann. Sci. zool./Mus roy. Afr. cent. — 1993. Vol. 268. — PP. 439—446.
- Brosset A. Observations sur le parasitisme de la reproduction du coucou émeraude *Chrysococcyx cupreus* au Gabon // *Oiseau rev. franç. ornithol.* — 1976. — Vol. 46, № 3. — PP. 201—208.
- Brown C.R. Laying eggs in a neighbor's nest: benefit and cost of colonial nesting in swallows // *Science*. — 1984. — Vol. 224, № 4648. — PP. 518—519.
- Brown C.R., Bomberger Brown M. A new form of reproductive parasitism in cliff swallows // *Nature*. — 1988. — 331. — PP. 66—68.
- Brown C.R., Bomberger Brown M. Behavioural dynamics of intraspecific brood parasitism in colonial cliff swallows // *Anim. Behav.* — 1989. — Vol. 37, № 5. — PP. 777—796.
- Brown C.R., Sherman L.C. Variation in the appearance of swallow eggs and the detection of intraspecific brood parasitism // *The Condor*, — 1989. — Vol. 91, № 3. PP. 620—627.
- Brown C.R., Bomberger Brown M. The Great Egg Scramble // *Natural. History*. — 1990. — № 2. — PP. 34—40.
- Brown J.L. Avian communal breeding systems // *Ann. Rev. Ecol. System.* — 1978. — № 9. — PP. 123—155.
- Brown J.L. *Helping and Communal Breeding in Birds. Ecology and Evolution.* Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey. — 1987. — 354 p.
- Brown R.J., Brown M.N., Brooke M. de L., Davies N.B. Reactions of parasitized and unparasitized populations of *Acrocephalus* warblers to model cuckoo eggs // *Ibis*. — 1990. — Vol. 132, № 1. — PP. 109—111.
- Brush T. Bronzed Cowbirds (*Molothrus aeneus*) still parasitize Hooded Orioles (*Icterus cucullatus*) in the Lower Rio Grande Valley of Texas // *Bull. Texas Ornithol. Soc.* — 2000. — Vol. 33, № 1. — PP. 9—11.
- Budnik J.M., Burhans D.E., Ryan M.R., Thompson F.R. Nest desertion and apparent nest protection behavior by Bell's Vireos in response to Cowbird parasitism // *The Condor*. — 2001. — Vol. 103, № 3. — PP. 639—643.
- Buech R.R. Nesting ecology and Cowbird parasitism of Clay-colored, Chipping, and Field sparrows in a Christmas tree plantation // *J. Field Ornithol.* — 1982. — Vol. 53, № 4. — PP. 363—369.
- Bukacinska M., Bukacinski D., Eppelen J.T., Sauer K.P., Lubjuhn T. Low frequency of extra-pair paternity in Common Gulls (*Larus canus*) as revealed by DNA fingerprinting // *J. Ornithol.* — 1998. — Vol. 139, № 4. — PP. 413—420.
- Bukacinski D., Bukacinska M. Intra- and interspecific brood parasitism in *Charadriiformes* colonies at Vistula river islands // 4th Int. Behav. Ecol. Congr., Princeton, N. J., 17—22. Aug. — 1992: Abstr. — Princeton (N. J.). — 1992.
- Busse K., Franck D. Cross-fostering Experiments between Common and Arctic Terns (*Sterna hirundo* and *Sterna paradisaea*) and the problem of species isolating mechanisms // *Zool. Jahrb. Abt. allg. Zool. und Physiol. Tiere.* — 1988. — B. 92, № 2. — SS. 213—220.
- Burhans D.E. Habitat and microhabitat features associated with cowbird parasitism in two forest edge cowbird hosts // *The Condor*. — 1997. — Vol. 99, № 4. — PP. 866—872.
- Burhans D.E., Thompson F.R. Habitat patch size and nesting success of yellow-breasted chats // *Wilson Bull.* — 1999. — Vol. 111, № 2. — PP. 210—215.
- Burhans D.E., Strausberger B.M., Carey D. Regional Variation in Response of Field Sparrows to the Threat of Brown-headed Cowbird Parasitism // *The Auk*. — 2001. — Vol. 118, № 3. — PP. 776—780.
- Burke T., Bruford M.W. DNA fingerprinting in birds // *Nature*. — 1987. — Vol. 327, № 6118. — PP. 149—152.
- Burke T., Davies N.B., Bruford M.W., Hatchwell B.J. Parental care and mating behaviour of polyandrous dunnocks *Prunella modularis* related to paternity by DNA fingerprinting // *Nature*. — 1989. — Vol. 338, № 6212. — PP. 249—251.
- Burke T. et al. Reproductive success and relatedness among males at avian leks using multilocus and single locus DNA fingerprinting // 22-nd Int. Ethol. Conf., Kyoto, 22—29 Aug. — 1991. — PP. 185.
- Burtey N.T., Price D.K. Extra-pair copulation and attractiveness in Zebra Finches // *Acta 20—70 Congr. Int. Ornithol., Christchurch, 2—9 Dec.* — 1990. — Vol. 3. — Wellington. — 1991. — PP. 1367—1372.
- Butler R.W., Campbell C.A. Nest appropriation and interspecific feeding between Tree wallows, *Tachycineta bicolor*, and Barn Swallows, *Hirundo rustica* // *Can. Field—Natur.* — 1978. — Vol. 101, № 3. — PP. 433—434.

- Butler R.W. Appropriation of an american robin nest by dark-eyed juncos // *Can. Field-Natur.* — 1980. — Vol. 94, № 2. — PP. 197.
- Cain B.W., McCuiston R.D. Incubation temperature of a parasitized Carolina Wren nest // *Bull. Tex. Ornithol. Soc.* — 1977. — Vol. 10, № 1. — PP. 8—10.
- Calvo J.M., Pascual P.A., Deceuninck B., Peris S.J. Intraspecific nest parasitism in the Spotless Starling // *Bird Study.* — 2000. — Vol. 47. — PP. 285—294.
- Cannell P.F., Harrington B.A. Interspecific egg dumping by a great egret and black crowned night Herons // *The Auk.* — 1984. — Vol. 101, № 4. — PP. 889—891.
- Carey C. Possible manipulation of eggshell conductance of host eggs by Brown-Headed cowbirds // *The Condor.* — 1986. — Vol. 88, № 3. — PP. 388—390.
- Carter M.D. The parasitic behavior of the bronzed cowbird in South Texas // *The Condor.* — 1986. — Vol. 88, № 1. — PP. 11—25.
- Carter M.D. An incident of brood parasitism by the Verdin // *Wilson Bull.* — 1987. — Vol. 99, № 1. — PP. 136.
- Catry P., Furness R.W. Territorial intrusions and copulation behaviour in the great skua, *Catharacta skua* // *Anim. Behav.* — 1997. — Vol. 54, № 5. — PP. 1265—1272.
- Catry P., Ratcliffe N., Furness R.W. Partnerships and mechanisms of divorce in the Great Skua // *Anim. Behav.* — 1997. — Vol. 54. — PP. 1475—1482.
- Cavalcanti R.B., Pimentel T.M. Shiny cowbird parasitism, in Central Brazil // *The Condor.* — 1988. — Vol. 90, № 1. — PP. 40—43.
- Chace J.F., Cruz A. Influence of landscape and cowbird parasitism on the reproductive success of Plumbeous Vireos breeding in Colorado // *Stud. Avian Biol.* — 1999. — № 18. — PP. 200—203.
- Chance E. *The Cuckoo's Secret.* — London: Sidgwick&Jackson, Ltd. — 1922. — 239 p.
- Cherry M.I., Bennett A.T. Egg colour matching in an African cuckoo, as revealed by ultraviolet-visible reflectance spectrophotometry // *Proc. R. Soc. Lond. Biol. Sci.* — 2001. — Vol. 22, № 268(1467). — PP. 565—571.
- Chisholm A.H. The strange ways of parasitic birds // *Victorian Naturalist.* — 1962. — Vol. 78, № 9. — PP. 208—273.
- Choudhury S., Jones C.S., Black J M., Prop J. Adoption of young and intraspecific nest parasitism in Barnacle Geese // *The Condor.* — 1993. — Vol. 95. — PP. 860—868.
- Christinaz E. Un Canard Coo colvert (*Anas platyrhynchos*) niche dans le nid d'un Grand Corbeau (*Corvus corax*) // *Noz oiseaux.* — 1993. — Vol. 42, № 2. — PP. 97.
- Cisakowski R. Przypadek kleptopasozyt-nictwa gniazdowego u samic swistunki lesnej (*Phylloscopus sibilatrix*) w białowiejskim parku Narodowym // *Not. ornitol.* — 1989. — Vol. 30, № 3—4. — PP. 107—109.
- Clark K.L., Robertson R.I. Cowbird parasitism and evolution of anti-parasite strategies in the yellow warbler // *Wilson Bull.* — 1981. — Vol. 93, №2. — PP. 249—258.
- Clarke A.L., Øien I.J., Honza M., Moksnes A., Røskoft E. Factors affecting reed warbler risk of brood parasitism by the common cuckoo // *The Auk.* — 2001. — Vol. 118. — PP. 534—538.
- Clotfelter E.D. Unusual parasitism by the bronzed Cowbird // *The Condor.* — 1995. — № 3. — Vol. 97. — PP. 814—815.
- Clotfelter E.D. What cues do brown-headed cowbirds use to locate red-winged blackbird host nests? // *Anim. Behav.* — 1998. — Vol. 55, № 5. — PP. 1181—1189.
- Clotfelter E.D., Yasukawa K. Impact of brood parasitism by brown-headed Cowbirds on Red-winged Blackbird reproductive success // *The Condor.* — 1999a. — Vol. 101, № 1. — PP. 105—114.
- Clotfelter E.D., Yasukawa K. The effect of aggregated nesting on Red-winged Blackbird nest success and brood parasitism by Brown-headed Cowbirds // *The Condor.* — 1999b. — Vol. 101, № 4. — PP. 729—736.
- Coker D.R., Confer J.L. Brown-headed Cowbird parasitism on Golden-winged and Blue-winged warblers // *Wilson Bull.* — 1990. — Vol. 102, № 3. — PP. 550—552.
- Colebrook—Robjent J.F.R. *Chrysococcyx caprius*: a new biological host record for Zambia // *Ostrich.* — 1975. — Vol. 46, № 3—4. — PP. 264—266.
- Colebrook—Robjent J.F.R., Greenberg D.A. Greet spotted cuckoo *Clamator glandarius*: first breeding record for Zambia and a new host species // *Ostrich.* — 1976. — Vol. 47, № 4. — PP. 229—230.
- Colwell M.A. Intraspecific brood parasitism in three species of prairie-breeding shorebirds // *Wilson Bull.* — 1986. — Vol 98, № 3. — PP. 473—475.
- Conover M.R. Occurrence of supernormal clutches in the Landae // *Wilson Bull.* — 1984. — Vol. 96, № 2. — PP. 249—267.
- Conrad K.F., Clarke M.F., Robertson R.J., Boag P.T. Paternity and the relatedness of helpers in the cooperatively breeding Bell Miner // *The Condor.* — 1998. — Vol. 100, № 2. — P.343—349.
- Conrad K.F., Robertson R.J., Boag P.T. Frequency of extrapair young increases in second broods of Eastern Phoebe. // *The Auk.* — 1998. — Vol. 115. — PP. 497—502.
- Constant P., Eybert M—C. Donnees sur la biologie de la reproduction du Pipit farlouse, *Anthus pratensis* L., dans les landes bretonnes // *Nos Oiseaux.* — 1980. — Vol. 35, № 381. — PP. 349—360.
- Cordero P.J., Wetton J.H., Parkin D.T. Extra-pair paternity and male badge size in the House Sparrow // *J. Avian Biol.* — 1999. — Vol. 30, № 1. — PP. 97—102.

- Cowley E. Multi-brooding and mate infidelity in the sand martin. // *Bird Study*. — 1983. — Vol. 30, № 1. — PP. 1—7.
- Cramp S., Simmons K.E.L. (eds) *The Birds of the Western Palearctic: Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa*. Oxford: University Press. — 1977. — Vol. 1, 722 p.
- Cramp S., Simmons K.E.L. (eds) *The Birds of the Western Palearctic: Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa*. Oxford: University Press. — 1980. — Vol. 2: Hawks to Bustards. 695 p.
- Cramp S. (ed.) *The Birds of the Western Palearctic: Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa*. Oxford: University Press. — 1985. — Vol. 4: Terns to Woodpeckers. 960 p.
- Creutz G. Der Trauerschnapper (*Muscicapula hypoleuca* Pall.). Eine Populationsstudie // *J. Ornithol.* — 1955. — B. 96, № 3, SS. 241—326.
- Crouther M.M., Crouther M.J. Observations on the breeding of figbirds and common koels // *Corella*. — 1984. — Vol. 8, № 4. — PP. 89—92.
- Cruz A., Wiley J.W. The decline of an adaptation in the absence of a presumed selection pressure // *Evolution*. — 1989. — Vol. 43, № 1. — PP. 55—62.
- Cruz A., Manolis T., Andrews R.W. Reproductive interactions of the shiny cowbird *Molothrus bonariensis* and the yellow-hooded blackbird *Agelaius icterocephalus* in Trinidad // *Ibis*. — 1990. — Vol. 132, № 3. — PP. 436—444.
- Cruz A., Manolis T., Andrews R.W. History of Shiny Cowbird *Molothrus bonariensis* brood parasitism in Trinidad and Tobago // *Ibis*. — 1995. — Vol. 137, № 3. — PP. 317—321.
- Crzybowski J.A., Clapp R.B., Marshall J.T. History and current population status of the Black-capped Vireo in Oklahoma // *Amer. Birds*. — 1986. — Vol. 40, № 5. — PP. 115—116.
- Currie D.R. The consequences of male removal experiments of extra-pair paternity and chick investment in the Northern Wheatear // *J. fur Ornithol.* — 1994. — Vol. 135, № 3. — PP. 118.
- Currie D.R., Burke T., Whitney R.L., Thompson D.B.A. Male and female behaviour and extra-pair paternity in the Wheatear // *Anim. Behav.* — 1998. — Vol. 55, № 3. — PP. 689—703.
- Currie D.R., Krupa A.P., Burke T., Thompson D.B.A. The effect of experimental male removals on extrapair paternity in the wheatear, *Oenanthe oenanthe* // *Anim. Behav.* — 1999. — Vol. 57, № 1. — PP. 145—152.
- Curson D.R., Goguen C.B., Mathews N.E. Western Wood-Pewees accept cowbird eggs // *Great Basin Nat.* — 1998. — Vol. 58. — PP. 90—91.
- Cyrus D. Observations on the parasitism of Blackcollared Barbets *Lybius torquatus* by the Lesser Honeyguide *Indicator minor* at Lake St. Lucia Forest Station // *Ostrich*. — 1988. — Vol. 59. — PP. 138—139.
- Danko Š. Hniezdenie holuba hrivnáka (*Columba palumbus*) v hniezde straky (*Pica pica*) // *Zb. Východosl. ornitol. klubu*. — 1985. — № 2. — PP. 120—121.
- Darley J.A. Sex ratio and mortality in the Brown-headed Cowbird // *The Auk*. — 1971. — Vol. 88, № 3. — PP. 560—566.
- Darley J.A. Territoriality and mating behavior of the male Brown-headed Cowbird // *The Condor*. — 1982. — Vol. 84, № 1. — PP. 15—21.
- Darley J.A. Territorial behavior of the female brown-headed of the female Brown-headed Cowbird (*Molothrus ater*) // *Can J. Zool.* — 1983. — Vol. 61, № 1. — PP. 65—69.
- Darveau M. Le Vacher a tete brune ou l'art de ne pas mettre tous ses oeufs dans le meme panier // *Garnets zool.* — 1988. — Vol. 48, № 3. — PP. 67—71.
- Davies A.K., Baggot G. K. Clutch size and nesting sites of the Mandarin Duck *Aix galericulata* // *Bird Study*. — 1988. — Vol. 36. — PP. 32—36.
- Davies A.K., Baggot G.K. Egg-laying, incubation and intraspecific nest parasitism by the Mandarin Duck *Aix galericulata* // *Bird Study*. — 1989. — Vol. 36, № 2. — PP. 115—122.
- Davis D.E. Relation of «clutch-size» to number of ova ovulated by Starlings // *The Auk*. — 1958., Vol. 75, № 1. — PP. 60—66.
- Davis J.A. Intraspecific brood parasitism in Purple Martins // *Bull. Oklahoma Ornithol. Soc.* — 1998. — Vol. 31. — PP. 29-33.
- Davies N.B., Brooke M. de L. Cuckoos versus reed warblers: adaptations and counter-adaptations // *Anim. Behav.* — 1988. — Vol. 36, № 1. — PP. 262—284
- Davies N.B., Brooke M. de L. An experimental study of co-evolution between the cuckoo, *Cuculus canorus*, and its hosts. I. Host egg discrimination // *J. Anim. Ecol.* — 1989a. — Vol. 58, № 1. — PP. 207—224.
- Davies N.B., Brooke M. de L. An experimental study of co-evolution between the cuckoo, *Cuculus canorus*, and its hosts. II. Host egg markings, chick discrimination and general discussion // *J. Anim. Ecol.* — 1989b. — Vol. 58, № 1. — PP. 225—286.
- Davies N.B. Chick-provisioning rules and their exploitation by cuckoos // *4th Int. Behav. Ecol. Congr., Princeton, 17—22 Aug. — 1992: Abstr., Princeton (N.J.)*. — 1992. — PP. 61.
- Davis S.K., Sealy S.G. Nesting biology of the Baird's Sparrow in southwestern Manitoba // *Wilson Bull.* — 1998. — Vol. 110. — PP. 262—270.
- Davis S.K. Brown-headed Cowbird parasitizes Upland Sandpiper nest // *Blue Jay*. — 1999. — Vol. 57. — PP. 73—74.
- Davis S.K., Klippenstine D.R., Brigham R.M. Does egg rejection account for the

- low incidence of Cowbird parasitism in Chestnut-Collared Longspurs (*Calcarius ornatus*)? // *The Auk*. — 2002. — Vol. 119, № 2. — PP. 556—560.
- Dawson I., Allsopp K. Recent report // *Brit. Birds*. — 1985. — Vol. 78, № 7. — PP. 363—368.
- De Geus D.W., Best L.B. Brown-headed Cowbirds parasitize Loggerhead Shrikes: first records for family *Laniidae* // *Wilson Bull.* — 1991. — Vol. 103, № 3. — PP. 504—506.
- De Smet W.M.A. Studie over de trek van de Koekoek, *Cuculus canorus* L. // *De Giervalk*. — 1973. — Vol. 62, № 3—4. — PP. 277—305.
- Dearborn D.C. Video documentation of a Brown-headed Cowbird nestling ejecting an indigo bunting nestling from the nest // *The Condor*. — 1996. — Vol. 98, № 3. — PP. 645—649.
- Dearborn D.C., Anders A.D., Thompson F.R. Effects of Cowbird parasitism on parental provisioning and nestling food acquisition and growth // *The Condor*. — 1998. — Vol. 100, № 2. — PP. 326—334.
- Dennison M.D., Robertson H.A., Crouchley D. Breeding of the Chatham Island Warbler (*Gerygone albofrontata*) // *Notornis*. — 1984. — Vol. 31, № 2. — PP. 97—105.
- Dhindsa M.S. Intraspecific nest parasitism in the White-throated munia // *Notornis*. — 1983b. — Vol. 30, № 2. — PP. 87—92.
- Dhindsa M.S. Intraspecific nest parasitism in two species of Indian weaver—birds, *Ploceus benghalensis* and *P. manyar* // *Ibis*. — 1983. — Vol. 125, № 2. — PP. 243—245.
- Dhindsa M.S., Sandhu P.S. Response of the Baya Weaverbird (*Ploceus philippinus*) to Eggs of the White-throated Munia (*Lonchura malabarica*): Relation to Possible Incipient Brood Parasitism // *Zool. Anz.* — 1988. — Vol. 220, № 3—4. — PP. 216—222.
- Dillingham C. Incident of House Wren dump nest // *Oregon Birds*. — 1994. — Vol. 20. — PP. 87.
- Disney H.J.S. Cuckoos // *Austral. Natur. History*. — 1963. — Vol. 14, № 6. — PP. 169—173.
- Dixon A. Parental investment and mixed reproductive strategy in the reed bunting (*Emberiza schoeniclus*) // 4-th Int. Behav. Ecol. Congr., Princeton, 17—22 Aug. — 1992.
- Dolan P.M., Wright P.L. Damaged western flycatcher eggs in nests containing Brown-headed Cowbird chicks // *The Condor*. — 1984. — Vol. 86, № 4. — PP. 483—485.
- Dolenec Z. The laying dates of Starlings *Sturnus vulgaris* in northwestern Croatia // *Ornis Svecica*. — 1999. — № 9. — PP. 224—226.
- Drozdek K. Egg size and contrast between spots and background do not act as super-normal stimuli in egg rolling in *Larus ridibundus* // *Prírodověd. pr. Úst. ČSAV Brně* — 1991a. — Vol. 25, № 1. — PP. 14—30.
- Drozdek K. The role of distance and number of eggs in egg rolling in the Black-headed Gull (*Larus ridibundus*) // *Prírodověd. pr. Úst. ČSAV Brně*. — 1991b. — Vol. 25, № 1. — PP. 31—37.
- Duckworth I.W. Responses of breeding Reed Warblers *Acrocephalus scirpaceus* to mounts of Sparrowhawk *Accipiter nisus*, Cuckoo *Cuculus canorus* and jay *Garrulus glandarius* // *Ibis*. — 1991. — Vol. 133, № 1. — PP. 68—74.
- Dufty A.M. Variation in the egg markings of the Brown-headed Cowbird // *The Condor*. — 1983. — Vol. 85, № 1. — PP. 109—111.
- Dugger B.D., Bollmann L.C., Fredrickson L.H. Response of female Hooded Mergansers to eggs of an interspecific brood parasite // *The Auk*. — 1999. — Vol. 116. — PP. 269—273.
- Dugger B.D., Blums P. Effect of Conspecific brood parasitism on host fitness for Tufted Duck and Common Pochard // *The Auk*. — 2001. — Vol. 118, № 3. — PP. 717—726.
- Dunn A.M. Unusual behaviour of a female zebra finch: possible egg dumping // *Corella*. — 1991. — Vol. 15, № 5. — PP. 150—152.
- Dunn P.O., Hannon S.J. Effect of food abundance and male parental care on reproductive success and monogamy in Tree Swallows // *The Auk*. — 1992. — Vol. 109, № 3. — PP. 488—499.
- Dunn P.O., Afton A.D., Gloutney M.L., Alisauskas R.T. Forced copulation results in few extrapair fertilizations in Ross's and lesser snow geese // *Anim. Behav.* — 1999. — PP. 1071—1081.
- Dunn P.O., Cockburn A. Extrapair mate choice and honest signaling in cooperatively breeding superb fairy-wrens // *Evolution (USA)*. — 1999. — Vol. 53, № 3. — PP. 938—946.
- Dyer A.B., Gottlieb G. Auditory basis of maternal attachment in ducklings (*Anas platyrhynchos*) under simulated naturalistic imprinting conditions // *J. Compar. Psychol.* — 1990. — Vol. 104, № 2. — PP. 190—194.
- Eadie J.M., Cheng K.M., Nichols C.R. Limitations of tetracycline in tracing multiple maternity // *The Auk*. — 1987. — Vol. 104, № 2. — PP. 330—333.
- Eadie J., Sherman P., Semel B. Conspecific Brood Parasitism, Population Dynamics, and the Conservation of Cavity-Nesting Birds // *Conservation of Cavity-Nesting Birds. Behavioral Ecology and Conservation Biology*. Edited by Tim Caro. New York, Oxford University Press. — 1998. — PP. 306—340.
- Earle R.A. The breeding biology of the South African Cliff Swallow // *Ostrich*. — 1986a, 57. — PP. 138—156.
- Earle R.A. Does intraspecific brood parasitism occur in the Cape Sparrow? // *Bokmakierie*. — 1986b, 38, P. 70.
- Eberhard J.R. Nest adoption by Monk Parakeets // *Wilson Bull.* — 1996. — Vol. 108, № 2. — PP. 374—377.
- Eckerle K.P., Breitwisch R. Reproductive success of the Northern Cardinal, a large host

- of Brown-headed Cowbirds // *The Condor*. — 1997. — Vol. 99, № 1. — PP. 169—178.
- Edinger B.B. Extra-pair courtship and copulation attempts in Northern orioles // *The Condor*. — 1988. — Vol. 90, № 3. — PP. 546—554.
- Edwardsen E., Moksnes A., Røskoft E., Øien I.J., Honza M. Egg mimicry in Cuckoos parasitizing four sympatric species of *Acrocephalus* Warblers // *The Condor*. — 2001. — Vol. 103, № 4. — PP. 829—837.
- Eens M., Pinxten R. Extra-pair courtship in the Starling *Sturnus vulgaris* // *Ibis* — 1990. — Vol. 132, № 4. — PP. 618—619.
- Eens M., Pinxten R., Verheyen R. Sex as a female mate guarding strategy in the polygynous European starling // *Journal fur Ornithologie*. — 1994. — Vol. 135, № 3. — PP. 120.
- Eens M., Pinxten R. Responses of male Spotless Starlings *Sturnus unicolor* to experimental intraspecific nest parasitism vary in relation to the nesting stage // *J. Avian Biol.* — 1999. — Vol. 30. — PP. 122-125.
- Efteldt S. A case of bigamy in *Sturnus vulgaris* // *Sterna*. — 1976. — Vol. 15. — PP. 16—18.
- Elsacker L., Pinxten R., Verheyen R.F. Timing of offspring recognition in adult starlings // *Behaviour*. — 1988. — Vol. 107, № 1—2. — PP. 122—130.
- Ellegren H. Polymerase-chain-reaction (PCR) analysis of microsatellites — a new approach to studies of genetic relationships in birds // *The Auk*. — 1992. — Vol. 109, № 4. — PP. 886—895.
- Elliott P.F. Adaptive significance of cowbird egg distribution // *The Auk*. — 1977. — Vol. 94, № 3. — PP. 590—593.
- Elliott P.F. Cowbird parasitism in the Kansas tallgrass prairie // *The Auk*. — 1978. — Vol. 95, № 1. — PP. 161—167.
- Ely G.R. Extra-pair copulation in the greater white-fronted goose // *The Condor*. — 1989. — Vol. 91, № 4. — PP. 990—991.
- Emlen S.T., Demong N. Bee-eaters of Baharini // *J. Natur. Hist.* — 1984. — Vol. 93, № 10. — PP. 51—58.
- Emlen S.T., Wrege P.H. Forced copulations and infra-specific parasitism: two costs of social living in the White-fronted Bee-eater // *Ethology*. — 1986. — Vol. 71, № 1. — PP. 2—29.
- Emlen S.T., Wrege P.H. The role of kinship in helping decisions among White-fronted Bee-eaters // *Behav. Ecol., Sociobiol.* — 1988. — Vol. 23. — PP. 305—315.
- Emlen S.T., Wrege P.H., Webster M.S. Cuckoldry as a cost of polyandry in the sex-role reversed Wattled jacana, *Jacana jacana* // *Proc. Roy. Soc. Lond.* — 1999. — B. 265. — PP. 2359—2364.
- Erard C., Armani G. Réflexions sur un cas de parasitisme et d'aide au nourrissage mettant en cause *Turdus merula*, *T. philomelos* et *Erithacus rubecula* // *Alauda*. — 1986. — Vol. 54, № 2. — PP. 138—144.
- Eriksson M.O. Clutch size and incubation efficiency in relation to nest-box size among goldeneyes *Bucephala clangula* // *Ibis*. — 1979. — Vol. 121, № 1. — PP. 107—109.
- Erlinger G. Untersuchung zum Kuckucks Brutparasitismus in einer Teichrohr-sängerpopulation // *ÖKO-L.* — 1984. — B. 6, № 1. — S. 22—29.
- Erlinger G. Die Rohrsänger der Hagenauer Bucht. Teil 2: Der Teichrohrsänger // *ÖKO-L.* — 1986. — B. 8, № 4. — S. 19—24.
- Erskine A.J. Joint laying in *Bucephala* ducks — parasitism or nest-site competition? // *Ornis. Scand.* — 1990. — Vol. 21. — PP. 52—56.
- Ewen J., Armstrong D.P., Lambert D.M. Floater males gain reproductive success through extrapair fertilizations in the Stitchbird // *Anim. Behav.* — 1999. — Vol. 58. — PP. 321—328.
- Fabricius E. Crucial periods in the development of the following response in young nidifugous birds // *Z. Tierpsychol.* — 1964. — B. 21, № 3. — S. 320—337.
- Fabricius E. Interspecific mate choice following cross-fostering in a mixed colony of greylag geese (*Anser anser*) and Canada geese (*Branta canadensis*): A study on development and persistence of species preferences // *Ethology*. — 1991. — Vol. 88, № 4. — PP. 287—296.
- Feare C.J., Burham S.E. Lack of nest site tenacity and mate fidelity in the starling // *Bird Study*. — 1978. — Vol. 25, № 3. — PP. 189—191.
- Feare C.J., Spencer P.L., Constantine D.A.T. Time of egg-laying of Starlings *Sturnus vulgaris* // *Ibis* 1982. — Vol. 124. — PP. 174—178.
- Feare C.J. The starling. Oxford Univ. Press, Oxford. — 1984. — 315 p.
- Feare C.J. Intraspecific nest parasitism in Starlings *Sturnus vulgaris*: effects of disturbance on laying females // *Ibis*. — 1991. — Vol. 133, № 1. — PP. 75—79.
- Fenske B., Burley N.T. Responses of zebra finches (*Taeniopygia guttata*) to experimental intraspecific brood parasitism // *The Auk*. — 1995. — Vol. 112, № 2. — PP. 415—420.
- Fernández G., Donázar J.A. Griffon Vultures *Gyps fulvus* occupying eyries of other cliffnesting raptors // *Bird Study*. — 1991. — Vol. 38, № 1. — PP. 42—44.
- Fernández G.J., Mermoz M.E. Effect of predation and cowbird parasitism on the nesting success of to sympatric neotropical Marsh-birds // *Wilson Bull.* — 2000. — Vol. 112, № 3. — PP. 354—364.
- Fetteroli P.M., Blokpoel H. An assessment of possible intraspecific brood parasitism in ring-billed gulls // *Can. J. Zool.* — 1984. — Vol. 62, № 9. — PP. 1680—1684.

- Fetteroli P.M., Blokpoel H., Mineau P., Tessier G. Incidence, clustering, and egg fertility of larger than normal clutches in Great Lakes ring-billed gulls // *J. Field Ornithol.* — 1984. — Vol. 55, № 1. — PP. 81—88.
- Filchagov A.V. Two clutches of willow grouse (*Lagopus lagopus*) in the same nest // *Gibier faune sauvage.* — 1996. 13, № 1. — PP. 75—78.
- Finch D.M. Interspecific nest use by arid-land birds // *Wilson Bull.* — 1982. — Vol. 94, № 4. — PP. 582—584.
- Finch D.M. Brood parasitism of the aberts towhee; timing, frequency, and effects // *The Condor.* — 1983. — Vol. 88, № 3. — PP. 355—359.
- Finch D.M. Effects of predation and competitor interference on nesting success of house wrens and tree swallows // *The Condor.* — 1990. — Vol. 92, № 3. — PP. 674—687.
- Fleetwood R.J., Bolen E.G. Compound clutch of the Chachalaca // *The Condor.* — 1965. — Vol. 67, № 1. — PP. 84—85.
- Fleischer R.C. Clutch size in Costa Rican house sparrows // *J. Field Ornithol.* — 1982. — Vol. 53, № 3. — PP. 280—281.
- Fleischer R.C., Murphy M.T., Hunt L.F. Clutch size increase and intraspecific brood parasitism in the yellow-billed cuckoo // *Wilson Bull.* — 1985. — Vol. 97, № 1. — PP. 125—127.
- Fleischer R.C., Smith N.G. Giant Cowbird Eggs in the Nests of Two Icterid Hosts: The use of Morphology and Electrophoretic Variants to Identify Individuals and Species // *The Condor.* — 1992. — Vol. 94. — PP. 572—578.
- Fleskes J.P. Record of a Redhead *Aythya americana*, laying eggs in a Northern Harrier, *Circus cyaneus*, nest // *Can. Field-Natur.* — 1992. — Vol. 106, № 2. — PP. 263—264.
- Flug J.J. Brutparasitismus bei Lappentauchern // *Corax.* — 1998. — B.17, № 2. — S. 169—171.
- Flux J.E.C., Flux M. Incidence of communal nesting in the European starling at Belmont, New Zealand // *The Condor.* — 1989. — Vol. 91, № 4. — PP. 992—993.
- Folkers K.L. Host behavioral defenses to combird parasitism // *Kans. ornithol. soc. Bull.* — 1982. — Vol. 33, № 4. — PP. 32—39.
- Fox G.A. A contribution to the life history of the clay-colored sparrow // *The Auk.* — 1961. — Vol. 78, № 2. — PP. 220—224.
- Forslund P.R., Larsson K. Intraspecific nest parasitism in the barnacle goose: behavioural tactics of parasites and hosts // *Anim. Behav.* — 1995. — Vol. 50, № 2. — PP. 509—517.
- Fournier M.A. Incidents of mixed clutches among Scaup and Ring-billed Gulls // *Waterbirds.* — 2000. — Vol. 23, №1. — PP. 114—116.
- Fraga R.M. The rufous-collared sparrow as a host of the shiny cowbird // *Wilson Bull.* — 1978. — Vol. 90, № 2. — PP. 271—284.
- Fraga R.M. Breeding biology of the Bay-Winged Cowbird and parasitism by its cogener, the Screaming Cowbird // XVIII Congr. Intern. ornithol.: Abstr. of symp. and poster presentations. Moscow: Nauka. — 1982. — PP. 106—107.
- Fraga R.M. The eggs of the parasitic Screaming Cowbird (*Molothrus rufoaxillaris*) and its host, the Baywinged Cowbird (*Molothrus badius*): is there evidence for mimicry // *J. Ornithol.* — 1983. — Vol. 124, № 2. — PP. 187—193.
- Fraga R.M. Bay-winged Cowbirds (*Molothrus badius*) remove ectoparasites from their brood parasites, the Screaming Cowbirds (*M. rufoaxillaris*) // *Biotropica.* — 1984. — Vol. 16, № 3. — PP. 223—226.
- Fraga R.M. Nest sites and breeding success of Baywinged Cowbirds (*Molothrus badius*) // *J. Ornithol.* — 1988. — Vol. 129, № 2. — PP. 175—183.
- Fraga R.M. The social system of a communal breeder, the bay-winged cowbird *Molothrus badius* // *Ethology.* — 1991. — Vol. 89, № 3. — PP. 195—210.
- Fraga R.M. Further evidence of parasitism of chopi blackbirds (*Gnorimopsar chopi*) by the specialized screaming cowbird (*Molothrus rufoaxillaris*) // *The Condor.* — 1996. — Vol. 98, № 4. — PP. 866—867.
- Frederick P. Responses of male white ibises to their mate's extra-pair copulations // *Behav. Ecol. and Sociobiol.* — 1987. — Vol. 21, № 4. — PP. 223—228.
- Frederick P., Shields M.A. Suspected intraspecific egg dumping in the White Ibis (*Eudocimus albus*) // *Wilson Bull.* — 1986. — Vol. 98, № 3. — PP. 476—478.
- Freeberg T.M., Duncan S.D., Kast T.L., Enstrom D.A. Cultural influences on female mate choice: an experimental test in cowbirds, *Molothrus ater* // *Anim. Behav.* — 1999. Vol. 57, № 2. — PP. 421—426.
- Freeman S., Gori D.F., Rohwer S. Red-winged blackbirds and brown-headed cowbirds: some aspects of a host-parasite relationship // *The Condor.* — 1990. — Vol. 92, № 2. — PP. 336—340.
- Freeman-Gallant C.R. DNA fingerprinting reveals female preference for male parental care in Savannah Sparrows // *Proc. Roy. Soc. London. B.* — 1996. — Vol. 263 (1367). — PP. 157—160.
- Freeman-Gallant C.R. Extra-pair paternity in monogamous and polygynous Savannah sparrows, *Passerculus sandwichensis* // *Animal Behaviour.* — 1997. — Vol. 53, № 2. — PP. 397—404.
- Friedmann H. The Parasitic Weaverbirds. Department of Zoology US National Museum Bulletin, № 223. — 1960. — 196 p.
- Friedmann H. Host relations of the parasitic cowbirds // *Smithsonian Inst. Washington.* — 1963. — 276 pp.
- Friedmann H. Additional Data on the Host Relations of the Parasitic Cowbirds // *Smithso-*

- nian Miscellaneous Collections. — 1966. — Vol. 149, № 11. — 12 pp.
- Friedmann H. Alloxyenia in three sympatric African Species of *Cuculus* // Proceedings of the US Nat. Mus. Smithsonian Inst., Washington, D.C. — 1967. — Vol. 121, № 3633. — PP. 1—14.
- Friesen L.E., Wyatt V.E., Cadman M.D. Nest reuse by wood thrushes and rose-breasted grosbeaks // Wilson Bull. — 1999. — Vol. 111, № 1. — PP. 132—133.
- Frisch O. Die Entwicklung des Häherkuckucks (*Clamator glandarius*) im Nest del Wirtsvögel und seine Nachzucht in Gefangenschaft // Ztschr. Tierpsychol. — 1969. — B. 26, № 6. — S. 641—650.
- Frisch O. Ablenkungsmanöver bei der Eiablage des Häherkuckucks (*Clamator glandarius*) // J. Ornithol. — 1973. — B. 114, № 1. — S. 129—131.
- Funmilayo O., Akande M. Ecology and agricultural pest status of the village weaverbird (*Ploceus cucullatus* Müller) in southwestern Nigeria // Ghana J. Agr. Sci. — 1976. — Vol. 9, № 2. — PP. 91—98.
- Furumaya M. (Наблюдения за откладкой яиц у обыкновенной кукушки) // Tori Bull. Ornithol. Soc. Jap. — 1977. — Vol. 26, № 4. — PP. 125—127.
- Gadagkar R., Kolatkar M. Evidence for avian mafia! // Curr. Sci. (India). — 1996. — Vol. 70, № 2. — PP. 115—117.
- Gargett V., Webb D.G. A Marico Flycatcher feeds a Didric Cuckoo // Ostrich. — 1973. — Vol. 44, № 1. — PP. 79.
- Garling B. Kuckucks-Eier (*Cuculus canorus*) in der NW-Eifel (Krs. Duren) und in anderen Gebieten Deutschlands // Ornithol. Mitt. — 1985. — B. 37, № 11. — S. 289—293.
- Garling B. Normalablagen, Notablagen und Fehlalagen beim Kuckuck (*Cuculus canorus*) // Vogelwelt. — 1986. — B. 107, № 6. — S. 220—221.
- Garling B. Zur Ei-Ablage des Kuckucks (*Cuculus canorus*) // Vogelk. Hefte Edertal. — 1988. — № 14. — S. 43—51.
- Gärtner K. Das Wegnehmen von Wirtsvogeleiern durch den Kuckuck (*Cuculus canorus*) // Ornithol. Mitt. — 1981. — B. 33, № 5. — S. 115—131.
- Gärtner K. Altes und Neues vom Kuckuck (*Cuculus canorus*) // Voliere. — 1982a. B.5, № 3. — S. 85—88.
- Gärtner K. Zur Ablehnung von Eiern und Jungen des Kuckucks (*Cuculus canorus*) durch die Wirtsvogel — Beobachtungen und experimentelle Untersuchungen am Sumpfröhrsänger (*Acrocephalus palustris*) // Vogelwelt. — 1982b. — B. 103, № 6. — S. 201—224.
- Gärtner K. Zur Wirtswahl des Kuckucks (*Cuculus canorus*) // Vogelwelt. — 1987. — B. 108, № 4. — S.141—143.
- Gaston A. J. Brood parasitism by the Pied Crested Cuckoo *Clamator jacobinus* // J. Anim. Ecol. — 1976. — Vol. 45, № 2. — PP. 331—348.
- Gauthier G. Territorial behaviour, forced copulations and mixed reproductive strategy in ducks // Wildfowl. — 1988. — № 39. — PP. 102—114.
- Gavin T.A., Bollinger E.K. Multiple paternity in a territorial passerine: the Bobolink // The Auk. — 1985. — Vol. 102, № 3. — PP. 550—555.
- Gavin T.A., Reynolds R.T., Joy S.M., Leslie D., May B. Genetic evidence for low frequency of extra-pair fertilizations in Northern Goshawks // The Condor. — 1998. — Vol. 100, № 3. — PP. 556—560.
- Gehring F. Etude sur le pillage le Coucou *Cuculus canorus* des œufs de la Rousserolle effarvatte // Nos Oiseaux. — 1979. — Vol. 35, № 374. — PP. 1—16.
- Geffen E., Yom-Tov Y. Factors affecting the rates of intraspecific nest parasitism among *Anseriformes* and *Galliformes* // Anim. Behav. — 2001. — Vol. 62, № 6. — PP. 1027—1038.
- Gensbøl B. Nogle irack af Gøgens ynglebiologi // Natur. verden. — 1962. — juli. — PP. 200—206.
- Gibbons D.W. Brood parasitism and cooperative nesting in the moorhen, *Gallinula chloropus* // Behav. Ecol. and Sociobiol. — 1986. — Vol. 19, № 3. — PP. 221—232.
- Gibbs L.H., Brooke M. de L., Davies N.B. Analysis of genetic differentiation of host races of the common cuckoo *Cuculus canorus* using mitochondrial and microsatellite DNA variation // Proc. Roy. Soc. London. B. — 1996. — Vol. 263, № 1366. — PP. 89—96.
- Gibbs L.H., Sørensen M.D., Marchetti K., Brooke M. de L., Davies N.B., Nakamura H. Genetic evidence for female host-specific races of the common cuckoo // Nature. — 2000. — Vol. 407, № 14. — PP. 183—186.
- Giesen K.M. Egg Retrieval by Incubating White-tailed Ptarmigan // The Auk. — 1978. — Vol. 95. — PP. 761—762.
- Gilbert L. Female control of sperm competition in western gulls // 24-th Int. Ethol. Conf., Honolulu, Haw., Aug. 10—17. — 1995. — PP. 44.
- Gill B.J. Notes on the shining cuckoo (*Chrysocolaptes lucidus*) in New Zealand // Notornis. — 1982. — Vol. 29, № 3. — PP. 215—227.
- Gill B.J. Breeding habits of the Grey Warbler (*Gerygone igata*) // Notornis. — 1983. — Vol. 30, № 2. — PP. 137—165.
- Gill S.A., Neudorf D.L., Sealy S.G. Host responses to cowbirds near the nest: cues for recognition // Anim. Behav. — 1997. — Vol. 53, № 6. — PP. 1287—1293.
- Gissing, G.J., Crease T.J., Middleton L.A. Extrapair paternity associated with reneating in the American Goldfinch. // The Auk. — 1998. — Vol. 115. — PP. 230—234.

- Glue D., Morgan R. Cuckoo hosts in British habitats // *Bird Study*. — 1972. — Vol. 19, № 4. — PP. 187—192.
- Glue D. A host of cuckoos // *Birds*. — 1986. — Vol. 11, № 2. — PP. 47—51.
- Glutz von Blotzheim U.N. Die Brutvögel der Schwiez. Verlag Aardauer Tagblatt AG, Aarau. — 1964. — Vol. 3, Auflage.
- Glutz von Blotzheim U.N., Bauer K.M. Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Band 9, Columbiformes-Piciformes. Wiesbaden. — 1980. — 1148 s.
- Gochfeld M. Intraclutch egg variation: the uniqueness of the Common Tern's third egg // *Bird-Band*. — 1977. — Vol. 48, № 4. — PP. 325—332.
- Goguen C.B., Mathews N.E. Nest desertion by Blue-gray Gnatcatchers in association with Brown-headed Cowbird parasitism // *Anim. Behav.* — 1996. — Vol. 52. — PP. 613—619.
- Goguen C.B., Mathews N.E. Review of the causes and implications of the association between Cowbirds and livestock // *Stud. Avian Biol.* — 1999. — № 18. — PP. 10—17.
- Gonzalez-Martin M., Ruiz X. Brood parasitism in Herons // *Colon. Waterbirds*. — 1996. — Vol. 19, №1. — PP. 31—38.
- Good T.P., Ellis J.C., Annett C.A., Pierrotti R. Bounded hybrid superiority in an avian hybrid zone: Effects of mate, diet, and habitat choice // *Evolution (USA)*. — 2000. — Vol. 54, № 5. — PP. 1774—1783.
- Goodburn S.F. Mate guarding in the mallard *Anas platyrhynchos*. // *Ornis scand.* — 1984. — Vol. 15, № 4. — PP. 261—265.
- Goossen J.P., Sealy S.G. Production of young in a dense nesting population of yellow warblers, *Dendroica petechia*, in Manitoba // *Can. Field-Natur.* — 1982. — Vol. 96, № 2. — PP. 189—199.
- Gosper D.G. Aspects of breeding of the common koel *Eudynamis scolopacea* and one of its biological hosts, the magpie-lark *Grallina cyanoleuca* // *Austral. Bird Watcher*. — 1997. — Vol. 17. — № 1. — PP. 11—19.
- Gottlieb G. Species recognition in ground-nesting and hole-nesting ducklings // *Ecology*. — 1968. — Vol. 49, № 1. — PP. 87—95.
- Gowaty P.A., Karlin A. Typically territorial, socially monogamous Eastern Bluebirds (*Sialia sialis*) may be genetically polygamous // *Proc. 18-th Int. Ethol. Conf. Brisbane, 29 Aug — 6 Sept.* — 1983. — S. 1. — PP. 113.
- Gowaty P.A., Karlin A.A. Multiple paternity and paternity in single broods of apparently monogamous eastern blue-birds (*Sialia sialis*) // *Behav. Ecol. Sociobiol.* — 1984. — Vol. 15. — PP. 91—95.
- Gowaty P.A., Wagner S.J. Breeding season aggression of female and male eastern bluebirds (*Sialia sialis*) to models of potential conspecific and interspecific egg dumpers // *Ethology*. — 1988. — Vol. 78, № 3. — PP. 238—250.
- Gowaty P.A., Bridges W.C. Nestbox availability affects extra-pair fertilizations and conspecific nest parasitism in eastern bluebirds, *Sialia sialis* // *Amer. Zool.* — 1991. — Vol. 41. — PP. 661—675.
- Gowaty P.A., Gibbs H.L. DNA fingerprinting in avian behavioral ecology: two cultures arise // *The Auk*. — 1993. — Vol. 110, № 1. — P.152—155.
- Gowaty P.A. Variation in female foraging success and extra-pair paternity in Eastern Bluebirds *Sialia sialis* // *Ostrich*. — 1998. — Vol. 69, № 3—4. — PP. 321.
- Graham D.S. Responses of five host species to cowbird parasitism // *The Condor*. — 1988. — Vol. 90, № 3. — PP. 588—591.
- Gramet Ph. Le parasitisme des corvides par le coucou-geai (*Clamator glandarius*): Interpretation ethologique du déterminisme des phénomènes naturels // *Rev. comp. anim.* — 1970. — Vol. 4, № 4. — PP. 17—26.
- Grant P.R., Grant B.R. Hybridization of Bird Species // *Science*. — 1992. — Vol. 256, № 5054. — PP. 193—197.
- Gratson M.W. Intraspecific nest parasitism by Sharp-tailed Grouse // *Wilson Bull.* — 1989. — Vol. 101, № 1. — PP. 126—127.
- Graves J., Hay R.T., Scallan M., Rowe S. Extra-pair paternity in the shag, *Phalacrocorax aristotelis* as determined by DNA fingerprinting // *J. Zool.* — 1992. — Vol. 226, № 3. — PP. 399—408.
- Graves J., Ruano J.O. Shags on the isle of May: Who Mates with whom? // *Scot. Birds*. — 1992. — Vol. 16, № 4. — PP. 236—239.
- Graves J., Ruano J.O., Slater P.J.B. Extra-pair copulations paternity in shags: do females choose better males? // *Proc. Roy. Soc. London. B.* — 1993. — Vol. 253, № 1336. — PP. 3—7.
- Gray E.M. Do female red-winged blackbirds benefit genetically from seeking extra-pair copulations? // *Anim. Behav.* — 1997. — Vol. 53, № 3. — PP. 605—623.
- Green D.J., Cockburn A., Hall M.L., Osmond H., Dunn P.O. Increased opportunities for cuckoldry may be why dominant male fairywrens tolerate helpers // *Proc. Roy. Soc. London. B.* — 1995. — Vol. 262, № 1365. — PP. 297—303.
- Grieco F., Kortlandt A. Mate choice in the Great Cormorant *Phalacrocorax carbo*: A zoo study // *Acta ornithol.* — 2000. — Vol. 35, № 1. — P.73—78.
- Grimes L.G. The yellow-billed shrike *Corvinella corvina*: an abnormal host of the yellow-billed cuckoo *Cuculus gularis* // *Bull. Brit. Ornithol. Club.* — 1979. — Vol. 99, № 1. — PP. 36—38.
- Groebbels F., Moebert F. Ueber die Lebensdauer von Vogelembryonen und die Lebensdauer des Kuckuck im Ei // *Ornithol. Monatsber.* — 1930. — № 3. — S. 89—90.

- Groebbels F. Rufe Revier und Eizahl beim Kuckuck // Vogelwelt. — 1957. — B. 78, № 3. — S. 89—94.
- Guilford T., Read A.F. Zahavian Cuckoos and the evolution of nestling discrimination by hosts // Anim. Behav. — 1990. — Vol. 39, № 3. — PP. 600—601.
- Gustafson J.R. A sage Sparrow egg in Black-throated Sparrow nest // The Auk. — 1975. — Vol. 92, № 4. — PP. 805—806.
- Gustafsson L., Qvarnstrom A., Sheldon B.C. Trade-offs between life-history traits and a secondary sexual character in male collared flycatchers // Nature. — 1995. — Vol. 375, № 6529. — PP. 311—313.
- Haamao S., Ueda K. Nest sharing by polygynously mated females in the Black-browed Reed Warbler *Acrocephalus bistrigiceps* // Ibis. — 1998. — Vol. 140. — PP. 176—178.
- Haartman L. von. The reaction of a regular Cuckoo host to foreign eggs // Ornith. fenn. — 1976. — Vol. 53, № 3. — PP. 96—98.
- Haas C.A., Hass K.H. Brood parasitism by Brown-headed Cowbirds on Brown Thrashers: Frequency and rates of rejection // The Condor. — 1998. — Vol. 100, № 3. — PP. 535—540.
- Haftorn S. A case of extra-pair copulation in the Willow Tit *Parus montanus* // Ornith. fenn. — 1995. — Vol. 72, № 4. — PP. 180—182.
- Hahn D.C., Price R.D., Osenton P.C. Use of lice to identify cowbird hosts // The Auk. — 2000. — Vol. 117, № 4. — PP. 943—951.
- Håland A. Intraspecific brood parasitism in Fieldfares *Turdus pilaris* and other passerine birds // Fauna Norv. Ser C, Cinclus. — 1986. — Vol. 9. — PP. 62—67.
- Hall L.S., Rothstein S.I. The efficacy of long-term control and proposed alternatives to standard control practices. Section III: Cowbird control // Stud. Avian Biol. — 1999. — № 18. — PP. 254—259.
- Hamao S. Non-pair-bonding polygyny in the Japanese Bush Warbler: Select. Contrib. 21st Int. Ornithol. Congr., Vienna, 20—25 Aug. — 1994 // J. Ornithol. — 1994. — Vol. 135, № 3. — PP. 121.
- Hamas M.J., Graul W.D. A four-egg clutch of the mountain plover // Wilson Bull. — 1985. — Vol. 97, № 3. — PP. 388—389.
- Hamilton W.J., Orians G.H. Evolution of brood parasitism in altricial birds // The Condor. — 1965. — Vol. 67, № 4. — PP. 361—382.
- Hampshire J.S., Russell F.J. Oystercatchers rearing Northern Lapwing chick // Brit. Birds. — 1993. — Vol. 86. — PP. 17—19.
- Hanmer D.B. Klaas's Cuckoo parasitizing Whitebellied Sunbird // Ostrich. — 1982. — Vol. 53, № 1. — PP. 58.
- Hanski I.K., Haila Y., Lauria A. Variation in territorial behaviour and breeding fates among male Chaffinches // Ornith. fenn. — 1992. — Vol. 69, № 2. — PP. 72—81.
- Hanotte O. Les empreintes genetiques et l'etude du comportement des oiseaus // Aves. — 1989. — Vol. 26, № 3—4. — PP. 201—202.
- Harms K.E., Beletsky L.D., Orians G.H. Conspecific nest parasitism in three species of new world blackbirds // The Condor — 1991. — Vol. 93, № 4. — PP. 967—974.
- Harrison C.J.O. Egg mimicry in British Cuckoos // Bird Study. — 1968. — Vol. 15, № 1. — PP. 22—28.
- Harrison C.J.O. Notes on the identification of eggs, egg mimicry and distributional history and the status of the form serratus in the parasitic *Clamator* cuckoos // Bull. Brit. Ornithol. Club. — 1971. — Vol. 91, № 5. — PP. 126—131.
- Harun M.A.S., Draisma G., Frankena K., Veeneklaas R.J., Van Kampen M. Breeding biology of Muscovy duck *Cairina moschata* in natural incubation: the effect of nesting behavior on hatchability // Poult. Sci. — 1998. — Vol. 77. — PP. 1280—1286.
- Hasselquist D., Langefors Å. Variable social mating system in the sedge warbler, *Acrocephalus schoenobaenus* // Ethology. — 1998. — Vol. 104, № 9. — P. 759—769.
- Hatchwell B. J. Intraspecific variation in extra-pair copulation and mate defence in common guillemots *Uria aalge* // Behaviour. — 1988. — Vol. 107, № 3—4. — PP. 157—185.
- Hauber M.E., Sherman P.W., Paprika D. Self-referent phenotype matching in a brood parasite: the armpit effect in brown-headed cowbirds (*Molothrus ater*) // Anim. Cogn. — 2000. — № 3. — PP. 113—117.
- Hauber M.E., Russo S.A., Sherman P.W. A password for species recognition in a brood-parasitic bird // Proc. R. Soc. Lond. Biol. Sci. — 2001. — Vol. 268. — PP. 1041—1048.
- Haverschmidt F. Zusammenlegen von Rotschenkel (*Tringa totanus*) und Kampläufer (*Philomachus pugnax*) in einem Nest // Ornithol. Mitt. — 1956. — B. 8 № 4. — S. 75.
- Haverschmidt F. Der Kuckuck *Tapera naevia* und seine Wirte in Surinam // J. Ornithol. — 1961. — Vol. 102, № 3, SS. 353—359.
- Haywood S. Sensory and hormonal control of clutch size in birds The Quarterly Review of Biology. The Univ. Of Chicago. March 1993. — Vol. 68, № 1. — PP. 33—60.
- Heeb P. Pair copulation frequency correlates with female reproductive performance in Tree Sparrows *Passer montanus* // J. Avian Biol. — 2001. — Vol. 32. — PP. 120—126.
- Hellebrekers W.Ph.J. Oölogische en nidologische mededelingen 1964 (en cerder) // Limosa. — 1965. — B. 38, № 1—2. — S. 83—88.
- Hergenrader G.L. The incidence of nest parasitism by the Brown-headed Cowbird (*Molothrus ater*) on roadside nesting birds in Nebraska // The Auk. — 1962. — Vol. 79, № 1. — PP. 86—88.
- Hersek M.J., Frankel M.A., Cigliano J.A., Wasserman F.E. Brown-headed Cowbird

- Parasitism of Ovenbirds in Suburban Forest Fragments // *The Auk*. — 2002. — Vol. 119, № 1. — PP. 240—243.
- Hidalgo S.J., Redondo T. First evidence of early socialization in the Great Spotted Cuckoo (*Clamator glandarius*) // *Misc. zool.* — 1988. — № 12. — PP. 383—384.
- Higgins P.J. (Ed.) Handbook of Australian, New Zealand and Antarctic Birds. — Vol. 4: Parrots to Dollarbird. 1999, Oxford University Press, Melbourne.
- Higuchi H. Responses of the Bush Warbler *Cettia diphone* to artificial eggs of *Cuculus* cuckoos in Japan // *Ibis*. — 1989. — Vol. 131, № 1. — PP. 94—98.
- Hill R.A. Host-parasite relationships of the Brown-headed Cowbird in a prairie habitat of west-central Kansas // *Wilson Bull.* — 1976. — Vol. 88, № 4. — PP. 555—565.
- Hill W.L., Jones K.J., Hardenbergh C.L., Browne M. Nest distance mediates the costs of coloniality in Eared Grebes // *Colon. Waterbirds*. — 1997. — Vol. 20, № 3. — PP. 470—477.
- Hobson L.D. Observations at a Carolina Wren nest from which Brown-Headed Cowbirds fledged // *Wilson Bull.* — 1974. — Vol. 86, № 1. — PP. 51—57.
- Hoffman W., Woofenden G.E. A fledgling Brown-headed Cowbird specimen from Pinellas County // *Fla. Field. Natur.* — 1986. — Vol. 14, № 1. — PP. 18—20.
- Hoffmeister R. Bachstelze zwei Jungkuckucke // *Falke*. — 1957. — B. 4, № 4. — S. 139.
- Hofslund P.B. Cowbird parasitism of the northern yellow-throat // *The Auk*. — 1957. — Vol. 74, № 1. — PP. 42—48.
- Höhn E.O., McKeown B.A. Pituitary prolactin in the brood-parasitic black-headed duck // *Biochem. and Exp. Biol.* — 1976. — Vol. 12, № 2. — PP. 201—205.
- Honza M., Moksnes A., Røskoft E., Stokke B.G. How are different Common Cuckoo *Cuculus canorus* egg morphs maintained? An evaluation of different hypotheses // *Ardea*. — 2001. — Vol. 89, № 2. — PP. 341—352.
- Honza M., Picman J., Grim T., Novak V., Capek M., Mrlik J., Mrlik V. How to hatch from an egg of great structural strength. A study of the Common Cuckoo // *J. Avian Biol.* — 2001. — Vol. 32, № 3. — PP. 249—255.
- Hoogerwerf A. Opnieuw dubbele legsels bij de scholekste *Haematopus ostralegus* // *Limosa*. — 1975. — Vol. 48, № 1—2. — P. 116.
- Hosoi S.A., Rothstein S.I. Nest desertion and cowbird parasitism: evidence for evolved responses and evolutionary lag // *Anim. Behav.* — 2000. — Vol. 59. — PP. 823—840.
- Hötter H. Conspecific nest parasitism in the Pied Avocet *Recurvirostra avosetta* // *Ibis*. — 2000a. — Vol. 142, № 2. — PP. 280—288.
- Hötter H. Intraspecific variation in size and density of Avocet colonies: effects of nest-distances on hatching and breeding success // *J. Avian Biol.* — 2000b. — Vol. 31, № 3. — PP. 387—398.
- Houston C.S., Brown P.W. Cowbird egg in common tern nest // *J. Field Ornithol.* — 1982. — Vol. 53, № 1. — PP. 57.
- Howard R., Moore A. A complete checklist of the Birds of the World. L.:Macmillan. — 1984. — 732 p.
- Hudec K. Density and breeding of birds in the reed swamps of Southern Moravian ponds // *Prírodověd. pr. Úst. ČSAV Brně.* — 1975. — Sv. 9, № 6. — 40 p.
- Hunter F.M., Burke T., Watts S.E. Frequent copulation as a method of paternity assurance in the northern fulmar // *Anim. Behav.* — 1992. — Vol. 4, № 1. — PP. 149—156.
- Hunter F.M. Timing of pair and extra-pair copulation's in the Northern Fulmar // *The Condor*. — 1998. — Vol. 100, № 1. — PP. 141—146.
- Hunter F.M., Davis L.S. Female Adelie Penguins acquire nest material from extrapair males after engaging in extrapair copulations // *The Auk*. — 1998. — Vol. 115. — PP. 526—528.
- Hunter F.M., Jones I.L. The frequency and function of aquatic courtship and copulation in Least, Crested, Whiskered, and Parakeet The Auklets // *The Condor*. — 1999. — Vol. 101, № 3. — PP. 518—528.
- Harrison J.B. Red-chested Cuckoo fostered by Cape Robins // *Afric. Wild. Life*. — 1967. — Vol. 21, № 2. — PP. 165—166.
- Imanishi S.A. Brown Shrike feeding a young Bull-headed Shrike // *Strix*. — 1994. — Vol. 13. — PP. 224—226.
- Immelmann K. Zur Wirtsvögelsynchronisation brutschmarotzen der Vögel im südlichen Afrika // *Oecologia*. — 1969. — № 34. — S.401—408.
- Immelmann K., Piltz A., Sossinka P. Experimentelle Untersuchungen zur Bedeutung der Rachenzeichnung junger Zebrafinken // *Z. Tierpsychol.* — 1977. — B. 45, № 2. — S. 210—218.
- Immelmann K., Kalberlah H.H., Rausch P., Stahnke A. Sexuelle Prägung als möglicher Faktor innerartlicher Isolation beim Zebrafinken // *J. Ornithol.* — 1978. — B. 119, № 2. — S. 197—212.
- Irwin M.P.S. Order *Cuculiformes* / *The Birds of Africa*. Edited by C.H. Fry. — S. Keith, E.K. Urban. — 1988. — Vol. 3, Academic Press, Harcourt Brace Jovanovich Publishers, London, San Diego, New York, Boston, Sydney, Tokyo, Toronto. — PP. 58—104.
- Ivanauskas T. Lietuvos parikscidi. 3. Leidykla. Vilnius. — 1964. — 443 s.
- Jackson N.H., Roby D.D. Fecundity and egg-laying patterns of captive yearling Brown-headed Cowbirds // *The Condor*. — 1992. — Vol. 94, № 3. — PP. 585—589.
- Jackson W.M. Conspecific nest parasitism in the northern masked weaver (*Ploceus taenio-*

- pterus*)/Abstr. Pan—Afr. Orn. Congr. — 1988. — P. 11.
- Jackson W.M. Estimating conspecific nest parasitism in the northern masked weaver based on within-female variability in egg appearance // *The Auk*, — 1992. — Vol. 109, № 3. — PP. 435—443.
- Jacobsson S. Skatgök *Clamator glandarius* for första gången i Sverige // *Var fågelvärld*. — 1969. — B. 28, № 2. — S. 102—106.
- Jamieson I., Quinn J. Mate competition, certainty of paternity and parental investment in the communally breeding pukeko (*Porphyrio porphyrio*) // 4th Int. Behav. Ecol. Congr., Princeton, N. J., 17—22 Aug. — 1992. — PP. 129.
- Jamieson I.G., McRae S.B., Simmons R.E., Trewby M. High Rates of Conspecific Brood Parasitism and Egg Rejection in Coots and Moorhens in Ephemeral Wetlands in Namibia // *The Auk*. — 2000. — Vol. 117, №1. — PP. 250—255.
- Jansen R.W., Bollinger E.K. Effects of nest-box visibility and clustering on wood duck brood parasitism in Illinois // *Trans. III. State Acad. Sci.* — 1998. — Vol. 91, № 3—4. — PP. 161—166.
- Järvinen A. Relationship between the common cuckoo *Cuculus canorus* and its host, the red start *Phoenicurus phoenicurus* // *Ornis fenn.* — 1984. — Vol. 61, № 3. — PP. 84—88.
- Järvinen A. Redstart and Pied Flycatcher nesting in the same box // *Ornis fenn.* — 1993. — Vol. 70, № 2. — PP. 117—118.
- Jensen R.A.C., Vernon C.J. On the biology of the Didric Cuckoo in Southern Africa // *Ostrich*. — 1970. — Vol. 41, № 4. — PP. 237—246.
- Jobin B., Picman J. Artificial nest parasitized by a Brown-headed Cowbird, *Molothrus ater* // *Can. Field-Natur.* — 1994. — Vol. 108, № 4. — PP. 482—484.
- Johnsen A., Andersson S., Ornborg J., Lifjeld J.T. Ultraviolet ornamentation and sexual selection in Bluethroats // *Ostrich*. — 1998. — Vol. 69, № 3—4. — PP. 193.
- Johnsingh A.J.T., Paramanandham K. Group care of white headed babblers *Turdoides affinis* for a pied crested cuckoo *Clamator jacobinus* chick // *Ibis*. — 1982. — Vol. 124, № 2. — PP. 179—183.
- Johnson D.R. Ospreys incubate goose egg to hatching // *J. Raptor Res.* — 1999. — Vol. 33, P. 176.
- Johnson W.P., Rohwer F.C., Carlsson M. Evidence of nest parasitism in Mottled Ducks // *Wilson Bull.* — 1996. — Vol. 108. — PP. 187—189.
- Jojola-Elverum S.M., Giesen Kenneth M. Killdeer parasitizes Mountain Plover nest // *Wilson Bull.* — 2000. — Vol. 112, № 4. — PP. 454—456.
- Jones D.A., Gibbs H.L., Matsuda T., Brooke M. de L., Uchida H., Bayliss M.J. The use of DNA fingerprinting to determine the possible mating system of an obligate brood parasitic bird, the Cuckoo *Cuculus canorus* // *Ibis*. — 1997. — Vol. 139. — PP. 560—562.
- Joseph L., Wilke T., Alpers D. Reconciling genetic expectations from host specificity with historical population dynamics in an avian brood parasite, Horsfields Bronze-Cuckoo *Chalcites basalis* of Australia Mitochondrial DNA (mtDNA) is being used increasingly to explore the evolution of host specificity in avian brood parasites // *Molecular Ecology*. — 2002. — Vol. 11, № 4. — PP. 829—837.
- Joste N., Ligon D.J., Stacey P.B. Shared paternity in the acorn woodpecker (*Melanerpes formicivorus*) // *Behav. Ecol. and Sociobiol.* — 1985. — Vol. 17, № 1. — PP. 39—41.
- Joyner D.E. Effects of Interspecific nest parasitism by Redheads and Ruddy Ducks // *J. Wildl. Manage.* — 1976. — Vol. 40, №1. — PP. 33—38.
- Jensen R.A., Jensen M.K. On the breeding biology of Southern African cuckoos // *Ostrich*. — 1969. — Vol. 40, № 4. — PP. 163—181.
- Karlin A.A., Smith K.G., Stephens M.C., Barnhill R.A. Additional evidence of multiple parentage in Eastern Bluebirds // *The Condor*. — 1990. — Vol. 92, № 2. — P. 520—521.
- Karvonen E., Rintamaki P.T., Alatalo R.V. Female-female aggression and female mate choice on black grouse leks // *Anim. Behav.* — 2000. — Vol. 59, № 5. — PP. 981—987.
- Kattan G.H. Shiny cowbirds follow the "shotgun" strategy of brood parasitism // *Anim. Behav.* — 1997. — Vol. 53, № 3. — PP. 647—654.
- Kelly S.T., DeCapita M.E. Cowbird control and its effect on Kirtlands Warbler reproductive success // *Wilson Bull.* — 1982. — Vol. 94, № 3. — PP. 363—365.
- Kempnaers B., Dlohd A.A. Extra—pair parenthood in the blue tit (*Parus caeruleus*): Evidence from dna fingerprinting // *Belg. J. Zool.*—1991.—Vol. 121, № 1.—P. 26—27.
- Kempnaers B. Relations extra-conjugales et paternités illicites chez les Mesanges bleues (*Parus caeruleus*) // *Aves*. — 1993. — Vol. 30, № 3—4. — PP. 167—172.
- Kempnaers B. Sexual conflicts and extra-pair copulations in socially monogamous birds // *J. Ornithol.* — 1994. — Vol. 135, № 3. — PP. 449.
- Kendra P.E., Roth R.R., Tallamy D.W. Conspecific brood parasitism in the house sparrow // *Wilson Bull.* — 1988. — Vol. 100, № 1. — PP. 80—90.
- Kennedy E.D., Stouffer P.C., Power H.W. Postovulatory follicles as a measure of clutch size and brood parasitism in European Starlings // *The Condor*. — 1989. — Vol. 91. — PP. 471—473.

- Kennedy E.D., Power H.W. Experiments on indeterminate laying in House wrens and European Starlings // *The Condor*. — 1990. — Vol. 92, № 4. — PP. 861—865.
- Kesel B. Observations of the polygamy and territorial behaviour of a male starling (*Sturnus vulgaris* L.) // *Bird Banding*. — 1950. — Vol. 21. — PP. 112—114.
- Kesel B. A study of the breeding biology of the European Starling (*Sturnus vulgaris*) in North America // *Am. Midland. Nat.* — 1957. — Vol. 58. — PP. 257—331.
- Kiesewetter K. Beobachtung einer Eiablage beim Kuckuck // *Der Falke*. — 1979. — № 2. — S. 61.
- Kim C.H., Yamagishi S., Won P.O. Egg—color dimorphism and breeding success in the Crow Tit (*Paradoxornis webbiana*) // *The Auk*. — 1995. — Vol. 112, № 4. — PP. 831—839.
- King J.R. Reproductive relationships of the rufous-collared sparrow and the Shiny Cowbird // *Auk*. — 1973. — Vol. 90, № 1. — PP. 19—44.
- King J.R., Mahoney S.A., Maxwell C.S., Mewaldt L.R. Additional records of Mountain White-crowned Sparrows parasitized by the Brown-headed Cowbird // *The Auk*. — 1976. — Vol. 93, № 2. — PP. 389—390.
- Kistchinski A.A. Breeding biology and behaviour of the Grey Phalarope *Phalaropus fulicarius* in East Siberia // *Ibis*. — 1975. — Vol. 117. — PP. 285—300.
- Klaas E.E. Cowbird parasitism and nesting success in eastern phoebe // *Occas. Pap. Mus. Hist. Univ. Kans.* — 1975. — № 41. — PP. 1—18.
- Klein N.K., Rosenberg K.V. Feeding of brown-headed cowbird (*Molothrus ater*) fledglings by more than one Host Species // *The Auk*. — 1986. — Vol. 103, № 1. — PP. 213—214.
- Kleven O., Moksnes A., Røskoft E., Honza M. Host species affects the growth rate of cuckoo (*Cuculus canorus*) chicks // *Behav. Ecol. Sociobiol.* — 1999. — Vol. 47. — PP. 41—46.
- Klinghammer E., Hess E.H. Imprinting in an altricial bird: the blond ring dove (*Streptopelia risoria*) // *Science*. — 1964. — Vol. 146, № 3641. — PP. 265—266.
- Klomp H. The determination of clutch—size in birds a review // *Ardea*. — 1970. — Vol. 58, № 1—2. — PP. 1—124.
- Kloskowski J. Prolonged incubation of unhatchable eggs in Red-necked Grebes (*Podiceps grisegena*) // *J. Ornithol.* — 1999. — Vol. 140, № 1. — PP. 101—104.
- Kluza D.A. First record of Shiny Cowbird (*Molothrus bonariensis*) in Yucatan, Mexico // *Wilson Bull.* — 1998. — Vol. 110, № 3. — PP. 429—430.
- Koenig W.D., Dickinson J.L. Nestling sex-ratio variation in Western Bluebirds // *The Auk*. — 1996. — Vol. 113, № 4. — PP. 902—910.
- Koivula M. Myyrien hajumerkit — petolinuulle nakyva vihje saaliista // *Linnut*. — 2000. — Vol. 35, № 1. — PP. 17—20.
- Koons D.N. First Record of Brown-headed Cowbird Egg in a Lesser Scaup Nest // *Wilson Bull.* — 2000. — Vol. 112, № 4. — PP. 554—554.
- Kopij G. Behavioural patterns in the Southern Bald Ibis (*Geronticus calvus*) at breeding sites // *Vogelwarte*. — 1998. — Vol. 39, № 3. — PP. 248—263.
- Kotaka N. Classical polyandry in the Great Spotted Woodpecker, *Dendrocopos major* // *Ibis*. — 1998. — Vol. 140. — PP. 335—336.
- Kozlovic D.R., Knapton R.W., Barlow J.C. Unsuitability of the House Finch as a Host of the Brown-Headed Cowbirds // *The Condor*. — 1996. — Vol. 98, № 2. — PP. 253—258.
- Kremetz D.G., Handford P. Does avian clutch size increase with altitude // *Oikos*. — 1984. — Vol. 43, № 2. — PP. 256—259.
- Krokene C., Anthonisen K., Lifjeld J.T., Amundsen T. Paternity and paternity assurance behaviour in the bluethroat *Luscinia s. svecica* // *Anim. Behav.* — 1996. — Vol. 52, № 2. — PP. 405—417.
- Kroutil O. O kukačce — *Cuculus canorus* L. // *Živa*. — 1965. — Vol. 13, № 6. — PP. 233—235.
- Kuhk R. Über Gelege mit 10 und mehr Eiern beim Kleiber (*Sitta europaea*) // *Charadrius*. — 1979. — B. 15, № 2. — S. 37—38.
- Kuiper S.M., Cherry M.I. Determining levels of egg discrimination in two hosts of the Red-chested Cuckoo *Cuculus solitarius* // *Ostrich*. — 1998. — Vol. 69, № 3—4. — PP. 257.
- Kuiper S.M., Cherry M.I. Brood parasitism and egg matching in the Red-chested Cuckoo *Cuculus solitarius* in southern Africa // *Ibis*. — 2002. — Vol. 144. — PP. 632—639.
- Kummer J. Beitrag zur Fortpflanzung des Kuckucks, *Cuculus canorus*, an Hand der Eier in meiner sammlung und des Schrifttums // *Beitr. Vogelk.* — 1988. — B. 34, № 6. — S. 381—389.
- Kuroda N. A note on the problem of hawk-mimicry in cuckoos // *Japan. J. Zool.* — 1966. — Vol. 15, № 2. — PP. 173—181.
- Lack D. Cuckoo hosts in England // *Bird Study*. — 1963. — Vol. 10, № 4. — PP. 185—201.
- Lahti D.C., Lahti A.R. How precise is egg discrimination in weaverbirds? // *Anim. Behav.* — 2002. — Vol. 63, № 6. — PP. 1135—1142.
- Lamba B.S. The nidification of some common Indian birds. Part I. // *J. Bombay Natur. History Soc.* — 1963. — Vol. 60, № 1. — PP. 121—133.
- Lanfords Å., Hasselquist D., Schantz T. Extra-pair fertilizations in the Sedge Warbler // *J. Avian Biol.* — 1998. — Vol. 29, № 2. — PP. 134—144.
- Lank D. B., Cooch E. G., Rockwell R. F., Cooke F. Environmental and demographic cor-

- relates of intraspecific nest parasitism in lesser snow geese, *Chen caerulescens caerulescens* // J. Anim. Ecol. — 1989. — Vol. 58, № 1. — PP. 29—44.
- Lank D.B., Rockwell R.F., Cooke F. Frequency dependent fitness consequences of intraspecific nest parasitism in snow geese // Evolution (USA). — 1990. — Vol. 44, № 6. — PP. 1436—1453.
- Lanyon S.M. Interspecific brood parasitism in blackbirds (*Icterinae*): a phylogenetic perspective Cladistic analysis of cytochrome-b indicates brood parasitism evolved once // Science. — 1992. — Vol. 255. — PP. 77—79.
- Larison B., Laymon S.A., Williams P.L., Smith T.B. Song sparrows vs. cowbird brood parasites Impacts of forest structure and nest-site selection // The Condor. — 1998. — Vol. 100, № 1. — PP. 93—101.
- Lawes M.J., Kirkman S. Egg recognition and interspecific brood parasitism rates in red bishops (*Aves: Ploceidae*) // Anim. Behav. — 1996. — Vol. 52, № 3. — PP. 553—563.
- Laycock H.T. Hybrid nests // Bokmakierie. — 1982. — Vol. 34, № 1. — PP. 7—8.
- Lea S.E.G., Kattan G.H. Reanalysis gives further support to the “shotgun” model of Shiny Cowbird parasitism of House Wren nests // Anim. Behav. — 1998. — Vol. 56. — PP. 1571—1573.
- Leach S. W. Mallard parasitize Sharp-tailed Grouse nest // Blue Jay. — 1994. — Vol. 52. — PP. 144—146.
- Lokemoen J.T. Brood parasitism among waterfowl netting on islands and peninsulas in North Dakota // The Condor. — 1991. — Vol. 93, № 2. — PP. 340—345.
- Leisler B., Beier J., Staudter H., Wink M. Variation in extra-pair paternity in the polygynous Great Reed Warbler (*Acrocephalus arundinaceus*) // J. f. Ornithol. — 2000. — Vol. 141, № 1. — PP. 77—84.
- Lerkelund H.E., Moksnes A., Røskaft E., Ringsby T.H. An experimental test of optimal clutch size of the Fieldfare; with a discussion on why brood parasites remove eggs when they parasitize a host species // Ornis Scand. — 1993. — Vol. 24, № 2. — PP. 95—102.
- Lévêque R. Über Verbreitung, Bestandesvermehrung und Zug des Häherkuckucks *Clamator glandarius* (L.) in Westeuropa // Ornithol. Beob. — 1968. B. 65, № 2. — S. 43—71
- Lichtenstein G. Parasitism by Shiny Cowbirds of Rufous-bellied Thrushes // The Condor. — 1998. — Vol. 100, № 4. — PP. 680—687.
- Lichtenstein G. Low success of shiny cowbird chicks parasitizing rufous-bellied thrushes: chick-chick competition or parental discrimination? // Anim. Behav. — 2001. — Vol. 61, № 2. — PP. 401—413.
- Liebers D., Peter H.U. Intraspecific interactions in Jackdaws *Corvus monedula*: a field study combined with parentage analysis // Ardea. — 1998. — Vol. 86. — PP. 221—236.
- Lieder K. Zur Bestandsentwicklung von Reiherente, *Aythya fuligula* (L), und Tafelente, *Aythya ferina* (L.) im Bezirk Gera // Thuring. ornithol. Mitt. — 1987. — № 37. — SS. 63—67.
- Lifjeld J.T., Slagsvold T. How frequent is cuckoldry in pied flycatchers *Ficedula hypoleuca*? Problems with the use of heritability estimates of tarsus length // Oikos. — 1989. — Vol. 54, № 2. — PP. 205—210.
- Lifjeld J.T., Robertson R.J. Female control of extra-pair fertilization in tree swallows // 4-th Int. Behav. Ecol. Congr., Princeton, N. J., 17—22 Aug. — 1992.
- Lifjeld J.T., Dunn P.O., Robertson R.J., Boag P.T. Extra-pair paternity in monogamous tree swallows // Anim. Behav. — 1993. — Vol. 45, № 2. — PP. 213—229.
- Ligon D.J. The Evolution of Avian Breeding Systems. Oxford Univ. Press. — 1999. — 504 p.
- Lindholm A.K. Brood parasitism by the cuckoo on patchy reed warbler populations in Britain // J. of Anim. Ecol. — 1999. — Vol. 68, № 2. — PP. 293—309.
- Linz G.M., Bolin S.B. Incidence of Brown-headed Cowbird parasitism on Red-winged Blackbirds // Wilson Bull. — 1982. — Vol. 94, № 1. — PP. 93—95.
- Llanes S.A., de Armas J.H. New host of *Molothrus bonariensis* (Familia *Emberizidae*) [sic] for Cuba // El Pitirre. — 1995. — Vol. 8, № 3. — PP. 3—4.
- Löhrl H. Mischgelege, Doppelgelege und verlegte Eier bei Höhlenbrütern (Gattung *Parus*, *Ficedula*) // Vogelwelt. — 1964. — B. 85, № 6. — S. 182—188.
- Löhrl H. Untersuchungen am Kuckuck, *Cuculus canorus* (Biologie, Ethologie und Morphologie) // J. Ornith. — 1979. — B. 120, H. 2. — S. 139—173.
- Loman J. A model of clutch size determination in birds // Oecologia. — 1982. — Vol. 52, № 2. — PP. 253—257.
- Lombardo M.P., Power H.W., Stouffer P.C., Romagnano L.C., Hoffenberg A.S. Egg removal and intraspecific brood parasitism in the European starling (*Sturnus vulgaris*) // Behav. Ecol. and Sociobiol. — 1989. — Vol. 24, № 4. — PP. 217—223.
- Lorenzana J.C., Sealy S.G. A meta-analysis of the impact of parasitism by the Brown-headed Cowbird on its hosts? // Stud. Avian Biol. — 1999. — № 18. — PP. 241—253.
- Lösch W. Ein Kuckucksei wird Verlegt // Falke. — 1969. — № 7. — S. 242.
- Lotem A., Nakamura H., Zahavi A. Rejection of cuckoo eggs in relation to host's age a possible evolutionary equilibrium // 22nd Int. Ethol. Conf., Kyoto, 22—29 Aug. — 1991: Abstr., [Kyoto], [1991]. PP. 106.

- Lotem A., Nakamura H., Zahavi A. Rejection of cuckoo eggs in relation to host age: a possible evolutionary equilibrium // *Behav. Ecol.* — 1992. — Vol. 3. — PP. 128–132.
- Lotem A., Nakamura H., Zahavi A. Constraints on egg discrimination and coevolution of cuckoos and their hosts // 4th. Int. Behav. Ecol. Congr., Princeton, 17–22 Aug. — 1992: Abstr., Princeton (N. J.). — 1992. — PP. W12.
- Lotem A., Nakamura H., Zahavi A. Constraints on egg discrimination and cuckoo-host co-evolution // *Anim. Behav.* — 1995. — Vol. 49. — PP. 1185–1209.
- Lovaty F. Essai de dénombrement du Coucou gris, *Cuculus canorus*, par une rapide méthode ponctuelle // *Nos Oiseaux.* — 1979. — Vol. 35, № 374. — PP. 17–21.
- Lovell-Mansbridge C., Birkhead T.R. Do female pigeons trade pair copulations for protection? // *Anim. Behav.* — 1998. — Vol. 56, № 1. — PP. 235–241.
- Lovvohr J.R. Courtship and aggression in candvasbacks: Influence of sex and pair bonding // *The Condor.* — 1990. — Vol. 92, № 2. — PP. 369–378.
- Lowther P.E. Old cowbird breeding records from the Great Plains Region // *Bird. Band.* — 1977. — Vol. 48, № 4. — PP. 358–368.
- Lowther P.E. Nest selection by Brown-Headed Cowbirds // *Wilson Bull.* — 1979. — Vol. 91, № 1. — PP. 118–122.
- Lowther P.E. Catalog of Brown-Headed Cowbird Hosts from Kansas // *Kans. Ornithol. Soc. Bull.* — 1984. — Vol. 35, № 3. — PP. 25–36.
- Lowther P.E. Catalog of Brown-Headed Cowbird Hosts from Iowa // *Proc. Iowa Acad. Sci.* — 1985. — Vol. 92, № 3. — PP. 95–99.
- Lubjuhn T., Winkel W., Brun J. Elternschaftsnachweise bei drei Bruten des Trauerschnappers (*Ficedula hypoleuca*) mit jeweils neun Nestlingen // *J. Ornithol.* — 1998. — Vol. 139, № 1. — P. 70–72.
- Lubjuhn T., Gerken T., Brun J., Eppelen J.T. High frequency of extra-pair paternity in the Coal Tit // *J. Avian Biol.* — 1999. — Vol. 30, № 2. — PP. 229–233.
- Lundberg C.A., Väisänen R.A. Selective correlation of egg size with chick mortality in the black-headed gull (*Larus ridibundus*) // *The Condor.* — 1979. — Vol. 81, № 2. — PP. 146–156.
- Lyon B.E. Brood parasitism in american coots: avoiding the constraints of parental care // *Acta 20 Congr. Int. Ornithol., Christchurch, 2–9 Dec. 1990.* Vol. 2. — Wellington. — 1991. — PP. 1023–1030.
- Lyon B.E. Egg-rejection as a defence against conspecific brood parasitism in american coots, costs, benefits, and behavioral mechanisms // 4th Int. Behav. Ecol. Congr., Princeton, 17–22 Aug. — 1992: Abstr., Princeton (N.J.). — 1992.
- Lyon B.E. Spatial patterns of Shiny Cowbird brood parasitism on Chestnut-capped Blackbirds // *Anim. Behav.* — 1997. — Vol. 54, № 4. — PP. 927–939.
- Lyon B.E., Eadie J.M. Family matters: Kin selection and the evolution of conspecific brood parasitism // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* — 2000. — Vol. 97, № 24. — PP. 12942–12944.
- Macdonald M.A. Observations on the Diederik Cuckoo in Southern Ghana // *Ostrich.* — 1980. — Vol. 51, № 2. — PP. 75–79.
- Mackenzie J.M.D. Redstarts reared in tits nests // *Scott. Naturalist.* — 1954. — Vol. 66, № 3. — PP. 146–154.
- Mackworth-Praed C.W., Grant C.H. Birds of West Central and Western African. L., N.Y. — 1983. (Handbook of birds. Ser. 3; Vol. 1–2).
- MacWhirter R.B. On the rarity of intraspecific brood parasitism // *The Condor.* — 1989. — Vol. 91, № 2. — PP. 485–492.
- Makatsch W. Der Brutparasitismus in der Vögelwelt. Radebuel; B.: Naumann. — 1955. 236 s.
- Makatsch W. Einige Bemerkungen über die parasitaren Kuckucke // *Zool. Abh. Staatl. Mus. Tierk. Dresden.* — 1971. B. 30, № 1. — S. 247–283.
- Makatsch W. Die Eier der Vögel Europas. Eine Darstellung der Brutbiologie aller in Europa brutenden Vögelarten. Neumann Verlag. Band 1. — 1974. 468 s.
- Makatsch W. Die Eier der Vögel Europas. Eine Darstellung der Brutbiologie aller in Europa brütenden Vögelarten. Neumann Verlag. Band 2. — 1976. 460 s.
- Malchevsky A.S. On the Biological Races of the Common Cuckoo, *Cuculus canorus* L., in the Territory of the European part of the USSR // *Proc. of the XIIth Inter. Ornithol. Congr., Helsinki.* — 1958. Helsinki. — 1960. — PP. 464–470.
- Malchevsky A.S., Numerov A.D. Interrelations between the common cuckoo and its Hosts in the territory of the USSR // *Acta XYIII Congr. Inter. Ornithol.* — M.: Nauka. — 1985. — Vol. II. — PP. 1289.
- Manlove C.A. Eastern Screech-Owl successfully hatches Wood Duck (*Aix sponsa*) egg // *Alabama Birdlife.* — 1998. — Vol. 43, № 2. — PP. 10-12.
- Marbot T. Beitrag zur Fortpflanzungsbiologie des Kuckuks // *Ornithol. Beobacht.* — 1959. — B. 56, № 1. — S. 8–18.
- Marchetti K. Cost to host defence and the persistence of parasitic Cuckoos // *Proc. Roy. Soc. London. B.* — 1992. — Vol. 247, № 1320. — PP. 41–45.
- Marchetti K. Egg rejection in a passerine bird: size does matter // *Anim. Behav.* — 2000. — Vol. 59, № 4. — PP. 877–883
- Margis Gintautas. Varneno (*Sturnus vulgaris* L.) Veisimosi ekologija ir morfometrija.

- Daktaro disertacijos tezes. Gamtos mokslai: biologija (ekologija). Vilnius. — 1994. — 29 p.
- Mark D., Stutchbury B.J. Response of a forest-interior songbird to the threat of cowbird parasitism // *Anim. Behav.* — 1994. — Vol. 47, № 2. — PP. 275—280.
- Marks J.S., Dickinson J.L., Haydock J. Serial polyandry and alloparenting in long-eared owls // *The Condor.* — 2002. — Vol. 104, № 1. — PP. 202—204.
- Markum D.E., Baldassarre G.A. Breeding biology of Muscovy Ducks using nest boxes in Mexico // *Wilson Bull.* — 1989. — Vol. 101, № 4. — PP. 621—626.
- Markus M.B. Diederik cuckoo eggs in masked weaver's nest // *Bokmakierie.* 1961. — Vol. 13, № 2. — PP. 33.
- Martin F. Jungkuckuck wurde mit Beeren gefuttert // *Falke.* — 1978. N 6. — S. 211.
- Martin K. Intraspecific Nest Parasitism in Willow Ptarmigan // *J. Field Ornithol.* — 1984. — Vol. 55, № 2. — PP.250—251.
- Martínez J.G., Burke T., Dawson D., Soler J.J., Soler M., Møller A.P. Microsatellite typing reveals mating patterns in the brood parasitic Great Spotted Cuckoo (*Clamator glandarius*) // *Molecular Ecology.* — 1998. — Vol. 7, № 3. — PP. 289—297.
- Martin-Vivaldi M., Soler M., Møller A.P. Unrealistically high costs of rejecting artificial model eggs in cuckoo *Cuculus canorus* hosts // *J. Avian Biol.* — 2002. — Vol. 33, № 3. — PP. 295—301.
- Marvil R.E., Cruz A. Impact of Brown-headed Cowbird parasitism on the reproductive success of the Solitary Vireo // *The Auk.* — 1989. — Vol. 106, № 3. — PP. 476—480.
- Mason P. Brood parasitism in a host generalist, the shiny cowbird: the quality of different species as hosts // *The Auk.* — 1986. — Vol. 103, № 1. — PP. 52—60.
- Mason P. Pair formation in cowbirds: evidence found for screaming but not shiny cowbirds // *The Condor.* — 1987. — Vol. 89, № 2. — PP. 349—356.
- Massoni V., Reboreda J.C. Number of close spatial and temporal neighbors decreases the probability of nest failure and Shiny Cowbird parasitism in colonial Yellow-winged Blackbirds // *The Condor.* — 2001. — Vol. 103, № 3. — PP. 521—529.
- Masterson H.B., Buhera S.R. Klaas“ Cuckoo *Chrysococcyx klaas* parasitizing red-headed weavers *Anaplectes rubriceps* // *Ostrich.* — 1953. — Vol. 24, № 1. — PP. 51.
- Mather T.N. Canada goose takes over mallard nest // *Wilson Bull.* — 1978. — Vol. 90, № 4. — PP. 646—647.
- Maurizio B. Doppelgelege des flussuferlaufers *Actitis hypoleucos* auf 1800 mu.M. // *Ornithol. Beob.* — 1987. — B. 84, № 2. — S. 136.
- Mayfield H. Cowbird parasitism and the population of the Kirtlands Warbler // *Evolution.* — 1961. — Vol. 15, № 2. — PP. 174—179.
- Mayfield H.F. Vestiges of a proprietary interest in nests by the brown-headed cowbird parasitizing the Kirtlands Warbler // *The Auk.* — 1961. — Vol. 78, № 2. — PP. 162—166.
- MacLeod J.G.R., Hallack M. Some notes on the breeding of Klaas's cuckoo // *Ostrich.* — 1956. — Vol. 27, № 1. — PP. 2—5.
- McGeen D.S. Factors affecting Cowbird success with yellow warbler and song sparrow hosts // *Jack-Pine Warbler.* — 1971. — Vol. 49, № 2. — PP. 53—57.
- McKittrick M.C. Genetic evidence for multiple parentage in eastern kingbirds (*Tyrannus tyrannus*) // *Behav. Ecol. and Sociobiol.* — 1990. — Vol. 26, № 3. — PP. 149—156.
- McKilligan N.G. Promiscuity in the cattle egret (*Bubulcus ibis*) // *The Auk.* — 1990. — Vol. 107, № 2. — PP. 334—341.
- McLean I.G. Response to a dangerous enemy: should a brood parasite be Mobbed? // *Ethology.* — 1987. — Vol. 75, № 3. — PP. 235—245.
- McLean I.G., Waas J.R. Do cuckoo chicks mimic the begging calls of their hosts? // *Anim. Behav.* — 1987. — Vol. 35, № 6. — PP. 1896—1898.
- McMaster D.G., Sealy S.G. Host-egg removal by brown-headed cowbirds: A test of the host incubation limit hypothesis // *The Auk.* — 1997. — Vol. 114, № 2. — PP. 212—220.
- McMaster D.G., Sealy S.G. Short incubation periods of brown-headed cowbirds: How do cowbird eggs hatch before yellow warbler eggs? // *The Condor.* — 1998. — Vol. 100, № 1. — PP. 102—111.
- McRae S.B. Temporal variation in responses to intraspecific brood parasitism in the moorhen // *Animal Behaviour.* — 1995. — Vol. 49, № 4. — PP. 1073—1088.
- McRae S.B. All Family values: costs and benefits of communal nesting in the moorhen // *Anim. Behav.* — 1996. — Vol. 52, № 2. — PP. 225—245.
- McRae S.B. A rise in nest predation enhances the frequency of intraspecific brood parasitism in a moorhen population // *J. Anim. Ecol.* 1997. — Vol. 66, № 2. — PP. 143—153.
- McRae S.B. Identifying eggs of conspecific brood parasites in the field: a cautionary note // *Ibis.* — 1997. — Vol. 139. — PP. 701—704.
- McWhorter M., Sherman D.R. Use of Red-winged Blackbird nest by a Prothonotary Warbler // *Wilson Bull.* — 1988. — Vol. 100, № 2. — PP. 306.
- Medvin M.B., Beecher M.D. Parent—offspring recognition in the barn swallow (*Hirundo rustica*) // *Anim. Behav.* — 1986. — Vol. 34, № 6. — PP. 1627—1639.
- Mehlum F. Breeding population size of the Common Eider *Somateria mollissima* in Kongsfjorden, Svalbard. — 1981—1987 // *Skr. Norsk palarinst.* — 1991. — № 19. — PP. 21—29.

- Meijer T. Incubation development and clutch size in the Starling // *Ornis. Scand.* — 1990. — Vol. 21, № 3. — PP. 163—168.
- Meijer T. Egg-laying patterns in captive starlings // *Ardea.* — 1992. — Vol. 80, № 2. — PP. 301—310.
- Meise W. Über Nestokkupation durch fremde Vogelarten // *Beitr. Vogelkunde.* — 1956. — B. 5, № 2. — S. 117—137.
- Melde M. Auftreten und Verhalten des Kuckucks in einem Kontrollgebiet // *Falke.* — 1982. — № 5. — S. 157—163.
- Merila J., Sheldon B.C., Ellegren H. Quantitative genetics of sexual size dimorphism in the collared flycatcher, *Ficedula albicollis* // *Evolution (USA).* — 1998. — Vol. 52, № 3. — PP. 870—876.
- Merkel F.W. Sozialverhalten von individual markierten Staren *Sturnus vulgaris* in einer kleinen Nistkasten-kolonie. III Die role polygyny // *Luscinia.* — 1980. — 44. — S. 133—158.
- Merkel F.W. Die Entwicklung einer durch Aufhängen von 16 Nistkästen entstandenen Kleinpopulation von Staren (*Sturnus vulgaris*) // *Vogelwelt.* — 1985. — B. 106, № 6. — S. 241—245.
- Mermoz M.E., Reboreda J.C. Brood Parasitism of the Shiny Cowbird, *Molothrus bonariensis*, on the Brown-and-Yellow Marshbird, *Pseudoleistes virescens* // *The Condor.* — 1994. — Vol. 96, № 3. — PP. 716—721.
- Mermoz M.E., Reboreda J.C. New host for a specialized brood parasite, the screaming cowbird // *The Condor.* — 1996. — Vol. 98, № 3. — PP. 630—632.
- Mermoz M.E., Reboreda J.C. Egg-laying behaviour by Shiny Cowbirds parasitizing Brown-and-yellow Marshbirds // *Anim. Behav.* — 1999. — Vol. 58. — PP. 873—882.
- Mermoz M.E., Fernández G.J. Low frequency of Shiny Cowbird parasitism on Scarlet-headed Blackbirds: anti-parasite adaptations or non-specific host life-history traits? // *J. Avian Biol.* — 1999. — Vol. 30, № 1. — PP. 15—22.
- Meschini A., Frascchetti F. Nidificazione di ghiandaia marina, *Coracias garrulus*, in un nido abbandonato di gruccione, *Merops apiaster* // *Riv. ital. ornitol.* — 1988. — Vol. 58, № 3—4. — PP. 198—200.
- Messerly E.H. Carolina Wren feeds fledgling Brown-headed Cowbird // *Bull. Oklahoma Ornithol. Soc.* — 1998. — Vol. 31. — PP. 34.
- Michocki J. Nietore problemy badan nad kukulka, *Cuculus canorus* L., w Polsce // *Przeegl. zool.* 1965. — B. 9, № 3. — S. 284—286.
- Middleton A.L.A. Effect of cowbird parasitism on American goldfinch nesting // *The Auk.* — 1977. — Vol. 94, № 2. — PP. 304—307.
- Middleton A.L., Prescott D.R.C. Polygyny, extra-pair copulations, and nest helpers in the chipping sparrow, *Spizella passerina* // *Can. Field-Natur.* — 1989. — Vol. 103, № 1. — PP. 61—64.
- Miles D.B. A record of brown-headed cowbird (*Molothrus ater*) nest parasitism of rufous-crowned sparrows (*Aimophila ruficeps*) // *Southwest. Natur.* — 1986. — Vol. 31, № 2. — PP. 253—254.
- Mills A.M. Size of host egg and egg size in Brown-headed Cowbirds // *Wilson Bull.* — 1987. — Vol. 99, № 3. — PP. 490—491.
- Miltschew B.P. Haherkuckuck (*Clamator glandarius*) — Brutvogel in Bulgarien // *J. Ornithol.* — 1992. — 133, № 1. — C. 86—88.
- Moksnes A., Røskaft E. Cuckoo host interactions in Norwegian mountain areas // *Ornis Scand.* — 1987. — Vol. 18. — PP. 168—172.
- Moksnes A., Røskaft E. Responses of fieldfares (*Turdus pilaris*) and bremblings *Fringilla montifringilla* by the cuckoo *Cuculus canorus* // *Ibis.* — 1988. — Vol. 130, № 4. — PP. 535—539.
- Moksnes A., Røskaft E., Braa A.T. Rejection behavior by Common Cuckoo hosts towards artificial brood parasite eggs // *The Auk.* — 1991. — Vol. 108. — PP. 348—354.
- Moksnes A. Egg recognition in chaffinches and bramblings // *Anim. Behav.* — 1992. — Vol. 44, № 5. — PP. 993—995.
- Moksnes A., Røskaft E. Responses of some rare Cuckoo hosts to mimetic model Cuckoo eggs and to foreign conspecific eggs // *Ornis Scand.* — 1992. — Vol. 23, № 1. — PP. 17—23.
- Moksnes A., Røskaft E., Bicik V., Honza M., Øien I.J. Cuckoo *Cuculus canorus* Parasitism on *Acrocephalus* Warblers in Southern Moravia in The Czech Republic // *J. Ornithol.* — 1993. — B. 134, № 4. — S. 425—434.
- Moksnes A., Røskaft E., Korsnes L. Rejection of cuckoo (*Cuculus canorus*) eggs by meadow pipits (*Anthus pratensis*) // *Behav. Ecol.* — 1993. — Vol. 4, № 2. — PP. 120—127.
- Moksnes A., Røskaft E. Egg-morphs and host preference in the common cuckoo (*Cuculus canorus*): an analysis of cuckoo and host eggs from European museum collections // *J. Zool., Lond.* — 1995. — Vol. 236. — PP. 625—648.
- Moksnes A., Røskaft E., Tysse T. On the evolution of blue Cuckoo eggs in Europe // *J. Avian Biol.* — 1995. — Vol. 26, № 1. — PP. 13—19.
- Moksnes A., Røskaft E., Hagen L.G., Honza M., Mørk C., Olsen P.H. Common Cuckoo *Cuculus canorus* and host behaviour at Reed Warbler *Acrocephalus scirpaceus* nests // *Ibis.* — 2000. — Vol. 142. — PP. 247—258.
- Møller A.P. Behavioural aspects of sperm competition in swallows (*Hirundo rustica*) // *Behaviour.* — 1987a. — Vol. 100, № 1—4. — PP. 92—104.
- Møller A.P. Mate guarding in the swallow *Hirundo rustica* // *Behav. Ecol. and Sociobiol.* — 1987b. — Vol. 21, № 2. — PP. 9—123.

- Møller A.P. Intraspecific nest parasitism and anti-parasite behavior in swallows, *Hirundo rustica* // Anim. Behav. — 1987c. — Vol. 35. — PP. 247—254.
- Møller A.P. Frequency of extra-pair paternity in birds estimated from, sex-differential heritability of tarsus length: reply to Lifjeld and Slagsvold's critique // Oikos. — 1989. — Vol. 56, № 2. — PP. 247—249.
- Møller A.P. Density-dependent extra-pair copulations in the swallow *Hirundo rustica* // Ethology. — 1991. — Vol. 87, № 3—4. — PP. 316—329.
- Møller A.P. Relative size of avian breeding territories and the risk of cuckoldry // Anim. Behav. — 1992. — Vol. 43, № 5. — PP. 860—861.
- Møller A.P., Birkhead T.R. A pairwise comparative method as illustrated by copulation frequency in birds // Amer. Natur. — 1992. — Vol. 139, № 3. — PP. 644—656.
- Moltoni E. Il cuculo dal ciuffo — *Clamator glandarius* (L.) — ha nidificato in Italia, ove si e fatto meno raro // Riv. Ital. ornithol. — 1965. — Vol. 35, № 3/4. — PP. 237—241.
- Moore O.R., Stutchbury B.J.M., Quinn J.S. Extra-pair mating system of an asynchronously breeding tropical songbird: The Mangrove Swallow // The Auk. — 1999. — Vol. 116, № 4. — P.1039—1046.
- Morrill S.B., Robertson R.J. Occurrence of extra-pair copulation in the tree swallow (*Tachycineta bicolor*) // Behav. Ecol. and Sociobiol. — 1990. — Vol. 26, № 4. — PP. 291—296.
- Morton E.S., Farabaugh S.M. Infanticide and other adaptations of the nestling Striped Cuckoo *Tapera naevia* // Ibis. — 1979. — Vol. 121, № 2. — PP. 212—213.
- Morton E.S., Forman L., Braun M. Extra-pair fertilizations and the evolution of colonial breeding in purple martins // The Auk. — 1990. — Vol. 107, № 2. — PP. 275—283.
- Moskal J., Marszałek J. Effect of habitat and nest distribution on the breeding success of the great crested grebe *Podiceps cristatus* on Lake Zarnowieckie // Acta ornithol. — 1986. — Vol. 22, № 2. — PP. 147—158.
- Moskat C., Fuisz T.I. Reactions of Red-backed Shrikes *Lanius collurio* to artificial Cuckoo *Cuculus canorus* eggs // J. Avian Biol. — 1999. — Vol. 30, № 2. — PP. 175—181.
- Mroczkiewicz D. Kukulka, *Cuculus canorus* (L.), w gnieździe szpaka, *Sturnus vulgaris* (L.) // Przegląd Zool. — 1961. — Vol. V, № 3. — PP. 240—241.
- Müller E.J. Schnelle Legefolge bei der Haubenlerche (*Galerida cristata*)? Oder: Wie oft legen Haubenlerchen in fremde Nester? // Zool. Abh. Staatl. Mus. Tierk. Dresden. — 1989. — Vol. 44, №2. — PP. 133—136.
- Muma K.E., Ankney C.D. Variation in weight and composition of red-winged black-bird eggs // Can. J. Zool. — 1987. — Vol. 65, № 3. — PP. 605—607.
- Mundy P.J. Vocal mimicry of their hosts by nestlings of the great cuckoo and striped crested cuckoo // Ibis. — 1973. — Vol. 115, № 4. — PP. 602—604.
- Mundy P.J., Cook A.W. Observations on the breeding of the Pied Crow and Great Spotted Cuckoo in northern Nigeria // Ostrich. — 1977. — Vol. 48, № 3—4. — PP. 72—84.
- Murphy M.T. Brood parasitism of Eastern Kingbirds by Brown-headed Cowbirds // The Auk. — 1986. — Vol. 103, № 3. — PP. 626—628.
- Nakamura H., Kubota S., Kobayashi H., Suzuki R. Coevolution between the cuckoo and the azure-winged magpie: rapid development of counter adaptation by a new host // 22nd Int. Ethol. Conf., Kyoto, 22—29 Aug. — 1991: Abstr., [Kyoto], [1991]. PP. 25.
- Nakamura M. Multiple mating and cooperative breeding in polygynandrous alpine accentors. II Male mating tactics // Anim. Behav. — 1998. — Vol. 55, № 2. — PP. 277—289.
- Narita A. Pair and extra-pair copulation in the Black-tailed Gull *Larus crassirostris* // Strix. — 1999. — Vol. 17. — PP. 101—110.
- Naurois R. The Emerald Cuckoo of Sao Tome and Principe islands (Gulf of Guinea) // Ostrich. — 1979. — Vol. 50, № 2, 88—93.
- Nawrocki P. Możliwość okreslenia kolejności znoszenia jaj w obrębie legu mewy pospolitej (*Larus canus*) na podstawie cech plamkowania skorupy jaj // Not. ornitol. — 1989. — Vol. 30, № 1—2. — PP. 73—77.
- Nee S., May R.M. Population—level Consequences of Conspecific Brood Parasitism in Birds and Insects // J. of Theor. Biol. — 1993. — Vol. 161, № 1. — PP. 95—109.
- Negro J.J., Villarreal M., Tella J.L., Kuhnlein U., Hiraldo F., Donazar J.A., Bird D.M. DNA fingerprinting reveals a low incidence of extra-pair fertilizations in the lesser kestrel // Anim. Behav. — 1996. — Vol. 51, № 4. — PP. 935—943.
- Netschajew V.A. Zur Biologie des Kleinen Kuckucks im Ussurigebiet // Falke. — 1977. — B. 24, № 11. — S. 366—371.
- Neudorf D.L., Sealy S.G. Sunrise nest attentiveness in cowbird hosts // The Condor. — 1994. — Vol. 96, № 1. — PP. 162—169.
- Neufeldt I. Life history of the Indian Cuckoo *Cuculus micropterus micropterus* Gould, in the Soviet Union // J. Bombay Natur. Hist. Soc. — 1966. — Vol. 63, № 2. — PP. 399—419.
- Nicolai J. Ressen- und Artbildung in der Viduinengattung *Hypochoera*. I. *Hypochoera funerea purpurascens* Reichenow — Brutparasit beim Dunkelroten Amaranthen *Lagonosticta rubricata* (Lichtenstein) // J. Ornithol. — 1967. — B. 108, № 3. — S. 309—319.
- Nicolai J. Beobachtungen für Paradieswitwen (*Steganura paradisea* L., *Steganura*

- obtusa* Chapin) und der Strohwitwe (*Tetraenu-
ra fischeri* Reichenow) in Ostafrika // J. Ornithol. — 1969. — B. 110, № 4. — S. 421—447.
- Nicolai J. Mimicry in parasitic birds // Scient. Amer. — 1974. — Vol. 231, № 4. — PP. 93—98.
- Nicolai J. Der Rotmaskenastrild (*Pytilia hypogrammica*) als Wirt der Togo—Paradieswitwe (*Steganura togoensis*) // J. Ornithol. — 1977. — B. 118, № 2. — S. 175—188.
- Nicolai J. Brutparasitismus der Glanzwitwe (*Vidua hypocherina*) // J. Ornithol. — 1989. — B. 130, № 4. — S. 423—434.
- Nicolai J. Vom Buntastrild (*Pytilia melba*) und seinen Brutparasiten // Gefied. Welt. — 1991. — B. 115, № 11. — S. 369—372.
- Nolan V.Jr., Thompson Ch.F. The occurrence and significance of anomalous reproductive activities in two North American non-parasitic cuckoos *Coccyzus spp.* // Ibis. — 1975. — Vol. 117, № 4. — PP. 496—503.
- Norman R.F., Robertson R.J. Nest-searching behavior in the Brown-headed Cowbird // The Auk. — 1975. — Vol. 92, № 3. — PP. 610—611.
- Norton R.L. Extra-egg clutches and interspecific egg-dumping of the roseate tern (*Sterna dougallii*) in the West Indies // Fla. Field. Natur. — 1988. — Vol. 16, № 3. — PP. 67—70.
- O'Connor R.J. Juvenile Cuckoo apparently imitating Meadow Pipit's call // British Birds. — 1962. — Vol. 55, № 11. — PP. 481.
- Oatley T.B. Robin hosts of the Redchested Cuckoo in Natal // Ostrich. — 1970. — Vol. 41, № 4. — PP. 232—236.
- Oatley T.B. Egg of two Cuckoo Genera in one nest, and a new host for Emerald Cuckoo // Ostrich. — 1980. — Vol. 51, № 2. — PP. 126—127.
- Øien I.J., Moksnes A., Røskaft E. Evolution of variation in egg color and marking pattern in European passerines: adaptations in a coevolutionary arms race with the cuckoo, *Cuculus canorus* // Behav. Ecol. — 1995. — Vol. 6, № 2. — PP. 166—174.
- Øien I.J., Honza M., Moksnes A., Røskaft E. The risk of parasitism in relation to the distance from reed warbler nests to cuckoo perches // J. Anim. Ecol. — 1996. — Vol. 65, № 2. — PP. 147—153.
- Øien I.J., Moksnes A., Røskaft E., Honza M. Costs of Cuckoo *Cuculus canorus* parasitism to Reed Warblers *Acrocephalus scirpaceus* // J. Avian Biol. — 1998. — Vol. 29, № 3. — PP. 209—215.
- Ölschlegel H. Die Wirtsvögel des Kuckucks, *Cuculus canorus* L., im Plothener Teichgebiet // Thüring. ornithol. Mitt. — 1984. — № 32. — S. 67—71.
- Orell M., Rytönen S., Launonen V., Welling P., Koivula K., Kumpijlainen K., Bachmann L. Low frequency extra-pair paternity in the Willow Tit *Parus montanus* as revealed by DNA fingerprinting // Ibis. — 1997. — Vol. 139. — PP. 562—565.
- Ortega C.P., Cruz A. Mechanisms of Egg Acceptance by Marsh—Dwelling Blackbirds // The Condor. — 1988. — Vol. 90, № 2. — PP. 349—358.
- Ortega C.P. Cowbirds and Other Brood Parasites. The University of Arizona Press, Tucson. — 1998. — 371 pp.
- Ortega C.P., Ortega J.C. Effects of Brown-Headed Cowbirds on the nesting success of Chipping Sparrows in Southwest Colorado // The Condor. — 2001. — Vol. 103, № 1. — PP. 127—133.
- Ortega J.C., Ortega C.P., Cruz A. Does brown-headed cowbird egg coloration influence red-winged blackbird responses towards nest contents? // The Condor. — 1993. — Vol. 95, № 1. — PP. 217—219.
- Otter K., Ratcliffe L., Boag P.T. Extra-pair paternity in the Black-capped Chickadee // The Condor. — 1994. — Vol. 96. — PP. 218—222.
- Ottow J., Duve G. Zur Kenntnis der Fortpflanzung von *Chrysococcyx caprius* und *Cuculus canorus gularis* in Sud-Africa // J. Ornithol. — 1965. — Vol. 106, № 4, SS. 431—439.
- Ohara H., Yamagishi S. A helper at the nest of the short-tailed bush warbler *Cettia squameiceps* // J. Yamashina Inst. Ornithol. — 1985. — Vol. 17, № 2. — PP. 67—73.
- Palomino J.J., Martin-Vivaldi M. Relationships between the common cuckoo and the Rufous Bush Robin // J. Ornithol. — 1994. — Vol. 135, № 3. — PP. 135.
- Palomino J.J., Martin-Vivaldi M., Soler M., Soler J.J. Females are responsible for ejection of cuckoo eggs in the rufous bush robin // Anim. Behav. — 1998. — Vol. 56, № 1. — PP. 131—136.
- Parker T.H. Responses of Bell's vireos to brood parasitism by the Brown-headed cowbird in Kansas // Wilson Bull. — 1999. — Vol. 111, № 4. — PP. 499—504.
- Parr R. Sequential polyandry by Golden Plovers // Br. Birds. — 1992. — Vol. 85. — PP. 309.
- Paulussen W. Nieuwe gegevens over de eieren, de waarden en de biologie van de koekeek, *Cuculus canorus* L. // Gerfaut. — 1957. — Vol. 47, № 4. — PP. 241—258.
- Payne R.B. Interspecific communication signals in parasitic birds // Amer. Natur. — 1967. — Vol. 101, № 921. — PP. 363—375.
- Payne R.B. *Vidua obtusa* in the Transvaal, South Africa // Bull. Brit. Ornithol. Club. — 1967. — Vol. 87, № 6. — PP. 93—95.
- Payne R.B. Nest parasitism and display of Chestnut Sparrows in a colony of Grey-capped Social Weavers // Ibis. — 1969. — Vol. 3, № 111. — PP. 300—307.
- Payne R.B. Individual laying histories and the clutch size and numbers of eggs of parasitic

- Cuckoos // *The Condor*. — 1973. — Vol. 75, № 4. — PP. 414—438.
- Payne R.B. Juvenile plumage's of *Cuculus canorus* and *Cuculus gularis* in Africa // *Bull. Brit. Ornithol. Club*. 1977a. — Vol. 97, № 2. — PP. 48—51.
- Payne R.B. Clutch size, egg size, and the consequences of single vs. multiple parasitism in parasitic finches // *Ecology*. — 1977b. — Vol. 58, № 3. — PP. 500—513.
- Payne R.B. The ecology of brood parasitism in birds // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* — 1977c. — Vol. 8. — PP. 1—28.
- Payne R.B. Species Limits in the Indigo-birds (*Ploceidae*, *Vidua*) of West Africa: Mouth Mimicry, Song Mimicry and Description of new Species / Miscellaneous publications museum of Zoology, University of Michigan. — 1982. — № 162. — 96 p.
- Payne R.B., Payne L.L., Nhlane M.E.D., Hustler K. Species status and distribution of the parasitic indigo-birds *Vidua* in east and southern Africa: [Pap.] 8th Pan-Afr. Ornithol. Congr. Birds and Afr. Environ., Burundi. — 1992 // *Ann. Sci. zool. / Mus. roy. Afr. cent.* — 1993. — Vol. 268. — PP. 40—52.
- Payne R.B. Brood-parasitic indigobirds, song mimicry and foster species associations: Select. Contrib. 21st Int. Ornithol. Congr., Vienna, 20—25 Aug. — 1994 // *J. Ornithol.* — 1994. — Vol. 135, № 3. — PP. 135.
- Payne R.B., Payne L.L. Song mimicry and association of brood—parasitic indigobirds (*Vidua*) with Dybowski's twinspace (*Eustichospiza dybowskii*) // *The Auk*. — 1995. — Vol. 112, № 3. — PP. 649—658.
- Payne R.B. Family *Cuculidae* (Cuckoos). Handbook of the Bird of the World. Edited by J. Hoyo, A. Elliot, J. Sargatal. 1997. — Vol. 4, Lynx Edicions, Barcelona. — PP. 508—607.
- Payne R.B., Payne L.L., Woods J.L. Song learning in brood-parasitic indigobirds *Vidua chalybeata*: song mimicry of the host species // *Anim. Behav.* — 1998. — Vol. 55, № 6. — PP. 1537—1553.
- Payne R.B., Payne L.L., Woods J.L., Sørensen M.D. Imprinting and the origin of parasite-host species associations in brood-parasitic indigobirds, *Vidua chalybeata* // *Anim. Behav.* — 2000. — Vol. 59, № 1. — PP. 69—81.
- Payne R.B., Woods J.L., Payne L.L. Parental care in estrildid finches: experimental tests of a model of *Vidua* brood parasitism // *Anim. Behav.* — 2001. — Vol. 62, № 3. — PP. 473—483.
- Payne R.B., Hustler K., Stjernstedt R., Sefc K.M., Sørensen M.D. Behavioural and genetic evidence of a recent population switch to a novel host species in brood-parasitic indigobirds *Vidua chalybeata* // *Ibis*. — 2002. — Vol. 144. — PP. 373—383.
- Peer B.D., Bollinger E.K. Explanations for the Infrequent Cowbird Parasitism on Common Grackles' // *The Condor*. — 1997. — Vol. 99, № 1. — PP. 151—161.
- Peer B.D., Sealy S.G. Laying time of the Bronzed Cowbird // *Wilson Bull.* — 1999. — Vol. 111, № 1. — PP. 137—139.
- Peer B.D., Robinson S.K., Herkert J.R. Egg rejection by Cowbird hosts in Grasslands // *The Auk*. — 2000. — Vol. 117, № 4. — PP. 892—901.
- Peer B.D., Sealy S.G. Conspecific brood parasitism and egg rejection in Great-tailed Grackles *Quiscalus mexicanus* // *J. Avian Biol.* — 2000. — Vol. 31. — PP. 271—277.
- Perez-Rivera R.A. Parasitism by the Shiny Cowbird in the interior parts of Puerto Rico // *J. Field Ornithol.* — 1986. — Vol. 57, № 2. — PP. 99—104.
- Perrin de Brichambaut J. Le contribution de l'écologie à la connaissance de la biologie du coucou-geai *Clamator glandarius* // *Alauda*. — 1973. — Vol. 41, № 4. — PP. 353—361.
- Perrin de Brichambaut J. Mimétisme des aeuvs de Coucou gris *Cuculus canorus* // *Alauda*. — 1993. — Vol. 61, № 3. — PP. 161—172.
- Perrin de Brichambaut J. Le Comportement parasitaire du Coucou Gris *Cuculus canorus*: Comparaisons régionales, évolution dans le temps // *Alauda*. — 1997. — Vol. 65, № 2. — PP. 167—186.
- Perrins C.M. The short apparent incubation period of the Cuckoo // *Brit. Birds*. — 1967. — Vol. 60, № 1. — PP. 51—57.
- Petit L.J. Breeding biology of Prothonotary Warblers in Rivere Habitat in Tennessee // *Wilson Bull.* — 1989. — Vol. 101, № 1. — PP. 51—61.
- Petrassi F., Sorace A., Tanda F., Consiglio C. Mixed clutches of blue Tits *Parus caeruleus* and Great tits *Parus major* in nest boxes in Central Italy // *Ornis svecica* 1998. — Vol. 8, № 1—2. — PP. 49—52.
- Petrescu A., Beres I. The Cuckoo (*Cuculus canorus* L.) is parasiting a nest of fieldfare (*Turdus pilaris* L.) (*aves*) in Maramures (Romania) // *Trav. Mus. hist. natur. «Gr. Antipa»*. — 1997. — Vol. 37. — PP. 135—139.
- Petrinovich L., Patterson T. Cowbird Parasitism on the White-crowned Sparrow // *The Auk*. — 1978. — Vol. 95, № 2. — PP. 415—417.
- Picman J. Attempted nest parasitism of the Marsh Wren by a Brown-headed Cowbird // *The Condor*. — 1986. — Vol. 88, № 3. — PP. 381—382.
- Picman J., Belles-Isles J.-C. Evidence for intra-specific brood parasitism in the house wren // *The Condor*. — 1988. — Vol. 90, № 2. — PP. 513—514.
- Picman J. Mechanism of increased puncture resistance of eggs of Brown-headed Cowbirds // *The Auk*. — 1989. — Vol. 106, № 4. — PP. 577—583.
- Picman J., Pribil S., Picman A.K. The effect of intraspecific egg destruction on the

- strength of marsh wren eggs // *The Auk*. — 1996. — Vol. 113, № 3. — PP. 599—607.
- Picman J., Pribil S. Is greater eggshell density an alternative mechanism by which parasitic cuckoos increase the strength of their eggs? // *J. Ornithol.* — 1997. — Vol. 138, № 4. — PP. 531—541.
- Picman J., Honza M. Are House Wren *Troglodytes aëdon* eggs unusually strong? Test of the predicted effect of intraspecific egg destruction // *Ibis*. — 2002. — Vol. 144, № 2. — PP. 57—66.
- Pienkowski M.W., Evans P.R. Clutch parasitism and nesting interference between Shelducks at Aberlady Bay // *Wildfowl*. — 1982. — № 33. — PP. 159—163.
- Pierce E.P., Lifjeld J.T. High paternity without paternity-assurance behavior in the Purple Sandpiper, a species with high paternal investment // *The Auk*. — 1998. — Vol. 115. — PP. 602—612.
- Pierotti R., Bellrose Ch.A. Proximate and ultimate causation of egg size and the «third-chick disadvantage» in the Western Gull // *The Auk*. — 1986. — Vol. 103, № 2. — PP. 401—407.
- Pierotti R., Annett C.A. Hybridization and male parental investment in birds // *The Condor*. — 1993. — Vol. 95, № 3. — PP. 670—679.
- Pike O.G. An historic series of Cuckoo photographs // *Brit. Birds*. — 1959. — Vol. 52, № 7. — PP. 226—228.
- Pikula J., Beklová M. Die Oologie des Kuckucks (*Cuculus canorus*) in der ČSSR // *Prírodověd. pr. Úst. ČSAV, Praha*. — 1981. — Sv. 15, № 10. — 42 s.
- Pinxten R., Van Elsacker L., Verheyen R. F. Duration and temporal pattern of mate guarding in the Starling // *Ardea*. 1987. — Vol. 75. — PP. 263—269.
- Pinxten R., Eens M., Verheyen R. F. Polygyny in the European Starling // *Behaviour*. — 1989. — Vol. 111, № 1—4. — PP. 234—256.
- Pinxten R., Eens M., Verheyen R. F. Intermediate clutches in the Starling (*Sturnus vulgaris*): replacement clutches, additional clutches of polygynous males or late first clutches? // *J. Ornithol.* 1990. — Vol. 131, № 2. — PP. 141—150.
- Pinxten R., Eens M., Verheyen R. F. Responses of male starling to experimental intraspecific brood parasitism // *Belg. J. Zool.* — 1991. — Vol. 121, № 1. — PP. 37.
- Pinxten R., Hanotte O., Eens M., Verheyen R. F., Dhondt A.A., Burke T. Extra-pair paternity and intraspecific brood parasitism in the European starling, *Sturnus vulgaris*: evidence from DNA fingerprinting // *Animal Behaviour*. 1993. — Vol. 45, No. 4. — PP. 795—809.
- Piper W.H. Courtship, copulation, nesting behavior and brood parasitism in the Venezuelan Stripe-backed Wren // *The Condor*. — 1994. — Vol. 96. — PP. 654—671.
- Phijn J., Groothuis T. Biparental care and the basis for alternative bond-types among gulls, with special reference to Black-headed Gulls // *Ardea*. — 1985. — Vol. 73, № 2. — PP. 159—174.
- Pitman Ch. R. S. The breeding of the great spotted cuckoo *Clamator glandarius* L. in Iraq and a note on the Iraq eggs of the Kashmir magpie *Pica pica bactriana* // *Bull. Brit. Ornithol. Club*. 1963. — Vol. 83, № 1. P. 9—11.
- Pomarnacki L. Obserwacje legów kukułki (*Cuculus canorus* L.) // *Przegląd Zool.* — 1968. — Vol. XII, № 4. — PP. 419—422.
- Pomarnacki L. Kukułka znana i nieznaną // *Wszechświat*. — 1979. — № 9. — PP. 206—207.
- Pomiankowski A., Pagel M., Iwasa Y. Why do hosts accept cuckoo chicks? 6th Congr. Eur. Soc. Evol. Biol., Arnhem, 24—28 Aug. — 1997. — 1997.
- Post W., Wiley J.W. Reproductive interactions of the Shiny Cowbird and the yellow-shouldered Blackbird // *The Condor*. — 1977a. — Vol. 79, № 2. — PP. 176—184.
- Post W., Wiley J.W. The Shiny Cowbird in the West Indies // *The Condor*. — 1977b. — Vol. 79, № 1. — PP. 119—121.
- Post W. Boat-tailed Grackle lays eggs in abandoned nest containing eggs // *Wilson Bull.* — 1987. — Vol. 99, № 4. — PP. 724.
- Post W., Seals C. Common moorhen parasitizes a boat-tailed grackle nest // *Wilson Bull.* — 1989. — Vol. 101, № 3. — PP. 508—509.
- Post W., Nakamura T., Cruz A. Patterns of shiny cowbird parasitism in St. Lucia and southwestern Puerto Rico // *The Condor*. — 1990. — Vol. 92, № 2. — PP. 461—469.
- Post W. Dominance and mating success in male boat-tailed grackles // *Anim. Behav.* — 1992. — Vol. 44, № 5. — PP. 917—929.
- Power D.M. Parasitism of the Dwarf Vireo (*Vireo nanus*) by Cowbirds // *The Auk*. — 1966. — Vol. 83, № 3. — PP. 476—477.
- Power H.W., Litovich E., Lombardo M.P. Male starlings delay incubation to avoid begin cuckolded // *The Auk*. — 1981., Vol. 98, № 2. — PP. 386—389.
- Power H.W., Kennedy E.D., Romagnano L.C., Lombardo M.P., Hoffenberg A.S., Stouffer P.C., McGuire T.R. The parasitism insurance hypothesis: Why starlings leave space for parasitic eggs. // *The Condor*. — 1989. — Vol. 91, № 4. — PP. 753—765.
- Pöysä H. Association between conspecific nest parasitism and the timing of breeding in the Common Goldeneye *Bucephala clangula*: An alternative interpretation // *Ornis fenn.* — 1999. — Vol. 76, № 2. — PP. 89—92.
- Pöysä H. Conspecific nest parasitism is associated with inequality in nest predation risk in the common goldeneye (*Bucephala clangula*) // *Behav. Ecol.* — 1999a. — Vol. 10, № 5. — PP. 533—540.

- Pöysä H. Association between conspecific nest parasitism and the timing of breeding in the Common Goldeneye *Bucephala clangula*: an alternative interpretation // *Ornis Fennica*. — 1999b. — Vol. 76. — PP. 89–92.
- Pöysä H., Runko P., Ruusila V., Milonoff M. Identification of parasitized nests by using egg morphology in the Common Goldeneye: an alternative to blood sampling // *Journal of Avian biology*. Copenhagen. 2001. — Vol. 32. — PP. 79–82.
- Prevett J.P., Lief B.C., MacInnes C.D. Nest parasitism at McConnell River, N.W.T. // *Can. Field—Natur.* — 1972. — Vol. 86, № 4. — PP. 369–372.
- Price D.K., Collier G.E., Thompson C.F. Multiple parentage in broods of house wrens: Genetic evidence // *J. Hered.* — 1989. — Vol. 80, № 1. — PP. 1–5.
- Rahn H., Curran-Everett L., Booth D.T. Eggshell differences between parasitic and nonparasitic *Icteridae* // *The Condor*. — 1988. — Vol. 90, № 4. — PP. 962–964.
- Ralph C.P. Life style of *Coccyzus pumilus*, a tropical cuckoo // *The Condor*. — 1975. — Vol. 77, № 1. — PP. 60–72.
- Randler Ch. Avian hybridization, mixed pairing and female choice // *Anim. Behav.* — 2002. — Vol. 63, № 1. — PP. 103–119.
- Ratray B., Cooke F. Genetic modelling: an analysis of a colour polymorphism in the snow goose (*Anser caerulescens*) // *Zool. J. Linn Soc.* — 1984. — Vol. 80, № 4. — PP. 437–445.
- Redondo T., Arias de Reyna L. Vocal mimicry of hosts by great spotted Cuckoo *Clamator glandarius*: further evidence // *Ibis*. — 1988. — 130, № 4. — PP. 540–544.
- Reed R.A. Notes on the Red-chested Cuckoo in the Transvaal // *Ostrich*. — 1969. — Vol. 40, № 1. — PP. 1–4.
- Rees E.C., Hillgarth N. The breeding biology of captive Black-headed Ducks and the behavior of their young // *The Condor*. — 1984. — Vol. 86, № 3. — PP. 242–250.
- Reichholf J. Die Evolution des Brutparasitismus beim Kuckuck *Cuculus canorus* // *Verh. Ornithol. Ges. Bayern*. — 1982–1983. — B. 23, № 5–6, SS. 479–492.
- Renard A., Verheyen R. F. Intraspecific nest parasitism in the spotless starling (*Sturnus unicolor* Temm.) // *Abstr. 2nd Belg. Congr. Zool., Diepenbeek*, 1–16 Nov. — 1991 // *Belg. J. Zool.* — 1991. — Vol. 121, Suppl. № 1. — PP. 39–40.
- Reynolds R.T., Linkhart B. Extra-pair copulation and extra-range movements in Flammulated Owls // *Ornis scand.* — 1990. — Vol. 21, № 1. — PP. 74–77.
- Rich T., Rothstein S.I. Sage Thrashers reject Cowbirds eggs // *The Condor*. — 1985. — Vol. 87, № 4. — PP. 561–562.
- Richardson D.S., Jury F.L., Blaakmeer K., Komdeur J., Burke T. Parentage assignment and extra-group paternity in a cooperative breeder: the Seychelles warbler (*Acrocephalus sechellensis*) // *Molecular Ecology*. — 2001. — Vol. 10, № 9. — PP. 2263
- Richardson D.S., Burke T. Extrapair paternity and variance in reproductive success related to breeding density in Bullock's orioles // *Anim. Behav.* — 2001. Vol. 62. — № 3. — PP. 519–525.
- Riddiford N. Why do cuckoos *Cuculus canorus* use so many species of hosts? // *Bird Study*. — 1986. — Vol. 33, № 1. — PP. 1–5.
- Riedstra B.J. Twee vreemde broedgevalen bij de Bruine Kiekendief *Circus aeruginosus* // *Limosa*. — 1997. — Vol. 70, № 1. — PP. 33.
- Riley H.T., Bryant D.M., Carter R.E., Parkin D.T. Extra-pair fertilizations and paternity defence in house martins, *Delichon urbica* // *Anim. Behav.* — 1995. — Vol. 49, № 2. — PP. 495–509.
- Roberts N.Z. A survey of the habit of nest-appropriation. Part 1 // *Emu*. — 1955a. — Vol. 55, № 2. — PP. 110–126.
- Roberts N.Z. A survey of the habit of nest-appropriation. Part 1 // *Emu*. — 1955b. — Vol. 55, № 3. — PP. 173–184.
- Robertson G.J., Watson M.D., Cooke F. Frequency, timing and costs of intraspecific nest parasitism in the common eider // *The Condor*. — 1992. — Vol. 94, № 4 — PP. 871–879.
- Robertson G.J., Owen M.A., Rockwell R.F. Responses of snow geese to artificially induced hatching asynchrony and increased clutch size // *The Auk*. — 1995. — Vol. 112, № 3. — PP. 790–794.
- Robertson R.J., Norman R.F. Behavioral defenses to brood parasitism by potential hosts of the Brown-headed Cowbird // *The Condor*. — 1976. — Vol. 78, № 2. — PP. 166–173.
- Robertson R.J., Norman R.F. The function and evolution of aggressive host behavior towards the brown-headed cowbird (*Molothrus ater*) // *Can. J. Zool.* — 1977. — Vol. 55, № 3. — PP. 508–518.
- Robinson S.K., Thompson F.R., Donovan T.M., Whitehead D.R., Faaborg J. Regional forest fragmentation and the nesting success of migratory birds // *Science*. — 1995. — Vol. 267, № 5206. — PP. 1987–1990.
- Roche J.P., Glanz W.E. Nestling aggression and the evolution of brood parasitism in altricial birds // *Ethol. Ecol. and Evol.* — 1998. — Vol. 10, № 3. — PP. 287–292.
- Rohwer F.C., Freeman S. The distribution of conspecific nest parasitism in birds // *Can. J. Zool.* — 1989. — Vol. 67, № 2. — PP. 239–253.
- Rohwer S., Spaw C.D., Røskaft E. Costs to northern orioles of puncture-ejecting parasitic Cowbird eggs from their nests // *The Auk*. — 1989. — Vol. 106, № 4. — PP. 734–738.
- Romagnano L.C., McGuire T.R., Power H.W. Pitfalls and improved techniques in

- avian parentage studies // *The Auk*. — 1989. — Vol. 106. — PP. 129—136.
- Romagnano L.C., Hoffenberg A.S., Power H.W. Intraspecific brood parasitism in the European Starling // *Wilson Bull.* — 1990. — Vol. 102, № 2. — PP. 279—291.
- Rome A., Tomei P.E. Il Cuculo dal ciuffo — *Clamator glandarius* (L.) in Toscana // *Atti Soc. tosc. sci. natur. Mem.* — 1977. — Vol. 84. — PP. 151—160.
- Rørvik K.A. Inheritance of electrophoretic variants of serum esterase in Willow Ptarmigan (*Lagopus lagopus lagopus*) // *Hereditas*. — 1989. — Vol. 110, № 2. — PP. 127—131.
- Rose L.N. Breeding ecology of British pipits and their Cuckoo parasite // *Bird Study*. — 1982. — Vol. 29, № 1. — PP. 27—40.
- Røskaft E., Moksnes A., Korsnes L. What cues does meadow pipit use in order to make desertion decisions when parasitized by common cuckoos? // 22nd Int. Ethol. Conf., Kyoto, 22—29 Aug. — 1991: Abstr., [Kyoto], [1991], PP. 107.
- Røskaft E., Moksnes A., Stokke B.G., Moskát C., Honza M. The spatial habitat structure of host populations explains the pattern of rejection behavior in hosts and parasitic adaptations in cuckoos // *Behav. Ecol.* — 2002a. — Vol. 13, № 2. — PP. 163—168.
- Røskaft E., Moksnes A., Stokke B.G., Bicik V., Moskát C. Aggression to dummy Cuckoos by potential European Cuckoo hosts // *Behaviour*. — 2002b. — Vol. 139. — PP. 613—628.
- Røskaft E., Moksnes A., Meilvang D., Bicik V., Jemelíková J., Honza M. No evidence for recognition errors in *Acrocephalus* warblers // *J. Avian Biol.* — 2002c. — Vol. 33, № 1. — PP. 31—38.
- Rothstein S.I. Observation and experiment in the analysis of interactions between brood parasites and their hosts // *Amer. Natur.* — 1971. — Vol. 105, № 941. — PP. 71—74.
- Rothstein S.I. Mechanisms of avian egg-recognition: Do birds know their own eggs? // *Anim. Behav.* — 1975a. — Vol. 23, № 2. — PP. 268—278.
- Rothstein S.I. Evolutionary rates and host defences against avian brood parasitism // *Amer. Natur.* — 1975b. — Vol. 109, № 966. — PP. 161—176.
- Rothstein S.I. An experimental and teleonomic investigation of avian brood parasitism // *The Condor*. — 1975c, Vol. 77. — PP. 250—271.
- Rothstein S.I. Cowbird parasitism of the cedar waxwing and its evolutionary implications // *The Auk*. — 1976a. — Vol. 93, № 3. — PP. 498—509.
- Rothstein S.I. Experiments on defenses cedar waxwings use against Cowbird parasitism // *The Auk*. — 1976b. — Vol. 99, № 4. — PP. 675—691.
- Rothstein S.I. Cowbird parasitism and egg recognition of the Northern Oriole // *Wilson Bull.* — 1977. — Vol. 89, № 1. — PP. 21—32.
- Rothstein S.I. Mechanisms of avian egg-recognition: additional evidence for learned components // *Anim. Behav.* — 1978a. — Vol. 26, № 3. — PP. 953—958.
- Rothstein S.I. Geographical variation in the nestling coloration of parasitic cowbirds // *The Auk*. — 1978b. — Vol. 95, № 1. — PP. 152—160.
- Rothstein S.I. Mechanisms of avian egg recognition: which egg parameters elicit responses by rejecter species? // *Behav. Ecol. and Sociobiol.* — 1982a. — Vol. 11, № 4. — PP. 229—239.
- Rothstein S.I. Successes and failures in avian egg and nestling recognition with comments on the utility of optimality reasoning // *Amer. Zool.* — 1982b. — Vol. 22, № 3. — PP. 547—560.
- Rothstein S.I. Geographic trends in host Defenses and in parasitism by the North American Brown-headed Cowbird // XVIII Congr. Intern. ornithol.: Abstr. of symp. and poster presentations. Moscow: Nauka. — 1982c. — PP. 107.
- Rothstein S.I., Verner J., Stevens E. Radio-tracking confirms a unique diurnal pattern of spatial occurrence in the parasitic brown-headed cowbird // *Ecology*. — 1984. — Vol. 65, № 1. — PP. 77—88.
- Rothstein S.I. An Experimental Test of the Hamilton-Orians hypothesis for the origin of avian Brood Parasitism // *The Condor*. — 1993. — Vol. 95. — PP. 1000—1005.
- Rowe D. L., Murphy M.T., Fleischer R.C., Wolf P.G. High Frequency of Extra-Pair Paternity in Eastern Kingbirds // *The Condor*. — 2001. — Vol. 103, № 4. — PP. 845—851.
- Rowley L., Russell E. «Philandering» — a mixed mating strategy in the splendid fairy-wren *Malurus splendens* // *Behav. Ecol. and Sociobiol.* — 1990. — Vol. 27, № 6. — PP. 431—437.
- Royama T. Cuckoo hosts in Japan // *Bird Study*. — 1963. — Vol. 10, № 4. — PP. 201—202.
- Royama T. A model for the global variation of clutch size in birds // *Oikos*. — 1969. — Vol. 20, № 2. — PP. 562—567.
- Rukavina J. Cowbird flushes tanager from nest // *Loon*. — 1998. — Vol. 70. — PP. 120.
- Salt J.R. MacGillivray's and Black-throated Gray warblers compete to feed fledgling cowbird // *Brit. Columbia Birds*. — 1997. — № 7. — PP. 15—16.
- Saluri R. Võõraste liikide munadest veelindude pesades Eesti läänesaartel // *Loodusuurijate seltsi aastaraamat*. — 1961. — Tartu. — 1962. — Köide 54. — PP. 216—222.
- Salzen E.A., Cornell J.M. Self-perception and species recognition in birds // *Behaviour*. — 1968. — Vol. 30, № 1. — PP. 44—65.

- Sandell M.I., Smith H.G. Female aggression in the European starling during the breeding season // *Animal Behaviour* Vol. 53, No. 1. — 1997. — PP. 13—23.
- Sandell M.I., Diemer M. Intraspecific brood parasitism: a strategy for floating females in the European starling // *Animal Behaviour* Vol. 57, №1. — 1999. — PP. 197—202.
- Sargent R.A., Kilgo J.C., Chapman B.R., Miller K.V. Nesting success of Kentucky and Hooded Warblers in bottomland forests of South Carolina // *Wilson Bull.* — 1997. — Vol.109, № 2. — PP. 233—238.
- Saurola P.L. Pair bond in the Finnish Ural and Tawny Owls *Strix aluco* and *S. uralensis* // *Ostrich.* — 1998. — Vol. 69, № 3—4. — P. 335.
- Sayler R.D. Ecology and evolution of brood parasitism in waterfowl // *Ecology and management of breeding waterfowl* (Batt B.D.J., Afton A.D., Anderson M.G., Ankney C.D., Johnson D.H., Kadlec J.A., Krapu G.L. editors). — Minneapolis: University of Minnesota Press. — 1992. — PP. 290—322.
- Schaffner F.C. Egg Recognition by Elegant Terns (*Sterna elegans*) // *Colon. Waterbirds.* — 1990. — Vol. 13, № 1. — PP. 25—30.
- Scheibner R. Die Besonderheiten der Vogelgaugen // *DOZ.* — 1999. — B. 54, № 1. — S. 32—39.
- Schifferli A. Über Legebeginn und Zweitbruten beim Star (*Sturnus vulgaris*) in der Schweiz. // *Ornith. Beob.* — 1957. — Vol.54, № 1. — s.1—8.
- Schlapfer A. Matying strategies in water Pipits *Anthus spinoletta*: Breeding synchrony. Does it influence options for polygyny, EPC's and egg-dumping? // *Journal fur Ornithologie.* — 1994. — Vol. 135, № 3. — PP. 110.
- Schmutz J.A. Ring-necked Pheasant parasitism of Wild Turkey nests // *Wilson Bull.* — 1988. — Vol. 100, №3. — PP. 508—509.
- Schneider W. Der Star/Die neue Brehm-Bucherei 248, Wittenberg—Lutherstadt. — 1972. — 127 s.
- Schröpel M., Puschmann W. Zum stimmlichen Wiedererkennen von Mutter und Jungvogel bei Rosaflamingos (*Phoenicopiterus ruber roseus*) // *Felis.* — 1988. — B. 6. — S. 33—38.
- Schulze-Hagen K. Der Bruterfolg beim Sumpfrohrsänger (*Acrocephalus palustris*) // *Charadrius.* — 1983. — B. 19, № 1. — S. 36—45.
- Schulze-Hagen K. Parasitierung und Brutverluste durch den Kuckuck (*Cuculus canorus*) bei Teich- und Sumpfrohrsänger (*Acrocephalus scirpaceus*, *A. palustris*) in Mittel- und Westeuropa // *J. Ornithol.* — 1992. — B. 133, № 3. — S. 237—242
- Schulze-Hagen K., Leisler B., Winkler H. Breeding success and reproductive strategies of two *Acrocephalus* warblers // *J. Ornithol.* — 1996. B.137, № 2. — S. 181—192.
- Scott D.M. Cowbird parasitism on the Gray Catbird at London, Ontario // *The Auk.* — 1977. — Vol. 94, № 1. — PP. 18—27.
- Scott D.M. Using sizes of unovulated follicles to estimate the laying rate of the brown-headed cowbird // *Can. J. Zool.* — 1978. — Vol. 38, № 10. — PP. 2230—2234.
- Scott D.M. Ankney C.D. Evaluation of a method for estimating of brown-headed cowbirds // *The Auk.* — 1979. — Vol. 96, № 3. — PP. 483—488.
- Scott D.M., Ankney C.D. Fecundity of the Brown-headed cowbird in southern Ontario // *The Auk.* — 1980. — Vol. 97, № 4. — PP. 677—683.
- Scott D.M., Ankney C.D. The laying cycle of brown-headed cowbirds: passerine chickens? // *The Auk.* — 1983. — Vol. 100, № 3. — PP. 583—592.
- Scott D.M. The time of day of egg laying by the Brown-headed Cowbird and other icterines // *Can. J. Zool.* — 1991. — Vol. 69, № 8. — PP. 2093—2099.
- Scott D.M., Weatherhead P.J., Ankney C.D. Egg-eating by female Brown-headed Cowbirds // *The Condor.* — 1992. — Vol. 4, № 3. — PP. 579—584.
- Scott D.M., Lemon R.E. Differential reproductive success of Brown-Headed Cowbirds with Northern Cardinals and three other hosts // *The Condor.* — 1996. — Vol. 98, № 2. — PP. 259—271.
- Scott T.W. Growth and age determination of nestling Brown-headed Cowbird // *Wilson Bull.* — 1979. — Vol. 91, № 3. — PP. 464—466.
- Scott T.W., Grumstrup-Scott J.M. Why do Brown-headed Cowbirds perform the head-down display? // *The Auk.* — 1983. — Vol. 100, № 1. — PP. 139—148.
- Sealy S.G. Removal of Yellow Warbler eggs in association with cowbird parasitism // *The Condor.* — 1992. — Vol. 94, № 1. — PP. 40—54.
- Sealy S.G., Neudorf D.L. Male Northern Orioles Eject Cowbird Eggs: Implications for the Evolution of Rejection Behavior // *The Condor.* — 1995. — Vol. 97, № 2. — PP. 369—375.
- Sealy S.G., Neudorf D.L., Hill D.P. Rapid laying by Brown-headed Cowbirds *Molothrus ater* and other parasitic birds // *Ibis.* — 1995. — Vol. 137, № 1. — PP. 76—84.
- Searcy W.A., Eriksson Dag, Lundberg Arne Deceptive behavior in pied flycatchers // *Behav. Ecol. and Sociobiol.* — 1991. — 29, № 3. — PP. 167—175.
- Sears J. Extra-pair copulation by breeding male Mute Swan. // *Br. Birds.* — 1992. — Vol. 85. — PP. 558—559.
- Sedgwick J.A., Knopf F.L. A high incidence of brown-headed cowbird parasitism of Willow Flycatchers // *The Condor.* — 1988. — Vol. 90, № 1. — PP. 253—256.

- Seel D.C. Migration of the northwestern European population of the cuckoo *Cuculus canorus*, as shown by ringing // *Ibis*. — 1977. — Vol. 119, № 3. — PP. 309—322.
- Seel D.C., Davis P.R.K. Cuckoos reared by unusual hosts in Britain // *Bird Study*. — 1981. — Vol. 28, № 3. — PP. 242—243.
- Seel D.C., Walton K.C., Wyllie I. Age of first breeding in the cuckoo // *Ibis*. — 1981. — Vol. 28, № 3. — PP. 211—214.
- Sellin D. Beobachtungen an einem „Zaunkönigkuckuck“ // *Falke*. — 1969. — № 7. — S. 238—241.
- Semel B., Sherman P.W. Dynamics of nest parasitism in Wood Ducks // *The Auk*. — 1986. — Vol. 103, № 4. — PP. 813—816.
- Semel B., Sherman P.W., Byers S.M. Effects of brood parasitism and nest-box placement on wood duck breeding ecology // *The Condor*. — 1988. — Vol. 90. — PP. 920—930.
- Semel B., Sherman P.W., Byers S.M. Nest boxes and brood parasitism in wood ducks a management dilemma. In: *Proceedings of the 1988 North American Wood Duck Symposium* (Ed. by L.H. Fredrickson, G.V. Burger, S.P. Havera, D.A. Graber, R.E. Kirby, T.S. Taylor). — 1990. — St. Louis Privately Published. — PP. 163—170.
- Semel B., McGraw M. Ovarian follicles do not reveal laying histories of post-incubation Wood Ducks // *Wilson Bull.* — 1991. — Vol. 103, № 4. — PP. 703—705.
- Semel B., Sherman P.W. Alternative placement strategies for wood duck nest boxes // *Wildl. Soc. Bull.* — 1995. — Vol. 23. — PP. 463—471.
- Semel B., Sherman P.W. Intraspecific parasitism and nest-site competition in wood ducks // *Anim. Behav.* — 2001. — Vol. 61. — PP. 787—803.
- Serle W. The aberrant eggs of *Turdoides plebejus* in Nigeria and their relation to cooperative breeding and to victimisation by *Clamator* cuckoos // *Bull. Brit. Ornithol. Club.*, 1977. — Vol. 97., № 2. — PP. 39—41.
- Sermet E. La linotte *Carduelis cannabina* parasitee par le coucou // *Oiseaux*. — 1967. — Vol. 20, № 310. — PP. 17—20.
- Shaw P. The social behaviour of the pin-tailed whydah *Vidua macroura* in northern Ghana // *Ibis*. — 1984. — Vol. 126, № 4. — PP. 463—473.
- Shealer D.A., Zurovchak J.G. Three extremely large clutches of roseate tern eggs in the Caribbean // *Colon. Waterbirds*. — 1995. — Vol. 18, № 1. — PP. 105—107.
- Sheldon B.C. Sperm competition in the chaffinch: the role of the female // *Anim. Behav.* — 1994. — Vol. 47, № 1. — PP. 163—173.
- Sheldon B.C., Ellegren H. Offspring sex and paternity in the collared flycatcher // *Proc Roy Soc London. B.* — 1996. — Vol. 263, № 1373. — PP. 1017—1021.
- Sheldon B.C., Merila J., Qvarnstrom A., Gustafsson L., Ellegren H. Paternal genetic contribution of offspring condition predicted by size of male secondary sexual character // *Proc. Roy. Soc. London.* — 1997. — Vol. 264, № 1380. — PP. 297—302.
- Sheldon B.C. Revealing quantitative genetic relationships in sexual selection using molecular markers // *Ostrich*. — 1998. — Vol. 69, № 1—2. — P.61.
- Sheldon B.C., Ellegren H. Sexual selection resulting from extrapair paternity in collared flycatchers // *Anim. Behav.* — 1999. — Vol. 57, № 2. — PP. 285—298.
- Shields M.A. Internest displacement of White Ibis eggs // *Wilson Bull.* — 1987. — Vol. 99, № 2. — PP. 273—275.
- Short L.L., Horne J.F.M. Behavioral notes on the nest-parasitic afro-tropical honeyguides (*Aves: Indicatoridae*) // *Amer. Mus. Novit.* — 1985. — № 2825. — 46 pp.
- Short L.L., Horne J.F.M. Order *Piciformes, Indicatoridae*/The Birds of Africa. Edited by C.H. Fry. — S. Keith, E.K. Urban. 1988. — Vol. 3, Academic Press, Harcourt Brace Jovanovich Publishers. London, San Diego, New York, Boston, Sydney, Tokyo, Toronto. — PP. 486—512.
- Shugart G.W. A Cue-isolation experiment to determine if Caspian tern parents learn their offspring's down color // *Ethology*. — 1990. — Vol. 84, № 2. — PP. 155—161.
- Sitari H., Honkavaara J., Vitala J. Ultraviolet reflection of berries attracts foraging birds. A laboratory study with redwings (*Turdus iliacus*) and bilberries (*Vaccinium myrtillus*) // *Proc. Roy. Soc. London.* — 1999. — Vol. 266, № 1433. — PP. 2125—2129.
- Simmons R. Copulation patterns of African marsh harriers: evaluating the paternity assurance hypothesis // *Anim. Behav.* — 1990. — 40, № 6. — PP. 151—157.
- Sims M.E., Ball G.F., Cheng M.F. Sperm competition after sequential mating in the Ringed Turtle-Dove // *The Condor*. — 1987. — 89, № 1. — PP. 112—116.
- Siroki Z. Költésparazitizmusra való hajlam a Napoleon szövpintynel (*Euplectes afra*) fogságban // *Aquila*. — 1973—1974 (1975), 80—81. — PP. 185—187.
- Skead C.J. Jacobin crested cuckoo *Clamator jacobinus* (Boddaert) parasitising the fork-tailed drongo *Dicrurus adsimilis* // *Ostrich*. — 1962. — Vol. 33, № 2. — PP. 72—73.
- Skead C.J. Two greater honey guide *Indicator indicator* chicks in the nest of the Greater Striped Swallow *Cecropis cucullata* // *Ostrich*. — 1970. — Vol. 41, № 3. — PP. 217—218.
- Slagsvold T. On the origin and rarity of interspecific nest parasitism in birds // *Amer. Natur.* — 1998. — Vol. 152, № 2. — PP. 264—272.
- Slagsvold T., Hansen B.T. Sexual imprinting and the origin of obligate brood parasitism

- in birds // *Am. Nat.* — 2001. — Vol. 158, № 4. — PP. 354–367.
- Smiseth P.T., Amundsen T. Female Bluethroats (*Luscinia s. svecica*) regularly visit territories of extrapair males before egg laying // *The Auk.* — 1995. — Vol. 112, № 4. — PP. 1049–1053.
- Smith G.C. Observations of crested terns with an experimentally added egg in the nest // *Corella.* 1992. — Vol. 16, № 2. PP. 38.
- Smith H.G., Ottosson U., Sandell M. Intrasexual competition among polygynously mated female starlings (*Sturnus vulgaris*) // 4th Int. Behav. Ecol. Congr., Princeton, N. J., 17–22 Aug. — 1992 Abstr. — Princeton (N. J.). — 1992.
- Smith H.G., Schants von T. Extra-pair paternity in the European Starling: The effect of polygyny // *The Condor.* — 1993. — Vol. 95. — PP. 1006–1015.
- Smith H.G., Wennerberg L., Schants von T. Sperm competition in the European starling (*Sturnus vulgaris*): An experimental study of mate switching // *Proc. Roy. Soc. London. B.* — 1996. — Vol. 263, № 1371. — PP. 797–801.
- Smith J.N.M. Cowbird parasitism, host fitness, and age of the host female in an island song sparrow population // *The Condor.* — 1981. — Vol. 83, № 2. — PP. 152–161.
- Smith J.N.M., Arcese P., McLean I.G. Learned recognition of a natural enemy. The brown-headed cowbird, by wild song sparrows // *Proc. 18th Int. Ethol. Conf., Brisbane, 29 Aug.* — 6 Sept. — 1983. Abstr. — S. 1. — PP. 266.
- Smith J.N.M., Jongejan G.J., Arcese P., Taitt M.J. Nest-destruction by brown-headed cowbirds: a way to enhance reproductive prospects? // 4th Behav. Ecol. Congr., Princeton, N. J., 17–22 Aug. — 1992: Abstr., Princeton (N. J.). — 1992.
- Smith L.H. Feeding of young pallid cuckoo by four passerine species // *Austral. Bird Watcher.* — 1989. — Vol. 13, № 3. — PP. 99–100.
- Smith S.M. Extra-pair copulations in black-capped chickadees: The role of the female // *Behaviour.* — 1988. — Vol. 107, № 1–2. — PP. 15–23.
- Sodhi N.S. Pair copulations, extra-pair copulations, and intraspecific nest intrusions in Merlin // *The Condor.* — 1991. — Vol. 93, № 2. — PP. 433–437.
- Soha J.A., Marler P. A species-species acoustic cue for selective song learning in the white-crowned sparrow // *Anim. Behav.* — 2000. — Vol. 60, № 3. — PP. 297–306.
- Sokác S. Hniezdenie muchárika sivého (*Muscicapa striata*) v hniezde beloritky obyčajnej (*Delichon urbica*) // *Zb. Východosl. ornitol. klubu ZK ROH.* — 1984. — № 1. — PP. 61.
- Soler J.J., Soler M., Martínez J.G. Adaptive value of host-egg destruction behaviour in the great spotted cuckoo females // 4th Int. Behav. Ecol. Congr., Princeton, N. J., 17–22 Aug. — 1992: Abstr. — Princeton (N.J.). — 1992 — PP. W16.
- Soler M. Relationships between the Great Spotted Cuckoo *Clamator glandarius* and its corvid hosts in recently colonized area // *Ornis scand.* — 1990. — 21, № 3. — PP. 212–223.
- Soler M., Møller A.P. Duration of sympatry and coevolution between the great spotted cuckoo and its magpie host // *Nature.* — 1990. — Vol. 343, № 6260. — PP. 748–750.
- Soler M., Soler J.J. Growth end development of Great Spotted Cuckoos and their Magpie host // *The Condor.* — 1991. — 93, № 1. — PP. 49–34.
- Soler M., Palomino J.J., Martínez J.G., Soler J.J. Activity, survival, independence and migration of fledgling great spotted cuckoos // *The Condor.* — 1994. — Vol. 96, № 3. — PP. 802–805.
- Soler M., Palomino J.J., Martínez J.G., Soler J.J. Communal parental care by monogamous magpie hosts of fledgling great spotted cuckoos // *The Condor.* — 1995. — Vol. 97, № 3. — PP. 804–810.
- Soler M., Martínez J.G., Soler J.J. Effects of brood parasitism by the Great Spotted Cuckoo on the breeding success of the Magpie host: An experimental study // *Ardeola.* — 1996. — 43, № 1 — PP. 87–96.
- Soler M., Soler J.J., Martínez J.G. Great spotted cuckoos improve their reproductive success by damaging magpie host eggs // *Animal Behaviour.* — 1997. — Vol. 54, № 5, November. — PP. 1227–1233.
- Soler M., Soler J.J. Innate versus learned recognition of conspecifics in great spotted cuckoos *Clamator glandarius* // *Anim. Cogn.* — 1999. — № 2. — PP. 97–102.
- Soler M., Palomino J.J., Martín-Vivaldi M., Soler J.J. Lack of consistency in the response of Rufous-tailed Scrub Robins *Cercotrichas galactotes* towards parasitic Common Cuckoo eggs // *Ibis.* — 2000. — Vol. 142. — PP. 139–158.
- Someren G.R., Cunningham V. *Amadina fasciata* (Gmelin) as a «nest-parasite» // *Bull. Brit. Ornithol. Club.* — 1971. — Vol. 91, № 5. — PP. 135–137.
- Someren G.R., Cunningham V. *Vidua fischeri* (Reichenow) parasitic on *Granatina ianthinogaster* (Reichenow) // *J. E. Afr. Natur. Hist. Soc. and Nat. Mus.* — 1973. — № 139. — PP. 4
- Sonnemann P., Sjölander S. Effect of cross-fostering on sexual imprinting of the female zebra finch *Taeniopygia guttata* // *Z. Tierpsychol.* — 1977. — B. 45, № 4. — S. 337–348.
- Sorenson M.D. The functional significance of parasitic egg laying and typical nesting in redhead ducks: an analysis of individual beha-

- viour // *Anim. Behav.* 1991. 42, № 5. — PP. 771—796.
- Sørensen M.D. Comment: Why is conspecific nest parasitism more frequent in waterfowl than in other birds? // *Can. J. Zool.* — 1992. — Vol. 70. — PP. 1856—1858.
- Sørensen M.D. Parasitic egg laying in canvasbacks: frequency, success, and individual behavior // *The Auk.* — 1993. — Vol. 110, № 1. — PP. 57—69.
- Sørensen M.D. Evidence of conspecific nest parasitism and egg discrimination in the sora // *The Condor.* — 1995. — 97, № 3. — PP. 819—821.
- Sørensen M.D., Payne R.B. A single ancient origin of brood parasitism in African Finches: implications for host-parasite coevolution // *J. Org. Evolution.* — 2001. — Vol. 55, № 12. — PP. 2550—2567.
- Soukup S.S., Thompson C.F. Social mating system affects the frequency of extra-pair paternity in house wrens // *Anim. Behav.* — 1997. — Vol. 54, № 5. — PP. 1089—1105.
- Southern H.N. Mimicry in cuckoos' eggs // *Evolution as a Process.* Ed. J. Huxley, A.C. Hardy, E.B. Ford. London: Allan and Unwin. — 1954. — PP. 219—232.
- Spautz H. Common Yellowthroat brood parasitism and nest success vary with host density and site characteristics // *Stud. Avian Biol.* — 1999. — № 18. — PP. 218—228.
- Spaw C.D., Rohwer S. A comparative study of eggshell thickness in cowbirds and other passerines // *The Condor.* — 1987. — Vol. 89, № 2. — PP. 307—318.
- Speakman J.R. Mixed clutch of oystercatcher and lapwing eggs incubated by an oystercatcher // *Scot. Birds.* — 1987. — Vol. 14, № 3. — PP. 184—185.
- Spencer G.S. Incidental «egg dumping» by the House Wren in a Yellow Warbler nest // *Wilson Bull.* — 1989. — Vol. 101, № 3. — PP. 491—493.
- Stagg S.J. Parasitic birds of Kenton College, Nairobi // *EANHS Bull.* — 1973. — PP. 53—54.
- Steinbacher J. Bei Bingen 6. Nachweis des Häherkuckucks (*Clamator glandarius* (L.)) in Deutschland // *Natur und Mus. (BRD).* — 1972. — B. 102, № 10. — S. 387—388.
- Steyn P. Some notes on the breeding biology of the Striped Cuckoo // *Ostrich.* — 1973. — Vol. 44, № 3—4. — PP. 163—169.
- Steyn P., Howells W.W. Supplementary notes on the breeding biology of the Striped Cuckoo // *Ostrich.* — 1975. — Vol. 46, № 3—4. — PP. 258—260.
- Steyn P., Myburgh N. Redchested Cuckoo parasitizing Cape Siskin // *Ostrich.* — 1980. — Vol. 51, № 1. — PP. 53.
- Stjernstedt R. The viduines and brood parasitism // *Lambian Ornitol. Soc. Newslett.* — 1992. — № Jule. — PP. 68—69.
- Stokke B.G., Moksnes A., Røskaft E., Rudolfson G., Honza M. Rejection of artificial cuckoo (*Cuculus canorus*) eggs in relation to variation in egg appearance among reed warblers (*Acrocephalus scirpaceus*) // *Proc. R. Soc. Lond.* — 1999. — Vol. 266. — PP. 1483—1488.
- Stokke B.G. Coevolutionary adaptations in avian brood parasites and their hosts. Dr. Sci. thesis. Norwegian University of Science and Technology, Trondheim. — 2001.
- Stokke B.G., Honza M., Moksnes A., Røskaft E., Rudolfson G. Costs associated with recognition and rejection of parasitic eggs in two European passerines // *Behaviour.* — 2002. — Vol. 139. — PP. 629—644.
- Stokke B.G., Moksnes A., Røskaft E. Obligate brood parasites as selective agents for evolution of egg appearance in passerine birds // *Evolution.* — 2002. — Vol. 56, № 1. — PP. 199—205.
- Stoll R.J. Wild turkey egg laying in ruffed grouse nests // *Ohio J. Sci.* — 1992. — Vol. 92, № 3. PP. 70—71.
- Stouffer Ph.C., Romagnano L.C., Lombardo M. P., Hoffenberg A.S., Power H.W. A case of communal nesting in the European Starling // *The Condor.* — 1988. — Vol. 90, № 1. — PP. 241—245.
- Stouffer Ph.C., Power H.W. Density effects on asynchronous hatching and brood reduction in European Starlings // *The Auk.* — 1990. — Vol. 107, № 2. — PP. 359—366.
- Strausberger B.M., Ashley M.V. Community-wide patterns of parasitism of a host «generalist» brood-parasitic cowbird // *Oecologia.* — 1997. — Vol. 112. — PP. 254—262.
- Strausberger B.M. Evident Nest-Searching Behavior of Female Brown-headed Cowbirds While Attended by Males // *Wilson Bull.* — 1998a. — Vol. 110, № 1. — PP. 133—136.
- Strausberger B.M., Horning M.E. Responses of Nesting Song Sparrows (*Melospiza melodia*) and Red-Winged Blackbirds (*Agelaius phoeniceus*) to Models of Parasitic Cowbirds and Nonthreatening Towhees // *Bird Behav.* — 1998. — Vol. 12. — PP. 71—78.
- Strausberger B.M. Temperature, egg mass, and incubation time: a comparison of Brown-headed Cowbirds and Red-winged Blackbirds // *The Auk.* — 1998b. — Vol. 115, № 4. — PP. 843—850.
- Strausberger B.M. Temporal patterns of host availability, brown-headed cowbird brood parasitism, and parasite egg mass // *Oecologia.* — 1998c. — Vol. 116. — PP. 267—274.
- Strausberger B.M. The relationship of habitat and spatial distribution of nests with Brown-Headed Cowbird parasitism of Red-Winged Blackbirds // *Wilson Bull.* — 2001. — Vol. 113, № 2. — PP. 129—133.
- Strausberger B.M., Ashley M.V. Eggs yield nuclear DNA from egg-laying female cow-

- birds, their embryos and offspring // *Conserv. Genetics*. — 2001. — № 2. — PP. 385—390.
- Strausberger B.M., Burhaus D.E. Nest Desertion by Field Sparrows and its Possible Influence on the Evolution of Cowbird Behavior // *The Auk*. — 2001. — Vol. 118, № 3. — PP. 770—776.
- Strausberger B.M. The effects of habitat and spatial distribution of nests on Brown-Headed Cowbird parasitism of Red-Winged Blackbirds // *The Condor*. — 2002. — in press.
- Stribley J.M., Haufler J.B. Landscape effects on Cowbird occurrences in Michigan: Implications to research needs in forests of the inland West // *Stud. Avian Biol.* — 1999. — № 18. — PP. 68—72.
- Stutchbury B.J., Ogden L.J. Fledgling adoption in hooded warblers (*Wilsonia citrina*): Does extrapair paternity play a role? // *The Auk*. — 1996. — Vol. 113, № 1. — PP. 218—220.
- Stutchbury B.J.M. Effects of female Cowbird removal on reproductive success of hooded warblers // *Wilson Bull.* — 1997. — Vol. 109, № 1. — PP. 74—81.
- Stutchbury B.J.M. Extra-pair mating effort of male hooded warblers, *Wilsonia citrina* // *Animal Behaviour*. — 1998. — Vol. 55, № 3. — PP. 553—561.
- Stutchbury B.J.M., Morton E.S., Piper W.H. Extra-pair mating system of a synchronously breeding tropical songbird // *J. Avian Biol.* — 1998. — Vol. 29, № 1. — PP. 72—78.
- Sukhanova O.V. Nesting Ecology of the Tufted Duck (*Aythya fuligula*) and the Pochard (*Aythya ferina*) in Central Russia // *Gibier Faune Sauvage, Game Wildl.* — Vol. 13, Juin 1996. — PP. 709—722.
- Sundberg J., Dixon A. Old, colourful male yellowhammers, *Emberiza citrinella*, benefit from extra-pair copulations // *Animal Behaviour*. — 1996. — Vol. 52, № 1. — PP. 113—122.
- Suul J. Skjaeregjøko-en ny art for Norge // *Sterna*. — 1976. — B. 15, № 1. — S. 33—36.
- Takasu F. Why do all host species not show defense against avian brood parasitism: evolutionary lag or equilibrium? // *Amer. Natur.* — 1998a. — Vol. 151, № 2. — PP. 193—205.
- Takasu F. Modelling the arms race in avian brood parasitism // *Evol., Ecology*. — 1998b, № 12. — PP. 969—987.
- Takasu F., Kawasaki K., Nakamura H., Cohen J.E., Shigesada N. Modeling the population dynamics of a cuckoo-host association and the evolution of host defenses // *Amer. Natur.* — 1993. — Vol. 142, № 5. — PP. 819—839.
- Talent L.G., Krapu G.L., Jarvis R.L. Effects of redhead nest parasitism on mallards // *Wilson Bull.* — 1981. — Vol. 93, № 4. — PP. 562—563.
- Tammes P.M.L. Bird's egg shells, colour prints of nature // *Ardea*. — 1964. — Vol. 52, № 1—2. — PP. 99—110.
- Tarboton W. Aspects of the biology of *Jynx ruficollis* // *Ostrich*. — 1976. — Vol. 47, № 2—3. — PP. 99—112.
- Tarof S.A., Stutchbury B.J.M., Piper W.H., Fleischer R.C. Does breeding density covary with extra-pair fertilizations in Hooded Warblers? // *J. Avian Biol.* — 1998. — Vol. 29, № 2. — PP. 145—154.
- Taylor E.L., Blanche D., Groth D., Wetherall J.D., Martin G.B. Genetic evidence for mixed parentage in nests of the Emu (*Dromaius novaehollandiae*) // *Behav. Ecol. Sociobiol.* — 2000. — Vol. 47. — PP. 359—364.
- Taylor W.K. Additional records of Black-tailed Gnatcatchers parasitized by the dwarf Brown-headed Cowbird // *Amer. Midl. Nat.* — 1966. — Vol. 76, № 1. — PP. 242—243.
- Teather K.L., Robertson R.J. Female spacing patterns in brown-headed cowbirds // *Can. J. Zool.* — 1985. — Vol. 63, № 2. — PP. 218—222.
- Teather K.L., Robertson R.J. Pair bonds and factors influencing the diversity of mating systems in brown-headed cowbirds // *The Condor*. — 1986. — Vol. 88, № 1. — PP. 63—69.
- Telecky T.M. Multiple Parentage in the Permanently Monogamous Common Myna, *Acridotheres tristis* // *Pacif. Sci.* — 1988. — Vol. 42, № 1—2. — PP. 133—134.
- Temrin H. Deceit of mating status in passerine birds: An evaluation of the deception hypothesis // *Curr. Ornithol.* — 1991. — Vol. 8. — PP. 247—271.
- Teuschl Y., Taborsky B., Taborsky M. How do cuckoos find their hosts? The role of habitat imprinting // *Anim. Behav.* — 1998. — Vol. 56, № 6. — PP. 1425—1433.
- Tewksbury J.J., Martin T.E., Hejl S.J., Redman T.S., Wheeler F.J. Cowbirds in a western valley: Effects of landscape structure, vegetation, and host density // *Stud. Avian Biol.* — 1999. — № 18. — PP. 23—33.
- Thiede V.W. Offene Fragen um den Kuckuck (*Cuculus canorus*). Teil 5. // *Vogelwelt*. — 1987. — B. 108, № 5. — S. 186—189.
- Thompson C.F., Gottfried B.M. How do cowbirds find and select nests to parasitize // *Wilson Bull.* — 1976. — Vol. 88, № 4. — PP. 673—675.
- Thompson C.F., Gottfried B.M. Nest discovery and selection by brown-headed cowbirds // *The Condor*. — 1981. — Vol. 83, № 3. — PP. 268—269.
- Thompson F.R. Temporal and spatial patterns of breeding brown-headed cowbirds in the midwestern united states // *The Auk*. — 1994. — Vol. 111, № 4. — PP. 979—990.
- Titman R.D., Lowther J.K. Parasitism of mallard nests by Common Goldeneyes // *Can. Field-Natur.* — 1971. — Vol. 85, № 4. — PP. 323—324.
- Todd A. Conspecific egg discrimination in American Coots // *The Condor*. — 1987. — Vol. 89, № 3. — PP. 675—676.

- Tollop J. Brown-headed Nuthatch feeds Eastern Bluebird nestlings // Oriole. — 1997. — Vol. 62, № (1/2), p. 4.
- Tome D. Long-eared Owl, *Asio otus*, incubating other birds eggs // Riv. Ital. ornitol. 1996. — Vol. 66, № 1. — PP.91.
- Tomialojc L. Filopatria samca kukulki (*Cuculus canorus*) // Not. ornitol. — 1987. — Vol. 28, № 1—4. — S. 106.
- Towers S.R. Cuckoldry in an american kestrel triad // The Condor. — 1990. — № 1. — PP. 257—258.
- Ueda K. A case of inter-specific brood parasitism in the Moorhen *Gallinula chloropus* // Strix. — 1993. — Vol. 12. — PP.224—226.
- Ueta M., Hirano T. Records of extra-pair copulation in Japanese Lesser Sparrowhawk // Strix. — 1999. — Vol. 17. — PP. 173—176.
- Uyehara J.C., Narins P.M. Nest defense by Willow flycatchers to brood-parasitic intruders // The Condor. — 1995. — Vol. 97, № 2. — PP. 361—368.
- Väänänen V.M. Predation risk associated with nesting in gull colonies by two *Aythya* species: observations and an experimental test // Journal of Avian Biology. — 2000. — Vol. 31, № 1 — March. — PP. 31.
- Van Riper C. Superimposition of an Amakihi nest on one of an Elepaio // The Condor. — 1976. — Vol. 78, № 2. — PP. 267—269.
- Varty D.V.N. Observations on some of our cuckoos // Bokmakierie. 1979. — Vol. 31, № 1. — PP. 6—8.
- Vaurie Ch. The birds of the Palearctic fauna: A systematic reference non-passeriformes. L. — 1965. — 763 p.
- Veiga J.P., Boto L. Low frequency of extra-pair fertilisations in House Sparrows breeding at high density // J. Avian Biol. — 2000. — Vol. 31, № 2. — PP. 237—244.
- Verboven N., Mateman A.C. Low frequency of extra-pair fertilizations in the Great Tit *Parus major* revealed by DNA fingerprinting // J. Avian Biol. — 1997. — Vol. 28, № 3. — PP. 231—239.
- Verheyen R. Contribution a la biologie du coucou cuivre, *Chrysococcyx caprius* (Bodd.) // Gerfaut. — 1957. — Vol. 47, № 4. — PP. 259—264.
- Verheyen R. F. Description et signification des poursuites sexuelles des étourneaux (*Sturnus v. vulgaris* L.) // Gerfaut. — 1970. — Vol. 60, № 3—4. — PP. 287—300.
- Verheyen R.A. Some observations on intraspecific brood parasitism in the Spotless Starling: Select. Contrib. 21st Int. Ornithol. Congr., Vienna, 20—25 Aug. — 1994 // J. Ornithol. — 1994. — Vol. 135, № 3. — PP. 136.
- Verner J., Ritter L.V. Current status of the Brown-headed Cowbird in the Sierra National Forest // The Auk. — 1983. — Vol. 100, № 2. — PP. 355—368.
- Vernon C.J. Pre-incubation embryonic development and egg “dumping” by the Jacobin Cuckoo // Ostrich. — 1970. — Vol. 41, № 4. — PP. 259—260.
- Victoria J.K. Clutch characteristics and egg discriminative ability of the African village weaverbird *Ploceus cucullatus* // Ibis. — 1972. — Vol. 114, № 3. — PP. 367—376.
- Vielliard J. Remarques sur l'adaptation du parasitisme chez le coucougeai // Alauda. — 1973. — Vol. 41, № 4. — PP. 362—364.
- Vilks K. Dažas zivas par nzeguzi (*Cuculus canorus* L.) Latvija // Zool. Mus. Raksti. Riga. — 1972. — № 9. — S. 7—14.
- Vincent F. Le Coucou émeraude (*Chrysococcyx cupreus intermedius* Hartlaub 1857) parasite d'un nid de Souimanga (*Nectariniidae*) au Congo (Brazzaville) // Oiseau rev. franç. ornithol. — 1965. — Vol. 35, № 2. — PP. 81—86.
- Vitala J., Koivula M., Siitari-Salmela H., Honkavaara J. UV-vision and foraging in birds // Adv. Ethol. — 1999. — Vol. 34. — PP. 134.
- Vizi O. Nalaz kukavice afričke (*Clamator glandarius* L., 1758) na Scadaskom jezeru // Glas. Rep. zavoda zaštite prir. i prirod. muz. Titogradu. — 1975. — № 8. — S. 15—19.
- Vogl W., Taborsky M., Taborsky B., Teuschl Y., Honza M. Cuckoo females preferentially use specific habitats when searching for host nests // Anim. Behav. — 2002. — Vol. 64, № 6. — PP. 843—850.
- Von Mettke-Hofmann C., Hofmann G. Ist UV bei der Vogelhaltung wichtig? // Voliere. — 1999. — B. 22, № 6. — S. 176—179.
- Wackenhut P. B., Strait K.A., Whitmore R.C. Probable investigator-induced egg drop by a horned lark // Wilson Bull. — 1983. — Vol. 95, № 3. — PP. 489—490.
- Wagner H.O. Variation in clutch size at different latitudes // The Auk. — 1957. — Vol. 74, № 2. — PP. 243—250.
- Wagner R.H. Confidence of paternity and parental effort in razorbills // The Auk. — 1992. — Vol. 109, № 3. — PP. 556—562.
- Wagner R.H. Extra-pair copulations in a lek: the secondary mating system of monogamous razorbills // 4-th Int. Behav. Ecol. Congr., Princeton, N. J., 17—22 Aug. — 1992a. — PP. 265.
- Wagner R.H. Mate guarding by monogamous female razorbills // Anim. Behav. — 1992b. — Vol. 44, № 3. — PP. 533—538.
- Wakelin H. Fledging of young shining cuckoo // Notornis. — 1967. — Vol. 14, № 2. — PP. 71—75.
- Wallraff H.G. Beobachtungen zur Brutbiologie des Stares (*Sturnus v. vulgaris*) in Nürnberg // J. Ornithol. — 1953. — B. 94. — S. 36—67.
- Ward D., Smith J.N.M. Brown-headed Cowbird parasitism results in a sink population in Warbling Vireos // The Auk. — 2000. — Vol. 117, No. 2. — PP. 337—344.

- Warnke K., Wittenberg J. Eizahl des Kuckucks // Vogelwelt. — 1958. — B. 79, № 1. — S. 20—22.
- Watson J.W., Cunningham B. Another occurrence of Bald Eagles rearing a Red-tailed Hawk // Wash. Birds. — 1996. — № 5. — PP. 51—52.
- Weatherhead P.J., Robertson R.J. Intra-specific nest parasitism in the savannah sparrow // The Auk. — 1978. — Vol. 95, № 4. — PP. 744—745.
- Weatherhead P.J. Sex ratios, host-specific reproductive success, and impact of Brown-headed Cowbirds // The Auk. — 1989. — Vol. 106, № 3. — PP. 358—366.
- Weatherhead P.J., Boag P.T. Implications of extra-pair mating for studying avian polygyny // J. Ornithol. — 1994. — Vol. 135, № 3. — PP. 452.
- Webster M.S. Interspecific brood parasitism of Montezuma Oropendolas by Giant Cowbirds: Parasitism or mutualism? // The Condor. — 1994. — Vol. 96. — PP. 794—798.
- Webster M.S., Pruett J.S., Westneat D.F., Arnold S.J. Measuring the effects of pairing success, extra-pair copulations and mate quality on the opportunity for sexual selection // Evolution. — 1995. — Vol. 49, № 6. — PP. 1147—1157.
- Weeks N.P. Nest reciprocity in Eastern Phoebe and Barn Swallows // Wilson Bull. — 1977. — Vol. 89, № 4. — PP. 632—635.
- Weigmann Ch., Lamprecht J. Intra-specific nest parasitism in bar-headed geese, *Anser indicus* // Anim. Behav. — 1991. — Vol. 41, № 4. — PP. 677—688.
- Weinzierl Hubert. Mischgelege von Kohl und Blaumeisen (*Parus major* und *P. caeruleus*) // Vogelwelt. — 1961. — B. 82, № 5—6. — S. 187—189.
- Weller M.W. Notes on plumage's and weights of the Black-headed Duck, *Heteronetta atricapilla* // The Condor. — 1967. — Vol. 69. — PP. 133—145.
- Weller M.W. The Breeding Biology of the parasitic Black-Headed Duck // The Living Bird. — 1968. — Vol. 7. — PP. 169—208.
- Welsh D., Sedinger J.S. Extra-pair copulations in black brant // The Condor. — 1990. — Vol. 92, № 1. — PP. 242—244.
- Westbrook K.E., Rockwell E.K., Robinson E.H., Stanback M.T. Mate choice in eastern bluebirds, *Sialia sialis*: The role of condition // J. E. Mitchell Sci. Soc. — 1999. — Vol. 115, № 3. — P. 180.
- Westemeier R.L., Esker T.L., Simpson S.A. An unsuccessful clutch of Northern Bob-whites with hatched pheasant eggs // Wilson Bull. — 1989. — Vol. 101, № 4. — PP. 640—642.
- Westneat D.F. Male parental care and extrapair copulations in the indigo bunting // The Auk. — 1988. — Vol. 105, № 1. — PP. 149—160.
- Westneat D.F. Genetic parentage in the indigo bunting: a study using DNA fingerprinting // Behav. Ecol. and Sociobiol. — 1990. — Vol. 27, № 1. — P. 67—76.
- Wetton J.H., Parkin D.T. Sperm competition and fertility in the house sparrow // Acta 20 Congr. Int. Ornithol., Christchurch, 2—9 Dec. — 1990. — Vol. 4. — Wellington. — 1991. — PP. 2435—2441.
- Wetton J.H., Burke T., Parkin D.T., Cairns E. Single-locus DNA fingerprinting reveals that male reproductive success increases with age through extra-pair paternity in the house sparrow (*Passer domesticus*) // Proc. Roy. Soc. London B. — 1995. — Vol. 260, № 1357. — PP. 91—98.
- Whitehead M.A., Schweitzer S.H., Post W. Impact of Brood Parasitism on Nest Survival Parameters and Seasonal Fecundity of six Songbird species in Southeastern Old-Field Habitat // The Condor. — 2000. — Vol. 102, № 4. — PP. 946—950.
- Whitelaw C.J. Killdeer incubates Common Snipe egg // Ontario Birds. — 1998. — Vol. 18. — PP. 147—149.
- Whitfield M.J., Enos K.M., Rowe S.P. Is brown-headed Cowbird trapping effective for managing populations of the endangered Southwestern Willow Flycatcher? // Stud. Avian Biol. — 1999. — № 18. — PP. 260—266.
- Whittingham L.A., Dunn P.O., Robertson R.J. Confidence of paternity and male parental care in tree swallows // 4-th Int. Behav. Ecol. Congr. Princeton, N. J. 17—22 Aug. — 1992. — P. W32
- Whittingham L.A., Dunna P.O. Female responses to intraspecific brood parasitism in the Tree Swallow // The Condor. — 2001. — Vol. 103, № 1. — PP. 166—170.
- Widen P., Richardson M. Copulation behavior in the osprey in relation to breeding density // The Condor. — 2000. — Vol. 102, № 2. — PP. 349—354.
- Wiley J.W. Shiny cowbird parasitism in two avian communities in Puerto Rico // The Condor. — 1985 Vol. 87, № 2. — PP. 165—176.
- Wiley J.W. Growth of shiny cowbird and host chicks // Wilson. Bull. — 1986. — Vol. 98, № 1. — PP. 126—131.
- Wiley J.W. Host selection by the Shiny Cowbird // The Condor. — 1988. — Vol. 90, № 2. — PP. 289—303.
- Wilson R.R., Cooper R.J. Breeding biology of Acadian Flycatchers in a bottomland hardwood forest // Wilson Bull. — 1998. — Vol. 110. — PP. 226—232.
- Wilson S.F. A mixed Wood Duck, *Aix sponsa*, — Mallard, *Anas platyrhynchos*, clutch // Can. Field-Natur. 1990. — Vol. 104, № 3. — PP. 474—475.
- Winfree R. Cuckoos, cowbirds and the persistence of brood parasitism // Trends Ecol., Evol. — 1999. — Vol. 14, № 9. — PP. 338—343.

- Winkel W. Experimentelle Freiland — Untersuchungen zum Bruttrieb der Silbermöwe (*Larus argentatus*). Über den Einfluß von Fleckung, Farbe, Größe, Form, Gewicht und Zahl der Eier // Vogelwarte. — 1976. — B. 28, № 3. — S. 212—229.
- Winkel W., Brun J., Lubjuhn T. Reproductive success in monogamous and bigynous Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca* // Ostrich. — 1998. — Vol. 69, № 3—4. — PP. 340—341.
- Winter M. Nesting biology of Dickcissels and Henslow's Sparrows in southwestern Missouri prairie fragments // Wilson Bull. — 1999. — Vol. 111. — PP. 515—527.
- Wishart R.A., Knapton R.W. Male pin-tails-defending females from rape // The Auk. — 1978. — Vol. 95, № 1. — PP. 186—187.
- Wolf K. Grebe-Duck nesting parasitism // The Auk. — 1953. — Vol. 70, № 1. — PP. 84—80.
- Wolf L. Host-parasite interactions of brown-headed Cowbirds and Dark-eyed Juncos in Virginia // Wilson Bull. — 1987. — Vol. 99, № 3. — PP. 338—350.
- Wolk K. Leg mieszany new, *Larus canus* L. i *L. ridibundus* L., nad jeziorem Miedwie // Przegł. zool. — 1968. — B. 12, № 3. — PP. 305—306.
- Wood D.R., Bollinger E.K. Egg removal by Brown-headed Cowbirds: A field test of the host incubation efficiency hypothesis // The Condor. — 1997. — Vol. 99, № 4. — PP. 851—857.
- Woodward J.C. Successful parasitism of the Gray Catbird by the Brown-headed Cowbird // Wilson Bull. — 1976. — Vol. 88, № 3. — PP. 504—505.
- Woodward P.W. Red-footed booby helper at Great Frigatebird nests // The Condor. — 1976. — Vol. 78, № 2. — PP. 264—265.
- Woodward P.W., Woodward J.C. Brown-headed Cowbirds parasitism on Eastern Bluebirds // Wilson Bull. — 1979. — Vol. 91, № 2. — PP. 321—322.
- Woodward P.W. Behavioral ecology of fledgling Brown-headed Cowbirds and their hosts // The Condor. — 1983. — Vol. 85, № 2. — PP. 151—163.
- Woodworth B.L. Brood parasitism, nest predation, and season-long reproductive success of a tropical island endemic // The Condor. — 1997. — № 3. — Vol. 99. — PP. 605—621.
- Woolfenden B.E., Gibbs H.L., Sealy S.G. Demography of Brown-Headed Cowbirds at Delta Marsh, Manitoba // The Auk. — 2001. — Vol. 118, № 1. — PP. 156—166.
- Woudstra D. Eieren van Snor (*Locustella luscinioides*) in nest van Baardmees (*Panurus biarmicus*) // Limosa. — 1966. — B. 39, № 4. — PP. 217—218.
- Wrege P.H., Emlen, S.T. Biochemical determination of parental uncertainty in white-fronted bee-eaters // Behav. Ecol. Sociobiol. — 1987. — Vol. 20, №3. — PP.153—160.
- Wyllie I. Study of Cuckoos and Red Warblers // Brit. Birds. — 1975. — Vol. 68, № 9. — PP. 369—378.
- Wynne-Edwards V.C. Intergroup selection in the evolution of social systems // Nature. — 1963. — Vol. 200. — PP. 4907.
- Yakimenko V.V., Ivanov D.I. The cavity mites (*Rhinonyssidae*) and population biology and taxonomy of birds // Ostrich. — 1998. — Vol. 69, № 3—4. — P. 358.
- Yamaguchi Y. Intraspecific nest parasitism and anti-parasite behaviour in the Grey Starling *Sturnus cineraceus* // J. Ethol. — 1997. — Vol. 15, № 2. — PP. 61-68.
- Yamaguchi Y., Saitou T. Intraspecific nest parasitism in the Grey Starling, *Sturnus cineraceus* // Ecol. Res. — 1997. — Vol. 12, № 2. — PP. 211-221.
- Yamaguchi Y. Parasitism strategy of the grey starling, *Sturnus cineraceus*: Selection based on host characters and nest location // Ecol. Res. — 2000. — Vol. 15, № 2. — PP. 113—120.
- Yamauchi A. Theory of evolution of nest parasitism in birds // Amer. Natur. — 1995. — Vol. 145, № 3. — PP. 435—456.
- Yanes M.J.H. Facultative nest-parasitism among Iberian shrubsteppe passerines *Calandrella brachydactyla*, *Galerida theklae*, and *Anthus campestris* // Bird Study. — 1996. — Vol. 43. — PP. 119—123.
- Yezerinac S.M., Weatherhead P.J. Extra-pair mating, male plumage coloration and sexual selection in yellow warblers (*Dendroica petechia*) // Proc. Roy. Soc. London. B. — 1997. — Vol. 264, № 1381. — PP. 527—532.
- Yezerinac S.M., Weatherhead P.J. Reproductive synchrony and extra-pair mating strategy in a socially monogamous bird, *Dendroica petechia* // Anim. Behav. — 1997. — Vol. 54. — PP. 1393—1403.
- Yezerinac S.M., Gibbs H.L., Briskie J.V., Whittam R., Montgomerie R. Extra-pair paternity in a far northern population of Yellow Warblers *Dendroica petechia* // J. Avian Biol. — 1999. — Vol. 30. — PP. 234—237.
- Yokel D.A., Rothstein S.J. The basic for female choice in an brood parasite // Behav. Ecol. and Sociobiol. — 1991. — Vol. 29, № 1. — PP. 39—45.
- Yom-Tov Y., Dunnet G. M., Anderson A. Intraspecific nest parasitism in the Starling *Sturnus vulgaris* // Ibis. — 1974. — Vol. 116, № 1. — PP.87—90.
- Yom-Tov Y. Intraspecific nest parasitism in birds // Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc. — 1980. — Vol. 55. — PP. 93—108.
- Yom-Tov Y. An updated list and some comments on the occurrence of intraspecific nest parasitism in birds // Ibis. — 2001. — Vol. 143. — PP. 133—143.
- Young A.D., Titman R.D. Intraspecific nest parasitism in Red-breasted Mergansers

// Can. J. Zool. — 1988. — Vol. 66, № 11. — PP. 2454—2458.

Young J.S., Hutto R.L. Habitat and landscape factors affecting Cowbird distribution in the northern Rockies // Stud. Avian Biol. — 1999. — № 18. — PP. 41—51.

Zajac T. Wiaroloms two u ptakow i metody oceny jego czestosci, czyli o mariaż ekologii behawioralnej zbiechemia // Wiad. Ekol. — 1991. — 37. — № 3. — S. 169—180.

Zharikov Y., Nol E. Copulation behavior, mate guarding, and paternity in the Semipalmated Plover // The Condor. — 2000. — Vol. 102. — PP. 231—235.

Zicus M.C. Nesting biology of hooded mergansers using nest boxes // Summ. Wild

life Res. Proj. Find. — 1989 /Minn. Dep. Natur. Resour. Sec Wildlife and Wildlife Popul. and Res. Unit. St. Paul (Minn.). — 1989. — PP. 56—59.

Zicus M.C. Nesting biology of hooded mergansers using nest boxes // J. Wildlife Manag. 1990. — Vol. 54, № 4. — PP. 637—643.

Zilberman R., Yom-Tov Y., Moav B. Extra-pair copulation in a sunbird population (*Nectarinia o. osea*) in Israel // 4-th Int. Behav. Ecol. Congr., Princeton. 17—22 Aug. — 1992.

Zink A.G. The Evolution of Intraspecific Brood Parasitism in Birds and Insects // Amer. Natur. — 2000. — Vol. 155. — PP. 395—405.

ПРИЛОЖЕНИЕ I

APPENDIX I

Аннотированный список видов, у которых зарегистрированы случаи внутривидовых подкладок яиц (факультативный внутривидовой гнездовой паразитизм самок)*.

Annotated check list of species with recorded intraspecific parasitism cases

Отряд *Struthioniformes* — страусообразные

Сем. *Struthionidae* — страусовые

Struthio camelus L. — Африканский страус.

Указан в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на исследование Б. Бертрама (Bertram, 1979).

Отряд *Casuariiformes* — казуарообразные

Сем. *Dromaiidae* — эму

Dromaius novaehollandiae (Lath.) — Эму.

Методом ДНК-дактилоскопии доказано смешанное происхождение птенцов в гнезде эму (Taylor et al., 2000).

Отряд *Tinamiformes* — тинамуобразные, или скрытохвостые

Сем. *Tinamidae* — тинаму

Nothura maculosa (Temm.) — Пятнистый нотура.

Nothura darwini Gray — Нотура Дарвина.

Указаны в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой наблюдения Г. и Дж. Бампов (Bump, Bump, 1969).

Отряд *Podicipediformes* — поганкообразные

Сем. *Podicipedidae* — поганковые

Podiceps griseigena (Bodd.) — Серощекая поганка.

Внутривидовые подкладки яиц отмечены в 1995—1998 гг. на рыбопродуктивных прудах в Ю.-В. Польше (Kloskowski, 1999). В Усть-Камчатском районе, в одном случае, в кладке серощекой поганки зарегистрировано 5 яиц (Дьяконов, 1967). В сводке по птицам зап. Палеарктики кладки более 6-ти яиц отнесены к кладкам 2-х самок (Cramp, Simmons, 1977).

Podiceps cristatus (L.) — Большая поганка.

В 1978—1983 гг. в Предуралье и Зауралье среди 30 кладок большой поганки выявлено 4 (13,3 %) кладки, яйца в которых отложены несколькими самками (Калинин, 1984). На оз. Жарновецком в годы с высокой плотностью гнездования чомги отмечали внутривидовые подкладки (Moskal, Marszalek, 1986). На озере Сарыкамыш (Ташаузская обл., Туркмения) встречена кладка чомги из 9 яиц (Чернов, 1990). По наблюдениям в 1988—1997 гг. в Запорожской области (Северное Приазовье), среди 171-го обследованного гнезда — 5 гнезд (2,9 %) содержали 7 и 8 яиц, а одна кладка — 14 яиц (Косенчук, 1998). По нашим наблюдениям в 1990—2000 гг. в Воронежской области и Липецкой области (Климов и др., 1998), доля кладок, содержащих 7 яиц составила 1,7 %, а 6—7 яиц — 5,2 % (n=58).

Podiceps nigricollis (Brehm) — Черношейная поганка.

Регулярный внутривидовой паразитизм отмечен на водоемах в сев. Германии (Flug, 1998), в шт. Орегон (С.-В. США, 1993—1994 гг.) (Hill et al., 1997), в

* Поскольку список составлен на основании просмотренных литературных источников, в первую очередь мы ориентировались на мнение автора находки, трактующего ее, как внутривидовую подкладку яйца другой самкой. В ряде случаев, такой критерий, как сверх большой размер кладки, использован нами с указанием сведений о размере нормальных кладок для вида. В ситуации, когда первоисточник не был доступен, ссылка приводится без комментариев по другому источнику.

дельте Дуная, Днестра, Тилигула, Молочной в плотных смешанных колониях (Кошелев и др., 1998). Случаи внутривидовых подкладок яиц отмечены в Намибии (Jamieson et al., 2000). Высокие уровни внутривидового паразитизма отмечены В.Е. Lyon и S. Everding (1996), цит. по Y. Yom-Tov (2001)

Podiceps occipitalis (Garnot) — *Серебристая поганка*.

Указана в списке F. Rohwer, S. Freeman (1989) со ссылкой на наблюдения G. Nuechterlein.

Aechmophorus occidentalis (Lawrence) — *Западноамериканская поганка*.

Aechmophorus clarkii — *Западноамериканская поганка Кларка*.

Указаны в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на наблюдения R.W. Storer, G.L. Nuechterlein (1992).

Отряд *Procellariiformes* (*Tubinarae*) — буревестникообразные, или трубконосые

Сем. *Diomedidae* — альбатросовые

Diomedea nigripes Audubon — *Черноногий альбатрос*.

Diomedea immutabilis Rothschild — *Темноспинный альбатрос*.

Указаны в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на исследование W. Tickell, R. Pinder (1966).

Отряд *Pelecaniformes* (*Steganopodiformes*) — пеликанообразные, или веслоногие

Сем. *Phalacrocoracidae* — баклановые

Phalacrocorax carbo (L.) — *Большой баклан*.

На острове Подкова (Молочный лиман, Приазовье) в 1989—1990 гг. 8 гнезд содержали кладки из 7—10-ти яиц, отложенных несколькими самками. Известны также случаи находок гнезд с 14-ю яйцами (Кошелев и др., 1990). В Сев. Приазовье в 1989—1997 гг. четыре кладки содержали 8 и 9 яиц (Покуса, 1998), в Читинской области с 8-ю яйцами отмечено 42 гнезда (Ткаченко, 1998).

Phalacrocorax aristotelis (L.) — *Длинноносый баклан*.

С помощью ДНК-дактилоскопии установлено: среди 28 птенцов (15 гнезд) длинноносого баклана, гнездящегося на о. Мэй, в одном (6,7 %) из гнезд один птенец генетически не происходил от самца и самки из пары, где был обнаружен (Graves et al., 1992).

Отряд *Ciconiiformes* (*Gressores*) — аистообразные, или голенастые

Сем. *Ardeidae* — цаплевые

Ardeola ralloides (Scop.) — *Желтая цапля*.

Egretta alba (L.) — *Большая белая цапля*.

По наблюдениям в дельте р. Эбро (Испания) отмечены внутривидовые подкладки яиц (Gonzalez-Martin, Ruiz, 1996).

Egretta rufescens (Gm.) — *Голубоногая цапля*.

Указана в списке F. Rohwer, S. Freeman (1989) со ссылкой на наблюдения R.T. Paul.

Ardea purpurea L. — *Рыжая цапля*.

Ardea cinerea L. — *Серая цапля*.

По наблюдениям в дельте Эбро (Испания) отмечены случаи внутривидовых подкладок яиц (Gonzalez-Martin, Ruiz, 1996).

Сем. *Ciconiidae* — аистовые

Euxenura (*Ciconia*) *maguari* (Gm.) — *Американский аист*.

Указан в списке R. MacWhirter (1989) со ссылкой на B. Thomas (1984).

Сем. *Threskiornithidae* — ибисовые

Eudocimus albus (L.) — *Белый ибис*.

В Сев. и Юж. Каролине в 2-х колониях белых ибисов наблюдали откладку двух яиц в гнездо за один день и появление новых яиц после завершения кладки, что является случаями внутривидового паразитизма (Frederick, Shields, 1986).

Plegadis falcinellus (L.) — *Каравайка*.

В плавнях Днестра в 1955 г. М. Юзефик обнаружил кладки караваек, содержащие 6 яиц (2 случая), 7 яиц (1), и 3 случая по 8 яиц, отложенных в одно гнездо двумя самками (Смогоржевский, 1979).

Сем. *Phoenicopteridae* — фламинговые

Phoenicopterus ruber L. — *Красный фламинго*.

Указан в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на L. Brown (1958).

Отряд *Anseriformes* — гусеобразные

Сем. *Anatinae* — утиные

Anseranas semipalmata (Lath.) — *Полулапчатый гусь*.

Случаи внутривидового паразитизма приведены Н.Ж. Frith (1967) и Р.А. Johnsgard (1978), цит. по R. Sayler (1992). Указан также в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на исследование Р. Whitehead, К. Tschirner (1991).

Dendrocygna guttata Schlegel — *Пятнистая свистящая утка*.

Внутривидовые подкладки яиц установлены исследованиями J. Eadie et al. (1989) цит. по J. Eadie, P. Sherman, B. Semel (1998); R. Sayler (1992).

Dendrocygna eytoni (Eyton) — *Древесная утка Итона*.

Указана в списке Р. Сайлера (Sayler, 1992) со ссылкой на исследования Н.Ж. Frith (1967) и Р.А. Johnsgard (1978).

Dendrocygna bicolor (Vieillot) — *Рыжая свистящая утка*.

Регулярные случаи внутривидового паразитизма известны давно и зарегистрированы многими исследователями (Sayler, 1992). В списке Y. Yom-Tov (2001) приводится со ссылкой на B. Meanley, F. Meanley (1959), F. Barnhart (1901).

Dendrocygna arcuata (Horsfield) — *Странствующая свистящая утка*.

Н.Ж. Frith (1967) и Р.А. Johnsgard (1978), цит. по R. Sayler (1992); S. Marchant, P. Higgins (1990), цит. по G. Beauchamp, 1998.

Dendrocygna javanica (Horsfield) — *Индийская (малая) свистящая утка*.

Указана в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на Р.А. Johnsgard (1978).

Dendrocygna viduata (L.) — *Утка-вдовушка, белолицая свистящая утка*.

Указана в списке Р. Сайлера (Sayler, 1992) со ссылкой на Р.А. Johnsgard (1978) и А. Clark (1976).

Dendrocygna arborea (L.) — *Древесная черноклювая утка*.

В шт. Техас за 12 лет обследовано 778 кладок, из них 70 % содержали яйца более чем одной самки (McCamant, Bolen, 1979; цит. по R. Sayler, 1992). С использованием индивидуального мечения и специальной фотосъемки в 18-ти из 20 гнезд (90 %) зарегистрированы внутривидовые подкладки яиц (Chronister, 1985, цит. по R. Sayler, 1992).

Внутривидовой паразитизм у древесной черноклювой утки отмечен также в работах: J. Eadie et al. (1989), цит. по J. Eadie, P. Sherman, B. Semel (1998); R. Sayler (1992).

Dendrocygna autumnalis (L.) — *Осенняя утка*.

Высокие уровни внутривидового паразитизма (74—91 % гнезд) зарегистрированы в популяции осенней утки, гнездящейся в искусственных гнездовьях (Bolen, 1967; цит. по Y. Yom-Tov (2001); Delnicki, 1973; цит. по J. Eadie, P. Sherman, B. Semel (1998); McCamant and Bolen 1979; цит. по F. Rohwer, S. Freeman (1989)).

Cygnus olor (Gm.) — *Лебедь-шипун*.

M.W. Weller (1959); R.S. Palmer (1976); Р.А. Johnsgard (1978); F. Bellrose (1978); все цит. по G. Beauchamp (1998).

Cygnus atratus (Latham) — *Черный лебедь*.

Н.Ж. Frith (1967) и К.Н. Miers, М. Williams (1969); цит. по R. Sayler (1992); Р.А. Johnsgard (1978); цит. по G. Beauchamp (1998).

Anser fabalis (Lath.) — Гуменник

На острове Вайгач в отдельные годы подложенные яйца были найдены более чем в 30 % всех обследованных гнезд (Сыроечковский, 2001).

Anser albifrons (Scop.) — Белолобый гусь.

В 1992 г. на ю.-з. побережье Анадырского лимана одна кладка помимо 3-х собственных яиц содержала еще четыре, подложенные другими самками уже после начала инкубации (Кондратьев, 1993).

Anser erythropus (L.) — Пискулька.

Указана в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на H. Tegelstrom, I. Vonessen (1996).

Anser anser (L.) — Серый гусь.

По наблюдениям в дельте реки Волги в 30—50-е годы, в кладках серого гуся содержалось 3—6 яиц (n=120). Однако в редких случаях кладки содержали до 13 яиц (Луговой, 1963). По наблюдениям в Эстонии в 1957—1964 гг., доля кладок, содержащих 9 яиц составила 2,1 % (n=145) (Лиллелехт, 1975).

Обычный размер полной кладки составляет 4—6 яиц, реже 3—12 яиц, в отдельных случаях до 14 яиц (несколько самок) (Cramp, Simmons, 1977). По наблюдениям в Чехословакии, доля кладок (n=453), содержащих 10 и более яиц, равнялась 5 % (Hudek, Kux, 1971; цит. по S.Cramp, K. Simmons (1977)). В Англии доля кладок с 10—12 яйцами (n=476) составляла 4% (Young, 1972; цит. по S.Cramp, K. Simmons (1977)).

Anser indicus (Lath.) — Горный гусь.

Наблюдениями, проведенными в полувольной популяции горного гуся на ю. Германии, зафиксирована откладка 360 яиц, 54-мя самками в 40 гнездах. Из них 98 (27,2 %) яиц в 30 (75 %) гнездах определены как паразитические (Weigmann, Lamprecht, 1991).

Anser caerulescens (L.) — Белый гусь.

На о. Врангеля неоднократно наблюдали внутривидовые подкладки яиц в гнезда (от 1 до 20). В отдельные годы чужие яйца обнаруживали в 82 % гнезд колонии, в другие — единично (Сыроечковский, 1979). В неблагоприятные по погодным условиям годы (1983) частота паразитизма резко возросла и негативно влияла на общую успешность размножения. В другие годы (1984) внутривидовые подкладки яиц увеличивали кладки (на 0,5 яйца на гнездо) и средний размер выводка (Гуртовая, 1985). В колонии гусей в 40 км от г. Черчилл (пров. Манитоба, Канада) в 1969—1986 гг. ежегодно 1,8—9,3 %, в среднем — 5,3 % птенцов выводятся из яиц, подложенных другими самками (Lank et al., 1989; Lank, Rockwell, Cooke, 1990).

Anser rossii (Casin) — Гусь Росса.

Указан в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на F. Bellrose (1976).

Anser canagicus (L.) — Гусь-белошей.

Указан в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на D. Eisenhauer, C. Kirkpatrick (1977).

Branta canadensis (L.) — Канадская казарка.

Указана в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на C. Kossack (1950).

Branta leucopsis (Bechst.) — Белошекая казарка.

Один случай внутривидового паразитизма (0,2 %) среди 412 обследованных гнезд отмечен S. Choudhury et al. (1993). Прямыми наблюдениями зарегистрировано 36 случаев внутривидовых подкладок яиц (Forslund, Larsson, 1995).

Branta bernicla (L.) — Черная казарка.

Указана в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на T. Barry (1960).

Stictonetta naevosa (Gould) — Крапчатая утка.

H.J. Frith (1967) и P.A. Johnsgard (1978) цит. по R. Sayler (1992). Также указана в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на D. Rogers (1990).

Alopochen aegyptiaca (L.) — Нильский гусь.

Указан в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на С. Pitman (1965).

Tadorna ferruginea (Pall.) — Огарь.

Обычный размер кладки огаря по сводке С. Крэмп, К. Симмонс (1977) составляет 8—9 яиц, реже 6—12, иногда и более (до 16-ти), что является случаями откладки яиц несколькими самками.

Tadorna variegata (Gm.) — Новозеландская пеганка.

Указана в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на М. Williams (1979).

Tadorna tadornoides (Jardine et Sebly) — Австралийская пеганка.

Указана в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на Н.Ж. Frith (1967).

Tadorna tadorna (L.) — Пеганка.

В заливе Аберлейди (ю.-в. Шотландии) случаи внутривидовых подкладок яиц зарегистрированы в 30—50 % гнезд (Pienkowski, Evans, 1982). По другим данным внутривидовой паразитизм отмечен в 28 % (n=153) гнезд и 11—48 % гнезд (n=130) за 7 лет (Patterson, 1982, Hori, 1969, цит. по R. Sayler, 1992). В 1975—1990 гг. в Верхнем Приобье и на Барабинской низменности кладки нескольких самок обнаружены в 50 % гнезд пеганки (n=4) (Яновский, 1991). В Крыму случаи внутривидовых подкладок яиц регистрировали регулярно, а в брошенные кладки различные самки откладывают до 36 яиц (Костин, 1983), на Сиваше — до 50 яиц (Киселев, 1941, цит. по В.И. Лысенко, 1991). Кладка, обнаруженная Леже, содержала 60 яиц от восьми самок (Leege; цит. по W. Makatsch, 1955). Указана также в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на J. Hori (1964).

Tadorna radjah (Lesson) — Пеганка-раджа.

Указана в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на R.M. O'Brien (1990).

Tachyeres patagonicus (King) — Патагонская утка-пароход.

Отдельные случаи внутривидовых подкладок яиц зарегистрированы P.S. Humphrey, B.C. Livezey (1985), цит. по R. Sayler (1992).

Tachyeres pterenes (Forster) — Магелланова утка-пароход.

Редкие случаи внутривидовых подкладок яиц зарегистрированы P.S. Humphrey, B.C. Livezey (1985), цит. по R. Sayler (1992).

Tachyeres brachypterus (Lath.) — Фолклендская утка-пароход.

P.A. Johnsgard (1978) и B.C. Livezey, P.S. Humphrey (1992) цит. по G. Beauchamp (1998); P.S. Humphrey, B.C. Livezey (1985) цит. по R. Sayler (1992).

Plectopecterus gambensis (L.) — Обыкновенный шпорцевый гусь.

Указан в списках R. Sayler (1992) и Y. Yom-Tov (2001) со ссылкой на С. Pitman (1965).

Cairina moschata (L.) — Мускусная утка.

Факты внутривидовых подкладок регулярны и известны давно (Phillips, 1923 цит. по R. Sayler, 1992; M.A.S. Narun et al., 1998). В Мексике одна из кладок содержала 21 яйцо, которое было отложено несколькими самками (Markum, Baldassarre, 1989).

Sarkidiornis melanotos (Pennant) — Гребенчатая утка.

Указана в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на С. Pitman (1965).

Nettapus pulchellus Gould — Австралийский малый гусь.

H.J. Frith (1967); P.A. Johnsgard (1978); цит. по G. Beauchamp (1998).

Nettapus coromandelianus (Gm.) — Индийский малый гусь.

Указан в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на S. Ali, S. Ripley (1968—1974).

Aix sponsa (L.) — Каролинская утка.

На оз. Шелбивилл шт. Иллинойс (США) в 1992 гг. в 54 % гнезд отмечены внутривидовые подкладки яиц (Jansen, Bollinger, 1998), в С.-В. Иллинойсе (США),

в течение 12 лет, с еженедельным осмотром дуплянок во время гнездования. Все кладки с количеством яиц >15 считались паразитическими, с 7—15 яйцами — нормальными, а с 1—6 яйцами — гнезда с потерями. Вылупляемость паразитических кладок (16—44 яиц) составила 57,5 %, нормальных—67,3 %. Гнездовой паразитизм существовал, несмотря на достаточное количество свободных дуплянок (Semel, Sherman, Byers, 1988; Semel, Sherman, 2001). По наблюдениям в марте-апреле 1985 г. на ю.-в. шт. Миссури (США), внутривидовой гнездовой паразитизм у каролинских уток отмечен в 95 % гнезд. Полные кладки содержали от 1 до 37 яиц. Увеличение кладок происходило в среднем на 1,76 яйца в день. В отдельных случаях в гнезде появлялось до 7—8 яиц в день (Semel, Sherman, 1986).

Aix galericulata L. — *Мандаринка*.

Случаи внутривидовых подкладок регистрировали ежегодно (1980—1987 гг.) в Ю. Англии (Davies, Baggot, 1989).

Chenonetta jubata (Latham) — *Гривитская утка*.

Указана в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на S. Briggs (1991).

Anas penelope (L.) — *Связь*.

Указана в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на S.A. Bengston (1972).

Anas strepera (L.) — *Серая утка*.

На озере Байкал внутривидовые подкладки яиц обнаружены в 5 гнездах (6,8 % из 73 обследованных) (Скрябин, 1967). По другим, более поздним данным, 8,8 % кладок содержали яйца нескольких самок (Скрябин, 1975). Сдвоенные кладки в Черноморском заповеднике составляют около 0,3 %, единичны на Лебяжьих островах, а в Приазовье отсутствуют вовсе (Лысенко, 1991). В Уральской области в 1970—1972 гг. отмечены смешанные кладки серой утки (Дебело, 1977). Указан также в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на H. Duebber (1966).

Anas crecca L. — *Чирок-свистунок*.

В Усть-Камчатском районе в одном случае в кладке чирка-свистунка зарегистрировано 18 яиц (Дьяконов, 1967).

Anas gibberifrons (Müller) — *Серый чирок*.

Указан в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на H.J. Frith (1967). Еще ранее внутривидовые подкладки яиц отмечены J.M. Cunningham, E.O. Welch (1955) цит. по G. Beauchamp (1998).

Anas castanea (Eyton) — *Каштановый чирок*.

Указан в списке Р. Сайлера (Sayler, 1992) со ссылкой на H.J. Frith (1967) и F.I. Norman (1982).

Anas platyrhynchos L. — *Кряква*.

Обычный размер кладки кряквы в зап. Палеарктике, по сводке С. Крэмп, К. Симмонса (1977), составляет 9—13 яиц, реже 4—18. Кладки, содержащие более 18 яиц, отнесены к случаям откладки яиц несколькими самками. В Дании доля кладок с 17 яйцами составляла 1 % (n=84, Fog, 1965; цит. по S. Cramp, K. Simmons (1977)). В Ю.-З. Англии среди ранних кладок (n=95) доля с 15-ю яйцами составляла 1 %, с 16-ю — 6 %, с 17-ю и 18-ю — по 1 % (Ogilvie, 1964; цит. по S. Cramp, K. Simmons (1977)).

На ю.-з. Испании в 1977—1978 и 1984—1989 гг. из 62 обследованных гнезд внутривидовые подкладки яиц составили 1,6 % (Amat, 1991). В Крыму в одной (1,5 %) кладке обнаружено 11 и 6 яиц двух самок (Костин, 1983).

Для подвида кряквы *Anas p. fulvigula* установлено 4 случая внутривидового паразитизма (Johnson et al., 1996).

Anas rubripes Brewster — *Американская черная кряква*.

Указана в списке Р. Сайлера (Sayler, 1992) со ссылкой на V.D. Stotts, D.E. Davis (1960) и R.S. Palmer (1976).

Anas roscilorrhyncha Forster — Черная (пестроногая) кряква.

Указана в списке Р. Сайлера (Sayler, 1992) со ссылкой на J.M. Cunningham, E.O. Welch (1955) и A. Attiwill et al. (1981).

Anas acuta (L.) — Шилохвость.

В колонии чаек на о-ве Редкий оз. Чаны (Чановский р-н Новосибирской обл.) 8.07. 1986 г. найдено совместное гнездо двух самок шилохвости с кладками из 7 и 6 яиц (Чернышев, Юрлов, 1991).

Anas querquedula (L.) — Чирок-трескунок.

Зарегистрирован случай откладки 15 яиц в гнездо, что, вероятно, относится к двояной кладке двух самок (Дементьев и др., 1952). На озере Энгуре (Латвия) в 1958—1966 гг. отмечен один случай (0,3 %, n=333) вероятной откладки яиц двумя самками в гнездо. Размер этой кладки составил 15 яиц, хотя 99,1 % кладок содержали 4—12 яиц (Меднис, 1968).

Anas cyanoptera (Vieillot) — Коричневый чирок.

Случаи факультативного внутривидового паразитизма зарегистрированы M.W. Weller (1959), R.S. Palmer (1976), P.A. Johnsgard (1978), все цит. по R. Sayler (1992).

Anas clypeata (L.) — Широконоска.

Зарегистрированные случаи откладки 19—20 яиц в гнездо относятся к двояным кладкам двух самок (Дементьев и др., 1952). На озере Байкал внутривидовые подкладки яиц обнаружены в 4-х гнездах (2,3 % из 171 обследованного) (Скрябин, 1967). На озере Энгуре (Латвия) в 1958—1966 гг. отмечен один случай (0,4 %, n=228) откладки яиц двумя самками в гнездо (Меднис, 1968). В урочище «Трехозерки» (Республика Хакасия) в 1992 г. зарегистрирован один случай (8,3 %, n=12) внутривидовой подкладки яиц. Эта кладка содержала 17 яиц (Байкалов, Коровицкий, 1994).

Anas superciliosa Gm. — Серая кряква.

Указана в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на A. Attiwill et al. (1981).

Malacorhynchus membranaceus (Lath.) — Розовоухая утка.

H.J. Frith (1967) и P.A. Johnsgard (1978), цит. по R. Sayler (1992).

Marmaronetta (Anas) angustirostris (Menetries) — Мраморный чирок.

H.J. Frith (1967), B. Hawkes (1970), P.A. Johnsgard (1978), все цит. по R. Sayler (1992).

Netta rufina (Pall.) — Красноносый нырок.

Внутривидовые подкладки яиц известны давно (Hellebrekers, Voous, 1964; Palmer, 1976; Johnsgard, 1978, все цит. по R. Sayler, 1992). На озере Сарыкамыш (Ташаузская обл., Туркмения) в 1984—1989 гг. максимальный размер обнаруженной кладки составил 41 яйцо, а с учетом разбросанных вокруг гнезда яиц — 56 (Чернов, 1990). На водоемах Северного Кавказа в кладках, отложенных ранее 20 апреля, обнаружено до 17-ти яиц (Казаков, Ломадзе, 2002).

Netta erythrophthalma (Wied) — Красноглазый нырок.

Указан в списке Р. Сайлера (Sayler, 1992) со ссылкой на P. Clancey (1967).

Netta peposaca (Vieillot) — Пампасский нырок.

Указан в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на E. Gibson (1920).

Aythya valisineria (Wilson) — Длинноносый красноглазый нырок.

Случаи внутривидовых подкладок яиц зарегистрированы многими исследователями (Sayler, 1992). В 1986—1988 гг. (Манитоба, Канада) среди 171 гнезда 36 % содержали яйца нескольких самок (Sørensen, 1993).

Aythya ferina (L.) — Красноглазый нырок.

На озере Байкал внутривидовые подкладки яиц обнаружены в 14-ти гнездах (6,7 % из 209 обследованных) (Скрябин, 1967). На озере Энгуре (Латвия) в 1958—

1966 г. отмечено 8 случаев (3,1 %, n=261) откладки яиц двумя или более самками в одно гнездо. (Меднис, 1968). В 1976—1978 гг. в долине р. Гвадалквивир (Испания) отмечены внутривидовая подкладка яиц (17 %) и смешанные выводки (Amat, 1985). Исследования Г.К. Иванова (1980) в 1966—1972 гг. в Новосибирской области показали, что часть кладок содержала большее количество яиц, чем в норме для вида (8—12). Доля таких кладок (13—22 яйца) составила 14,7 % от общего количества обследованных (n=156). В Московской области в 1982—1983 и 1986—1993 гг. на водоемах рыбоводческих хозяйств в 111 гнездах нырка кладки, отложенные несколькими самками, составили от 20,0 до 52,6 % ежегодно (Суханова, 1988; Sukhanova, 1996). На Украине отмечена одна кладка 2-х самок с 22 яйцами (Лысенко, 1991). Одна из кладок в колонии серебристой чайки (уручище «Трехозерки», Республика Хакасия) в 1992 г. содержала 32 яйца, часть которых была за пределами лотка (Байкалов, Коровицкий, 1994).

Aythya americana (Eyton) — Американский красноголовый нырок.

Случаи внутривидового паразитизма у американского нырка описаны давно (Bent, 1902, цит. по R. Saylor (1992)). В 1986—1988 гг. (Манитоба, Канада) среди 33-х обследованных гнезд треть содержала яйца нескольких самок (Sørensen, 1991, 1993). В шт. Юта (США) доля таких гнезд составляла 17 %, а в Зап. Монтане — 36 % (Joynes, 1983; Lokemoen, 1966; цит. по F.C. Rohwer, S. Freeman, 1989).

Aythya australis (Eyton) — Австралийский нырок.

Указан в списке Р. Сайлера (Saylor, 1992) со ссылкой на Н.Д. Frith (1967) и Р.А. Johnsgard (1978).

Aythya nyroca (Guldenstadt) — Белоглазый нырок.

Нормальный размер кладок — по 7—11 яиц, но наблюдали кладки с 14-ю яйцами, что связано с откладкой яиц двумя самками (Дементьев и др., 1952).

Aythya fuligula (L.) — Хохлатая чернеть.

На островах Южной Эстонии в 1957—1959 гг. отмечено 6 кладок, яйца в которых отложены несколькими самками (Saluri, 1961). В Финляндии до 26 % от всех кладок чернети содержали яйца нескольких самок (Naartman, 1945; цит. по R. Saluri, 1961). На озере Байкал внутривидовые подкладки яиц обнаружены в 13-ти гнездах (5,7 % из 227 обследованных) (Скрябин, 1967). На озере Энгуре (Латвия) в 1958—1966 гг. отмечено 30 случаев (4,8 %, n=626) откладки яиц двумя или более самками в одно гнездо (Меднис, 1968). В Московской области в 1982—1983 и 1986—1993 гг. на водоемах рыбоводческих хозяйств в 599 гнездах чернети кладки нескольких самок составили от 17,3 до 26,5 % ежегодно (Суханова, 1988; Sukhanova, 1996). В 1975—1990 гг. в Верхнем Приобье и Барабинской низменности кладки нескольких самок обнаружены в 23 % — хохлатой чернети (n=159) (Яновский, 1991). В Уральской области в 1970—1972 гг. две кладки (7,4 %, n=27) чернети содержали 15 яиц (вероятно, нескольких самок) (Дебело, 1977).

Aythya marila (L.) — Морская чернеть.

Указана в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на S. Bengston (1972). В списке Р. Сайлера (1992) имеются также ссылки на исследования J. Phillips (1923); M.W. Weller (1959); F. Bellrose (1976); R.S. Palmer (1976); Р.А. Johnsgard (1978) и других.

Aythya affinis (Eyton) — Малая морская чернеть.

Случаи внутривидовых подкладок яиц у малой морской чернети описаны давно (Bent, 1902, цит. по R. Saylor (1992)). Отмечены в большинстве изучаемых популяций (Weller, 1959; Bellrose, 1976; Vermeer, 1968; Hines, 1977 все цит. по R. Saylor (1992)).

Somateria mollissima (L.) — Обыкновенная гага.

Внутривидовой паразитизм известен давно (Robertson, 1929; Lewis, 1939; цит. по R. Saylor (1992)). По наблюдениям Т.Б. Ардамацкой (1991) в конце 80-х

годов, у гнездящихся гаг на Черном море участились случаи сдвоенных кладок с 9—16 яйцами. В 1991 г. в дельте р. Магет в заливе Хадсона (Манитоба, Канада) в двух крупных колониях (до 280 гнезд) из 153 полных кладок 42,4 % содержали одно или более подложенных яиц (Robertson, Watson, Cooke, 1992). Особенно часто случаи внутривидовых подкладок наблюдали в популяции на о. Шпицберген (Норвегия) в годы позднего таяния снега (Mehlum, 1991).

Кроме указанных, случаи внутривидового паразитизма отмечены в работах M.W. Weller (1959) и J.K. Schmutz (1981), цит. по R. Sayler (1992), а также K.E. Erikstad et al. (1998), G.J. Robertson (1998), цит. по Y. Yom-Tov (2001).

Somateria spectabilis (L.) — Гага-гребенушка.

В сводке по птицам Зап. Палеарктики кладки более 7-ми яиц отнесены к кладкам 2-х самок (Cramp, Simmons, 1977). Вид указан в списке F. Rohwer, S. Freeman (1989) со ссылкой на наблюдения С. Hanson et al. (1956). В списке R. Sayler (1992) имеется также ссылка на исследование F. Bellrose (1976).

Somateria fisheri (Brandt) — Очковая гага.

F. Bellrose (1976); R.S. Palmer (1976); цит. по R. Sayler (1992); P.A. Johnsgard (1975) цит. по G. Beauchamp (1998).

Histrionicus histrionicus (L.) — Каменушка.

Указана в списке Р. Сайлера (Sayler, 1992) со ссылкой на данные F. Bellrose (1976) и R.S. Palmer (1976), в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на S. Bengston (1972).

Clangula hyemalis (L.) — Морянка.

На Ямале и Индигирке при нормальном размере кладок в 6—7 яиц наблюдали кладки с 10—12-ю яйцами. Эти кладки относятся к сдвоенным, так как число рубцов на яичнике у насиживающих самок обычно 6—7 (Дементьев и др., 1952). Указана в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на R.M. Alison (1975).

Melanitta nigra (L.) — Синьга.

Указана в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на наблюдения S. Bengston (1972).

Melanitta fusca (L.) — Турпан.

Указан в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на данные K. Vermeer (1968).

Vucephala albeola (L.) — Малый гоголь.

По наблюдениям в Канаде Э. Ерскина, 20 (7,5 %) кладок из 265 содержали яйца 2-х и более самок (Erskine, 1972, цит. по Erskine, 1990).

В списке Y. Yom-Tov (2001) указан со ссылкой на J. Phillips (1923, 1926).

Vucephala islandica (Gm.) — Исландский гоголь.

Обычный размер кладки исландского гоголя по сводке С. Крэмпа, К. Симмонса (1977) составляет 8—11 яиц, реже 6—14, иногда и более, что является случаями откладки яиц несколькими самками. По наблюдениям в Исландии, 49 (21,5 %) кладок из 228 содержали яйца 2-х и более самок (Palmer, 1976; цит. по A. Erskine, 1990). Указан также в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на S. Bengston (1972).

Vucephala clangula (L.) — Обыкновенный гоголь.

Случаи внутривидового паразитизма известны давно (Brestwer, 1900; Dow, Fredga, 1984; цит. по Y. Yom-Tov (2001)). Обычный размер кладки гоголя, по сводке С. Крэмпа, К. Симмонса (1977), составляет 8—11 яиц, реже 5—13, иногда и более (до 22 яиц), что является случаями откладки яиц несколькими самками.

По наблюдениям В.В. Немцева (1956), на Рыбинском водохранилище из 539 кладок 83 (15,4 %) содержали яйца 2-х и более самок. В 1975—1990 гг. в Верхнем Приобье и Барабинской низменности кладки нескольких самок обнаружены в 20 % случаев (n=128) (Яновский, 1991). Регулярный внутривидовой паразитизм у гоголя отмечен на ю.-з. Швеции в 1978—1980 гг. (Andersson, Eriksson,

1982) и в 1998 г. на ю.-в. Финляндии (Pöysä, 1999). Подкладки яиц осуществляли, в среднем, более молодые особи (Ahlund, Andersson, 2001). В Кандалакшском заливе по окраске, форме и величине яиц в кладке определили до 5 самок, откладывавших яйца в одно гнездо (Бианки, 2001).

Mergus cucullatus (L.) — *Хохлатый крохаль*.

Указан в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на Т. Morse, Н. Wight (1969) и списке Ф. Ровера и С. Фримана (Rohwer, Freeman, 1989) со ссылкой на наблюдения Ж.М. Bouvier (1974).

Mergus albellus (L.) — *Луток*.

Обычный размер кладки лутка, по сводке С. Крэмп, К. Симмонса (1977), составляет 7—9 яиц, реже 5—11, иногда и более (до 14-ти), что является случаями откладки яиц несколькими самками.

Mergus serrator L. — *Средний (длинноносый) крохаль*.

Нормальный размер кладок — по 8—12 яиц, кладки с числом яиц более 12-ти (15 и даже 20) следует считать двояными (Дементьев и др., 1952). Одна из кладок содержала 22 яйца, размещенных в гнезде в три слоя (Торне; цит. по W. Makatsch, 1955). По сводке С. Крэмп, К. Симмонс (1977), кладки более 14 яиц являются случаями откладки яиц несколькими самками. В Финляндии доля кладок с 15—17-ю яйцами среди 144 осмотренных составляла 2 % (Hilden, 1964; цит. по S. Cramp, K. Simmons (1977)).

Среди 764 кладок, осмотренных в 1956—1961 гг. в С.-З. Причерноморье, 67 (8,8 %) кладок содержали яйца 2-х и более самок (Ардамацкая, 1963). По наблюдениям в Эстонии в 1957—1968 гг., доля кладок, содержащих более 12-ти яиц, составила 4,3 % (n=116) (Лиллелехт, 1975). На территории национального парка Кушибугуак (Нью-Брансуик, Канада) в 1984 г. из 125 обследованных гнезд крохали 80 (64 %) содержали яйца, отложенные двумя и более самками (Young, Titman, 1988).

Mergus merganser L. — *Большой крохаль*.

По наблюдениям в Эстонии в 1957—1968 гг., доля кладок, содержащих по 14—15 яиц, составила 3,1 % (n=130) (Лиллелехт, 1975).

Обычный размер кладки большого крохали, по сводке С. Крэмп, К. Симмонса (1977), составляет 8—11 яиц, редко 4—22. Кладки, содержащие более 13-ти яиц, являются случаями откладки яиц несколькими самками в одно гнездо.

Oxyura dominica (L.) — *Масковая савка*.

Указана в списке Р. Сайлера (Sayler, 1992) со ссылкой на наблюдения Ж. Bond (1961).

Oxyura jamaicensis (Gm.) — *Американская савка*.

Указана в списке Р. Сайлера (Sayler, 1992) со ссылкой на наблюдения W. Weydemeier (1931), J.B. Low (1941), W.R. Siegfried (1976) и D.E. Joyner (1983). По сводке С. Крэмп и К. Симмонса (1977), кладки, содержащие более 10 яиц с высокой вероятностью являются случаями откладки яиц более чем одной самкой. По данным В. Зигфрида, частота внутривидового паразитизма составляла 8 % (Siegfried, 1976, цит. по R. Sayler (1992)).

Oxyura leucoccephala (Scopoli) — *Савка*.

В полной кладке обычно 6 яиц, но наблюдали кладки с 13-ю яйцами (Дементьев и др., 1952). В сводке С. Крэмп, К. Симмонс (1977) указывается, что кладки более 10 яиц с высокой вероятностью являются случаями откладки яиц несколькими самками.

Oxyura maccoa (Eyton) — *Африканская савка*.

Внутривидовые подкладки яиц отмечены в 14 % обследованных гнезд (Siegfried et al., 1976, цит. по R. Sayler (1992)). Указана также в списке Р. Сайлера (Sayler, 1992) со ссылкой на наблюдения А. Clark (1964).

Oxyura vittata (Philippi) — Южноамериканская (аргентинская) савка.

Внутривидовой паразитизм у южноамериканской савки установлен Е. Gibson (1920), цит. по R. Sayler (1992).

Oxyura australis (Gould) — Австралийская савка.

Указана в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на сводку D. Serventy, H. Whittell (1967).

Biziura lobata (Shaw) — Лопастная утка.

Указана в списке Р. Сайлера (Sayler, 1992) со ссылкой на H.J. Frith (1967), A. Attiwill et al. (1981).

Thalassornis leucotus Eyton — Белоспинная савка.

Указана в списке Р. Сайлера (Sayler, 1992) со ссылкой на P.A. Johnsgard (1978) и P. Clancey (1967).

Отряд Falconiformes — соколообразные, или дневные хищные птицы

Сем. Accipitridae — ястребиные

Circus aeruginosus (L.) — Камышовый (болотный) лунь.

В 1994 г. в Нидерландах найдены две кладки болотного луня, отложенные двумя самками (3+3 яйца) и (3+2 яйца) (Riedstra, 1997).

Accipiter gentilis (L.) — Ястреб-тетеревятник.

Среди 77 птенцов (39 выводков) один (1,3 %) генетически не происходил от самца и самки из пары, где был обнаружен (Gavin et al, 1999).

Сем. Falconidae — соколиные

Falco naumanni (Fleisher) — Степная пустельга.

Методом ДНК-дактилоскопии установлено два случая (7,4 %, n=27) внутривидового паразитизма, по одному птенцу в двух гнездах (Negro et al., 1996).

Отряд Galliformes — курообразные

Сем. Cracidae — краксовые

Ortalis vetula (Wagler) — Бурокрылая чачалака.

11.06.1953 г. в юж. Техасе (США) было обнаружено гнездо с 8-ю яйцами. Яйца хорошо различались размерами и окраской скорлупы. 28.06. в гнезде появилось девятое яйцо чачалаки. Предполагается, что эта кладка содержала яйца 4-х самок (Fleetwood, 1965).

Сем. Meleagrididae — индейковые

Meleagris galloravo L. — Индейка, индюк.

Указан в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на P.A. Johnsgard (1986).

Сем. Tetraonidae — тетеревиные

Falcipecten canadensis (L.) — Канадская дикуша.

Указана в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на A. Rand (1947).

Dendragapus obscurus (Say) — Голубой тетерев.

Указан в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на J. Redfield (1973).

Lagopus lagopus (L.) — Белая куропатка.

Обычный размер кладки куропатки, по сводке С. Крэмп, К. Симмонс (1977), составляет 6—9 яиц, иногда и более, что, возможно, является случаями откладки яиц несколькими самками. В Шотландии среди 153 кладок встречены 4 % с 10-ю яйцами и 3 % — с 11-ю (Jenkins et al., 1963; цит. по S. Cramp, K. Simmons (1977)).

В 1981—1982 гг. в пров. Манитоба (Канада) зарегистрировано два случая (6,7 %) внутривидовых подкладок яиц (n=30) (Martin, 1984). (Freeland et al., 1995, цит. по Y. Yom-Tov (2001)). В с.-з. части п-ова Канин (Архангельская обл.) 7.07.1991 г. обнаружена кладка, состоявшая из 19 яиц. Анализ показал, что в ней находились яйца двух самок (11 и 8) (Filchagov, 1996).

Lyrurus mlokosiewiczii (Tacz.) — *Кавказский тетерев*.

На территории Тебердинского заповедника, по данным О.А. Витовича (1986), средний размер кладки тетерева составил 6 яиц на гнездо (n=22). Более 8 яиц в одном гнезде здесь не обнаружено. По обобщенным данным (Семенов-Тян-Шанский, 1961; Витович, 1986), средняя кладка тетерева равна 7,3 яйца (n=93). Известны 2 кладки, содержавшие по 10 яиц, и одна с 12-ю яйцами (Млокосевич, 1879; Ханмамедов и Асланбекова, 1965, цит. по О.А. Витовичу (1986)). Последние с большой вероятностью отложены двумя самками.

Lyrurus tetrrix (L.) — *Тетерев (косач)*.

Обычный размер кладки тетерева, по сводке С. Крэмп, К. Симмонс (1977) составляет 6—11 яиц, реже 4—15, иногда и более, что является случаями откладки яиц несколькими самками. В Чехословакии размер кладки глухаря составлял 6—12 яиц, реже 3—13, а одна из обнаруженных кладок содержала 16 яиц, предположительно отложенных двумя самками (Balát et al., 1977).

Tetrao urogallus L. — *Глухарь*.

По наблюдениям в Чехословакии, размер кладки глухаря составлял 5—9 яиц (n=40), наиболее обычны кладки в 8—9 яиц (60,0 %). Две из обнаруженных кладок содержали 11 и 12 яиц, отложенных двумя самками (Balát et al., 1977).

Bonasa bonasia (L.) — *Рябчик*.

По наблюдениям в Чехословакии, размер кладки рябчика составлял 4—14 яиц (n=27), наиболее обычны кладки в 7—12 яиц (77,8 %). Одна из обнаруженных кладок состояла из 18-ти яиц, отложенных двумя самками (Balát et al., 1977).

Tympanuchus phasianellus (L.) — *Острохвостый тетерев*.

В одном гнезде (0,8 %) из 120 обследованных зарегистрирована кладка 2-х самок (Манитоба, Канада) (Gratson, 1989).

Dendrortyx macroura (Jardine et Selby) — *Длиннохвостая лесная куропатка*.

Указана в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на наблюдения Р.А. Johnsgard (1988).

Oreortyx pictus (Douglas) — *Калифорнийский горный перепел*.

Указан в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на данные J. Grinnell et al. (1918).

Lophortyx californicus (Shaw) — *Калифорнийский хохлатый перепел*.

Указан в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на данные J. Tyler (1913).

Lophortyx douglasii (Vigors) — *Дугласов хохлатый перепел*.

Указан в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на Р.А. Johnsgard (1988).

Colinus virginianus (L.) — *Виргинская американская куропатка*.

Индивидуальные особенности пигментации яиц виргинской американской куропатки позволили идентифицировать яйца, подложенные другими самками (Rosene, 1969, цит. по Yom-Tov, 1980). Кроме указанной, случаи внутривидового паразитизма отмечены в работе Klimstra, Roseberry (1975), цит. по Y. Yom-Tov (2001).

Сем. Phasianidae — фазановые

Amphispiza griseogularis (Brandt) — *Пустынная куропатка*.

В монографии Г.П. Дементьева и др. (1952) со ссылкой на наблюдения Н. Зарудного (1896) приводятся сведения о нахождении в Хальват-Даге кладки с 16-ю яйцами. Обычный размер полной кладки составляет 8—12 яиц.

Amphispiza heyi (Temminck) — *Арабская пустынная куропатка*.

Указана в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на Y. Yom-Tov (1980).

Tetraogallus caucasicus (Pall.) — *Кавказский улар*.

Обычный размер полной кладки составляет 5—8 яиц, в среднем — 6,5 яиц. В отдельных случаях — более 15 яиц (несколько самок) (Cramp, Simmons, 1977). В монографии Г.П. Дементьева и др. (1952) со ссылкой на Радде приводятся сведе-

ния о нахождении кладок с 20-ю яйцами. Обычный размер полной кладки составляет 5—8 яиц (Потапов, 1987).

Alectoris graeca (Meisner) — *Европейский кеклик*.

Указан в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на Р.А. Johnsgard (1988).

Alectoris chukar (Gray) — *Азиатская каменная куропатка (азиатский кеклик)*.

Указана в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на данные R.J. Mackie, H.K. Vuechner (1963).

Alectoris barbara (Bonnaterre) — *Берберийская каменная куропатка*.

Указана в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на Е.К. Urban et al. (1986).

Francolinus leucoscerpus Gray — *Желтогорлый турач*.

Указан в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на Е.К. Urban et al. (1986).

Francolinus natalensis (Smith) — *Натальский турач*.

Указан в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на Е.К. Urban et al. (1986).

Francolinus capensis (Gm.) — *Капский турач*.

Указан в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на Р. Clancey (1967).

Francolinus africanus Stephens — *Серокрылый турач*.

Указан в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на Р. Clancey (1967).

Francolinus schlegelii Heuglin — *Шлегелев турач*.

Указан в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на Р.А. Johnsgard (1988).

Perdix perdix (L.) — *Серая куропатка*.

Указана в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на наблюдения N.P. Knott et al. (1943).

По наблюдениям в Чехословакии, размер кладки серой куропатки составлял в основном 12—20 яиц (80,5 % кладок, n=164). Отмечены кладки в 6—11 яиц (15,8 %) и кладки увеличенного размера по 21—23 яйца (3,7 %) (Balát et al., 1977). Одна из кладок, найденных в Беларуси в 1981—1986 гг., содержала 35 яиц, принадлежащих 2 самкам (19 + 16) (Никифоров, 1988).

Coturnix coturnix (L.) — *Обыкновенный перепел*.

В монографии Г.П. Дементьева и др. (1952) со ссылкой на наблюдения в Молдавии, Тульской и Астраханской областях приводятся сведения о нахождении кладок с 20-ю яйцами. Обычный размер полной кладки составляет 9—15 яиц.

Обычный размер кладки перепела по сводке С. Крэмп, К. Симмонс (1977), составляет 8—13 яиц, реже 7—18, иногда и более, что является случаями откладки яиц несколькими самками. По наблюдениям в Чехословакии, размер кладки перепела составлял 7—14 яиц (n=32), наиболее обычны кладки 9—12 яиц (75,0 %). Отмечены и более крупные кладки, содержащие по 18 и даже по 26 яиц, отложенных двумя самками (Balát et al., 1977).

Coturnix coromandelica (Gm.) — *Черногрудый перепел*.

Указан в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на Р.А. Johnsgard (1988).

Coturnix delegorguei Delegorgue — *Перепел-арлекин*.

Указан в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на Е.К. Urban et al. (1986).

Lophura edwardsi (Oustalet) — *Лофура Эдвардса*.

Указана в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на А. Schorger (1966).

Phasianus colchicus (L.) — Обыкновенный фазан.

Указан в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на Knott et al. (1943).

По наблюдениям в Чехословакии, размер кладки фазана составлял 8—16 яиц (84,3 %, n=236). Отмечены также очень крупные кладки, содержащие яйца двух и более самок — 17—23 яйца (Balát et al., 1977).

Сем. Numididae — цесарковые

Numida meleagris (L.) — Обыкновенная цесарка.

Указана в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на P. Clancey (1967).

Guttera edouardi (Hartlaub) — Хохлатая цесарка.

Указана в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на P. Clancey (1967).

Отряд Gruiformes — журавлеобразные

Сем. Gruidae — настоящие журавли

Grus canadensis (L.) — Канадский журавль.

Указан в списке R. MacWhirter (1989) со ссылкой на C.D. Littlefield (1981).

Сем. Rallidae — пастушковые

Crex crex (L.) — Коростель.

Указан в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на данные R. Brown (1938).

По наблюдениям в Чехословакии, размер кладки коростеля составлял 5—14 яиц (n=27), наиболее обычны кладки в 8—12 яиц (88,9 %). Кладки, содержащие 18—19 яиц, отложены двумя самками (Balát et al., 1977).

Porzana carolina (L.) — Каролинский погоныш.

25.06.1986 г. близ Миннедоза (Манитоба, Канада) в гнезде погоныша обнаружено 15 яиц, три из которых резко отличались окраской и размерами (Sørensen, 1995).

Gallinula chloropus (L.) — Камышница.

По данным В. Макача, нормальные кладки состоят из 7—10 яиц. Случаи находок кладок с существенно бóльшим (до 26) числом яиц относятся к кладкам двух самок (Makatsch, 1974). По С. Крэмп, К. Симмонс (1977) — 5—9 яиц, превышающие 13 яиц — кладки более чем одной самки.

Среди 2278 кладок, осмотренных в Англии, кладки из 10 яиц составляли 2 %, из 11—13-ти яиц — 1 % (Huxley, Wood, 1976; цит. по S. Stamp, K. Simmons (1977)). По наблюдениям в Чехословакии, размер кладки камышницы составлял 3—17 яиц (n=229), наиболее обычны были кладки в 5—11 яиц (90,8 %). Доля кладок с 12—17 яйцами составляла 4,4 %. Обнаружены также кладки, содержащие 21 и даже 26 яиц, отложенных двумя самками (Balát et al., 1977). В 1991—1993 гг. на ю.-в. Англии внутривидовой паразитизм составлял от 10—13 % до 21 % в различные годы (McRae, 1995, 1997). На озере Сарыкамыш (Ташаузская обл., Туркмения) в 1984—1989 гг. в гнездах камышниц неоднократно наблюдали откладку более чем одного яйца в день. Встречались кладки размером до 21 яйца (Чернов, 1990). По нашим наблюдениям в 1990—2000 гг. в Воронежской области, доля кладок, содержащих 13—17 яиц, составляла 23,5% (n=17).

Gallinula angulata Sundevall — Камышница-крошка.

В популяции камышницы-крошки, гнездящейся на заболоченных участках в Северо-Восточной Намибии, в 1997 году 21 % гнезд содержал яйца других самок. С учетом яиц, захороненных хозяевами в подстилку гнезда, этот процент увеличивался до 36 %. В паразитированных гнездах содержалось от 1 до 4-х подложенных яиц (в среднем — $2,1 \pm 0,31$, n=10) (Jamieson et al., 2000).

Limnocolox flavirostra (Swainson) — Африканский черный пастушок.

Указан в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на E.K. Urban et al. (1986).

Porphyrio porphyrio (L.) — Султанка.

Обычный размер кладки султанки по сводке С. Крэмп, К. Симмонса (1977) составляет 3—5 яиц, реже 2—7, большее число яиц относится к случаям откладки яиц несколькими самками. Указана в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на J. Craig (1980).

Fulica americana Gm. — Американская лысуха.

В Британской Колумбии (Канада) уровень внутривидовых подкладок яиц (в течение 3 лет) колебался от 21 до 46 % среди всех обнаруженных гнезд лысухи. Среди 3142 яиц было зарегистрировано 11,4 % паразитических, 70 % из них были отложены территориальными самками (Lyon, 1991, 1992).

Кроме указанного, случаи внутривидового паразитизма отмечены в работах: Arnold, 1987; цит. по R. MacWhirter (1989), Lyon, 1993; цит. по I. Jamieson et al., 2000.

Fulica atra L. — Лысуха.

По наблюдениям в дельте реки Волги в 30—50-е годы, в 4-х случаях (2,0 %, n=200) кладки лысухи содержали 10—12 яиц. Нормальный размер кладки определен, как 5—9 яиц (Луговой, 1963). По данным В. Макача, нормальные кладки у лысухи состоят из 7—9 яиц, реже 6 яиц, а случаи находок кладок с 16—22 яйцами относятся к кладкам двух самок (Makatsch, 1974). Обычный размер полной кладки (по Cramp, Simmons, 1977) составляет 6—10 яиц, в отдельных случаях — 14 яиц и более (несколько самок). По наблюдениям в Чехословакии, размер кладки лысухи составлял от 1 до 16 яиц (n=1131), наиболее обычны кладки в 5—10 яиц (91,5 %). Кладки, содержащие 11—16 яиц, составляли 5,2 % от всех обнаруженных. Среди них по крайней мере часть кладок отложена двумя самками (4+6 яиц, 8+8, 7+6, 7+2) (Balát et al., 1977). В 1978—1983 гг. в Предуралье и Зауралье среди 30 кладок лысухи выявлено 3 кладки (10,0 %), яйца в которых отложены несколькими самками (Калинин, 1984). В Уральской области в 1970—1972 гг. 10 кладок (11,8 %, n=85) лысухи содержали 11—13 яиц (вероятно, нескольких самок) (Дебело, 1977). По нашим наблюдениям в 1990—2000 гг. Воронежской и Липецкой областях (Климов и др., 1998), доля кладок, содержащих 11—12 яиц, составила 6,2 %, 10—12 яиц — 14,4% (n=97).

Кроме указанных, случаи внутривидового паразитизма у лысухи отмечены J.A. Horsfall (1984), цит. по Y. Yom-Tov (2001).

Fulica cristata (Gm.) — Хохлатая лысуха.

На заболоченных участках в Северо-Восточной Намибии в 1997 году 43 % гнезд хохлатой лысухи содержали яйца других самок. В паразитированных гнездах отмечено от 1 до 6-ти подложенных яиц (в среднем — $2,7 \pm 0,49$, n=11). Большая часть паразитических яиц (80 %) появилась в гнездах в период откладки яиц самкой-хозяйкой (Jamieson et al., 2000).

Указана также в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на наблюдения Е.К. Urban et al. (1986).

Сем. Otididae — дрофиные

Tetrax tetrax (L.) — Стрепет.

Размер полной кладки стрепета составляет 3—5 яиц. Однако известны отдельные случаи откладки яиц несколькими самками в одно гнездо, в результате чего размер кладки увеличивался до 6-ти, 9-ти и даже 11-ти яиц (Исаков, Флинт, 1987).

Сем. Burhinidae — авдотковые

Burhinus oedicnemus (L.) — Авдотка.

Обычный размер кладки авдотки, по сводке С. Крэмп, составляет 2 (1—3) яйца. Гнезда с 4-мя и более яйцами являются случаями откладки яиц несколькими самками (Cramp, 1985, со ссылкой на Scott, 1974).

Отряд Charadriiformes — ржанкообразные
Сем. Haematopodidae — кулики-сороки

Haematopus ostralegus L. — Кулик-сорока.

В 1967 и 1968 гг. на о. Амеланд (Западно-Фризские о-ва) обнаружены две кладки куликов-сорок, содержащие по 6 яиц. В 1974 г на о. Влиланд также были найдены два гнезда с 6-ю и 5-ю яйцами (Hoogerwerf, 1975). По наблюдениям в Чехословакии, отмечены кладки, содержащие 5—7 яиц, отложенных двумя самками (Balát et al., 1977).

Обычный размер кладки, по сводке С. Крэмп (1985) составляет 3 (1—4) яиц, редко 5 яиц, что является случаями откладки яиц несколькими самками. Среди 636 кладок осматривенных в Швеции, 8 % были с 4-мя яйцами, в Шотландии (n=195) с 4-мя яйцами — 7 %, с 5-ю — около 1 % (Harris, 1974; Happleston, 1974; цит. по S. Cramp (1985)).

Himantopus himantopus L. — Ходулочник.

Обычный размер кладки ходулочника, по С. Крэмп (1985), составляет 4 (3—5) яиц, иногда и более, что является случаями откладки яиц несколькими самками. Из 23-х кладок в Бельгии и Голландии по 3—4 яйца содержали 78,3% гнезд, в 21,7% кладках было по 5—8 яиц. В Испании одна кладка (2,1%) из 47-ми содержала 5 яиц (Lippens et al., 1966; Studer-Thiersch, Studer-Thiersch, 1968; цит. по S. Cramp (1985)).

В оологической коллекции зоологического музея МГУ содержится кладка ходулочника из 8-ми яиц (регистрационный номер Q-1403), обнаруженная В.В. Хроковым 25.05.1978 г. в Кургальджино (Казахстан). Другая кладка (7 яиц, Q-5399) обнаружена О.А. Горошко в Монголии 30.05.1996 г. 88,9 % других кладок коллекции содержали по 3—4 яйца (n=18).

В.В. Сеницын и В.И. Дробовцев (2002) в Казахстане в 1987 году среди 14-ти обычных кладок (3—4 яйца) обнаружили две с 7-ю и одну с 10-ю яйцами. В 1988 году одна (4,8 %) из 21-й кладки содержала 8 яиц, а все другие по 4 яйца.

Сем. Recurvirostridae — шилоклювковые

Recurvirostra avosetta L. — Шилоклювка.

Обычный размер кладки, по сводке S. Cramp (1985), составляет 3—4 яйца, реже 2—5, более пяти — случаи откладки яиц несколькими самками.

В оологической коллекции зоологического музея МГУ содержится кладка шилоклювки из 7-ми яиц (регистрационный номер Q-5400), обнаруженная О.А. Горошко в Монголии 16.06.1994 г. Девять других кладок коллекции содержали по 3—4 яйца (n=10).

В области Шлезвиг-Гольштейн (Германия) в 1991—1996 гг. в плотной колонии (<1 м) шилоклювок из 48 гнезд отмечены крупные кладки, происхождение которых связано с внутривидовыми подкладками яиц (Hötter, 2000a; цит. по Y. Yom-Tov (2001); Hötter, 2000b).

Recurvirostra americana Gm. — Американская шилоклювка.

Указана в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на данные J.F. Giroux (1985).

Сем. Charadriidae — ржанковые

Vanellus vanellus (L.) — Чибис.

Обычный размер кладки чибиса, по сводке S. Cramp (1985), составляет 1—4 яйца, редко более, что является случаями откладки яиц несколькими самками. Из 429 кладок, обнаруженных в Англии, гнезда, содержащие 5 и 7 яиц, составляли около 1 %, в Швейцарии кладки из 5-ти яиц — 1 % (Spencer, 1953; Heim, 1974; цит. по S. Cramp (1985)).

Указан в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на наблюдения К. Spencer (1953).

Charadrius hiaticula L. — Галстучник.

Кладки, содержащие по 5 яиц, наблюдали в годы с высоким паводком и плотностью гнездования (1998—1999) в пойме реки Припяти (Беларусь) П.В. Пинчук, Э.А. Монгин и С.В. Мороз (2002).

Charadrius dubius Scop. — Малый зуёк.

На островах в устье Вислы (Польша) наблюдали редкие случаи внутривидовых подкладок яиц у малого зуйка (Bukacinski, Bukacinska, 1992). На ю.-в. Мещерской низменности кладки с 5-ю яйцами обнаружены в 2-х гнездах (2,4 %, n=84) (Нумеров и др., 1995).

Charadrius melodus Ord — Желтоногий зуёк.

Указан в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на D. Hussell, J. Woodford (1965).

Charadrius alexandrinus L. — Морской зуёк.

Два случая внутривидового паразитизма зарегистрированы в Турции (Blomqvist et al., 2002).

Charadrius montana (Townsend) — Горный зуёк.

7.05.1983 г. в шт. Колорадо (США) найдена кладка из 4 яиц, в которой 1 яйцо было слабо пигментировано и весило меньше остальных яиц. Обычно в кладке — 2—3 яйца (n=200) (Hamas, Graul, 1985).

Сем. Scolopaciidae — бекасовые

Limosa limosa (L.) — Большой веретенник.

В 1978—1983 гг. в Предуралье и Зауралье среди 7 кладок веретенника выявлено 2 (28,6 %) кладки, яйца в которых отложены несколькими самками (Калинин, 1984). В 1978 г. на оз. Езерище (Витебская область) из 22-х гнезд веретенника 3 (13,6 %) содержали по 5 или 6 яиц. В 1980 г. среди 19 гнезд в одном (5,3 %) обнаружено 5 яиц, а в 1982 г. в 2-х (9,1 %, n=22) по 5 и 6 яиц. (Козлов, 1986).

Случаи внутривидового паразитизма известны давно (Haverschmidt, 1963; цит. по Y. Yom-Tov (2001).

Limosa fedoa (L.) — Пятнистый веретенник.

В 1984 г. (необычно засушливый) в провинции Саскачеван (Канада) зарегистрирован случай внутривидового гнездового паразитизма (Colwell, 1986).

Tringa totanus (L.) — Травник.

В 1978 г. на оз. Езерище (Витебская область) из 9-ти гнезд травника одно (11,1 %) содержало 5 яиц. В 1982 г. еще в одном (6,7 %, n=15) гнезде было 6 яиц (Козлов, 1986).

В 1981—1986 гг. в окрестностях с. Виноградово (Московская область) из 59-ти гнезд с полными кладками в 53-х (89,8 %) содержалось по 4 яйца, по 2—3 яйца обнаружены в 4-х случаях, а две кладки (3,4%) содержали по 5 и 6 яиц (Морозов, 1988).

Tringa stagnatilis (Bech.) — Поручейник.

В 1981—1986 гг. в окрестностях с. Виноградово (Московская область) из 49-ти гнезд с полными кладками 46 (93,9 %) содержали по 4 яйца, одно — 3 яйца, а две кладки — по 6 и 8 яиц (Морозов, 1988). Кладки из 6-ти и 8-ми яиц находятся в оологической коллекции зоологического музея МГУ, регистрационные № Q-1440 и Q-1442. Другие 15 кладок коллекции содержат по 3—4 яйца.

По наблюдениям в Чехословакии, кладки, содержащие 5—7 яиц, отложены двумя самками (Balát et al., 1977).

Catantophorus semipalmatus (Gm.) — Перепончатопалый улит.

В 1984 г. в провинции Саскачеван (Канада) зарегистрирован случай внутривидового гнездового паразитизма (Colwell, 1986).

Tringa (Actitis) hypoleucos L. — Перевозчик.

26.06.1986 г. на отмели горной речки Оберенгадине (Швейцария) обнаружена кладка, состоящая из 8-ми яиц двух самок (Maurizio, 1987). По наблюдениям

в Чехословакии, кладки перевозчика, содержащие по 6—7 яиц, отложены двумя самками (Balát et al., 1977).

Arenaria interpres (L.) — Камнешарка.

Из 484 кладок осмотренных на сев. Европы, по 3—4 яйца содержали 99 %, кладки из 5-ти яиц — около 1 % (Väisänen, 1969; цит. по S. Cramp (1985)). Среди 81 кладки камнешарок на островах Белого моря одна (1,2 %) содержала 5 яиц (Белопольский, Бианки, Коханов, 1970).

Scolopax rusticola L. — Вальдшнеп.

В Англии среди 462 кладок вальдшнепа 5 % содержали по 5 яиц и около 1 % — по 6 яиц (Alexander, 1945; Morgan, Shorten, 1974; цит. по S. Cramp (1985)). Указан в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на М.А. Alexander (1946).

Scolopax minor Gm. — Американский вальдшнеп.

Указан в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на F. Lincoln (1951).

Gallinago gallinago (L.) — Бекас.

В оологической коллекции зоологического музея МГУ содержатся 42 кладки бекаса (с 2-мя яйцами — 1, с 3-мя — 7, с 4-мя — 33). Одна (2,4 %) кладка (№ Q1829) содержащая 5 яиц, обнаружена М.И. Головушкиным 10.06.1971 г. в ур. Оболонь (Украина, окрестности Киева).

Calidris alba (Pall.) — Песчанка.

В 1978 г. на с.-в. Таймырского п-ва среди 20 осмотренных кладок — одна (5 %) содержала 7 яиц, все другие по 4 яйца (Леонович, Вепринцев, 1980). По данным авторов, в этот год в конце июня снег закрывал почти всю тундру.

Calidris minuta (Leisler) — Кулик-воробей.

В оологической коллекции зоологического музея МГУ содержится кладка (№ Q1691) из 7 яиц. Эта кладка обнаружена П.С. Томковичем 23.06.1983 г. на Сев. Таймыре у р. Ленивой. Другие кладки коллекции содержат по 3 (n=6) или 4 (n=25) яйца.

Сем. Phalaropodidae — плавунчиковые

Phalaropus tricolor (Viell.) — Американский плавунчик.

В 1984 г. в провинции Саскачеван (Канада) зарегистрирован случай внутривидового гнездового паразитизма (Colwell, 1986).

Phalaropus lobatus (L.) — Круглоносый плавунчик.

А.А. Кищинский со ссылкой на другое исследование приводит два случая находок гнезд с 8-ю яйцами, отложенными двумя самками в одно гнездо (W.M. Congreve, S.W. Freme, 1930; цит. по А.А. Kistchinski (1975)).

Phalaropus fulicarius (L.) — Плосконосый плавунчик.

Зарегистрированы случаи находок кладок, содержащих по 6—7 яиц (А. Кое-ниг, 1911; А.С. Bent, 1927; S. Bengtson; все цит. по А.А. Kistchinski (1975)).

Сем. Stercorariidae — поморниковые

Stercorarius skua lonnbergi (Brunnich) — Большой поморник.

Указан в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на С. Millar et al. (1994).

Сем. Laridae — чайковые

Larus delawarensis Ord — Делавэрская чайка.

Анализ музейных материалов и литературных данных показал, что у делавэрской чайки очень крупные (сдвоенные) кладки составляют 1,9% (Conover, 1984).

В мае—июне 1980 г. в 51 колонии делавэрских чаек на озерах Эри, Онтарио и Гурон (Канада) доля кладок с 4-мя яйцами (в различных колониях) варьировала от 0,82% до 10,7%, с 5—7-ю яйцами — от 0,01% до 0,4% (Fetteroli et al., 1984; Fetteroli, Blokpoel, 1984).

Larus canus L. — Сизая чайка.

На островах в устье Вислы (Польша) внутривидовые подкладки яиц у сизой чайки наблюдали в 2—3 % гнезд (Bukacinski, Bukacinska, 1992). По наблюдени-

ям в Чехословакии, кладки, содержащие по 5—6 яиц, отложены двумя самками (Balát et al., 1977).

Larus argentatus Pont. — *Серебристая чайка*.

В 1946 г. в Астраханском заповеднике (Дамчикский участок) найдено гнездо с 4-мя яйцами (0,8 % n=121). Одно яйцо отличалось от трех остальных своей формой, размерами, совершенно иным тоном окраски и распределением пятен. Несомненно, оно было отложено другой самкой (Данилов, 1948).

Объединенные данные по некоторым территориям России показали, что кладки из 4-х яиц отмечены практически везде и составили 0,4—0,9 %, в среднем — 0,7 % от общего числа осмотренных (n=2438) (Модестов, 1967; Бианки, 1967; Скрябин, Шароглазов, 1974; Зубакин, 1975; Попов, 1979). Среди 251 кладки в районе Киевской ГЭС 0,5% содержала 4 яйца (Гарилюк, Грищенко, 1996).

Кроме указанных, случаи внутривидового паразитизма отмечены J. Burger, цит. по F. Rohwer, S. Freeman (1989).

Larus occidentalis — *Западная чайка*.

Анализ музейных коллекций показал, что у западных чаек очень крупные (двоенные) кладки составляют 1,8% (Conover, 1984).

Larus ichthyaëtus Pall. — *Черноголовый хохотун*.

Ю.А. Самородов (1985) со ссылкой на наблюдения В.П. Шепелева в 1964—1965 гг. отмечает на оз. Жарколь встречи кладок с пятью яйцами.

Larus ridibundus L. — *Озёрная чайка*.

На озере Тёлинымме (Эстония) обнаружена кладка озерной чайки с 10-ю яйцами (Saluri, 1961). В Польше доля кладок, содержащих яйца 2-х самок, составила 6,04 % (n=116) (Bochenski, 1962). По наблюдениям в предшествующие годы — 4,24 % (n=118) (Fredrikson, 1940, цит. по Z. Bochenski, 1962) и 1,19 % (n=421) (Ytreberg, 1956, цит. по Z. Bochenski, 1962). В Предуралье и Зауралье отмечено 27 (20,9 %, n=129) кладок чайки, яйца в которых отложены несколькими самками (Калинин, 1984). На островах в устье Вислы (Польша) внутривидовые подкладки яиц у озерной чайки наблюдали в 8—10 % гнезд (Bukacinski, Bukacinska, 1992). На ю.-в. Мещерской низменности кладки с 4 и 5-ю яйцами обнаружены в 25-ти и 2-х гнездах (2,6 и 0,2 %, соответственно, n=947) (Нумеров и др., 1995). При содержании птиц в неволе также отмечен внутривидовой паразитизм и отсутствие поведения дискриминации чужих яиц хозяевами гнезда (Phijn, Groothuis, 1985).

Larus minutus Pall. — *Малая чайка*.

В 1978—1983 гг. в Предуралье и Зауралье среди 80 кладок малой чайки выявлено 23 (28,7 %) кладки, яйца в которых отложены несколькими самками (Калинин, 1984).

Ранее случаи внутривидового паразитизма описаны F. Haverschmidt (1946), цит. по Y. Yom-Tov (2001).

Larus tridactylus (*Rissa tridactyla*) (L) — *Обыкновенная моевка*.

В колониях моевок на Восточном Мурмане в 1937—1940 гг. В.М. Модестовым (1967) обнаружено две (0,5 %) кладки с 4-мя яйцами (n=425). В 1941 г. на птичьих базарах заповедника «Семь островов» некоторые гнезда моевок содержали по четыре яйца, причем одно из них отличалось от других окраской, формой и размером. Все гнезда, в которых находили такие яйца, были в наиболее плотных и многочисленных колониях моевок, где большое количество гнезд было расположено вплотную друг к другу. По окраинам таких колоний всегда держалось некоторое количество птиц, не имевших гнезд (Данилов, 1948).

Chlidonias hybrida (Pall.) — *Белошекая крачка*.

В низовьях р. Атрек среди 14 кладок белошекой крачки одно гнездо (7,1 %) с 5-ю яйцами состояло из кладок двух самок (Караваев, 1979). Случаи внутривидовых подкладок яиц отмечены в Намибии (Jamieson et al., 2000).

Chlidonias leucoptera (Temm.) — Белокрылая крачка.

В 1978—1983 гг. в Предуралье и Зауралье среди 30 кладок белокрылой крачки выявлено 4 (13,3 %) кладки, яйца в которых отложены несколькими самками (Калинин, 1984).

Chlidonias nigra (L.) — Черная крачка.

В 1978—1983 гг. в Предуралье и Зауралье среди 30 кладок черной крачки выявлено 6 (20,0 %) кладок, яйца в которых отложены несколькими самками (Калинин, 1984).

Sterna hirundo L. — Речная крачка.

В низовьях Тилигульского лимана гнезда с аномальными кладками располагались в пределах колонии с нормальным количеством яиц. Общее количество гнезд в колонии — 292; среднее количество яиц в гнезде — 2,3; количество аномальных кладок — 19 (6,5 %), среднее количество яиц в них — 5,7. По фону и окраске яйца в аномальных кладках не отличаются от яиц нормальных кладок, но в пределах одной аномальной кладки выделялись хорошо различимые группы яиц (по 2—3 яйца) со сходным характером фона и окраски (Стойловский, 1991). В 1978—1983 гг. в Предуралье и Зауралье среди 30 кладок речной крачки выявлено 9 (30,0 %) кладок, яйца в которых отложены несколькими самками (Калинин, 1984).

Случаи внутривидового паразитизма отмечены ранее I.C.T. Nisbet; цит. по F. Rohwer, S. Freeman (1989).

Sterna caspia Pallas — Чеграва.

Указана в списке Ф. Ровера и С. Фримана (Rohwer, Freeman, 1989) со ссылкой на наблюдения Ф. Кутберта.

Sterna dougallii Montagu — Розовая крачка.

Обычный размер кладки крачки, по сводке С. Крэмп (1985), составляет 1—2 яйца. В шт. Массачусетс (США) 3-яйцевые кладки составляли 1,1 % (I.C.T. Nisbet; цит. по S. Cramp, 1985). По наблюдениям на о-вах Вест-Индии в 1985 г., кладки из 3—4 яиц обнаружены в 11 гнездах (0,7 %, n=1455). В норме кладка яиц у розовой крачки здесь составляет 2 яйца (Norton, 1988). В Карибском море (о. Пуэрто-Рико и Виргинские острова) 3 кладки крачек содержали даже по 7 яиц (Shealer, Zurovchak, 1995).

Sterna fuscata L. — Темная крачка.

В 1971—1972 гг. на о. Манана (Гавайи) среди 91 кладки из одного яйца состояла 81 (норма), а 10 (10,98 %) кладок содержали по два яйца (Brown, 1975). Последующий анализ музейных материалов и литературных данных показал, что у темных крачек крупные (сдвоенные) кладки составляют 12,3 % (Conover, 1984).

Sterna albifrons Pall. — Малая крачка.

Анализ материалов музейных коллекций и литературных данных показал, что у малой крачки очень крупные (сдвоенные) кладки составляют 7,1 % (Conover, 1984). В низовьях р. Атрек среди 143 кладок малой крачки две содержали по 4 и 5 яиц (1,4 %) (Караваев, 1979). На озере Сарыкамыш (Туркмения) найдена кладка, содержащая 6 яиц (Чернов, 1990).

Sterna bergii Licht. — Большая хохлатая крачка.

Размер кладки крачки Берга в Австралии составляет 1 яйцо, однако около 1 % пар имели по 2 яйца в гнезде (Smith, 1992).

Anous stolidus (L.) — Обыкновенная глупая крачка.

Нормальные кладки крачки состоят из одного яйца, но в 1971—1972 гг. на о. Манана (Гавайи) 1,5 % кладок содержали по два яйца (Brown, 1975).

Сем. Rynchopidae — водорезовые

Rynchops nigra L. — Черный водорез.

Указан в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на данные R.M. Erwin (1977).

Отряд *Columbiformes* — голубеобразные

Сем. *Columbidae* — голубиные

Columba livia L. — Сизый голубь.

Указан в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на D. Goodwin (1977).

Columba palumbus L. — Вяхирь.

Обычный размер кладки вяхиря составляет 1—2 яйца. Кладки, содержащие по 3—4 яйца, являются случаями откладки яиц несколькими самками в одно гнездо (Cramp, 1985). В Англии доля кладок, содержащих по 3 яйца, составляла 0,2 % (n=926). В Финляндии — 0,5 % и с 4-мя яйцами — 0,2 % (n=555) (Murton, 1958; Saari, 1979; цит. по S. Cramp (1985)). В списке Y. Yom-Tov (2001) приведен со ссылкой на работу R. Murton (1965).

Columba oenas L. — Клинтух.

Размер кладки клинтуха, как и большинства других голубиных, составляет 2 яйца, иногда — 1. Кладки, содержащие по 3—6 яиц, являются случаями откладки яиц несколькими самками в одно гнездо (Cramp, 1985). В Бельгии из 156 кладок, отложенных 42 парами, по 1—2 яйца содержали 85% кладок, 3 яйца — 9 %, по 4 яйца — 3 %, 5 — 1 % и 6 яиц — 2 % кладок (Delmee, 1954; цит. по S. Cramp, 1985).

Streptopelia turtur (L.) — Обыкновенная горлица.

Указана в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на D. Shoham (1975).

Streptopelia risoria — Американская кольчатая горлица.

Указана в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на D. Goodwin (1977).

Streptopelia capicola (Sundevall) — Южноафриканская горлица.

Указана в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на E.K. Urban et al. (1986).

Streptopelia senegalensis (L.) — Малая горлица.

Указана в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на D. Shoham (1975).

Oena capensis (L.) — Капская горлица.

Указана в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на E.K. Urban et al. (1986).

Zenaida macroura (L.) — Плачущая горлица.

Указана в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на H. Weeks (1980).

Отряд *Cuculiformes* — кукушкообразные

Сем. *Cuculidae* — кукушковые

Coccyzus rutilus Strickland — Карликовая американская кукушка.

Наблюдениями за 4-мя мечеными самками кукушки в районе Кали (Колумбия) установлены случаи внутривидовых подкладок яиц (Ralph, 1975).

Coccyzus erythrophthalmus (Wilson) — Черноклювая американская кукушка.

Указана в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на P.J. Baicich, C.J.O. Harrison (1997).

Coccyzus americanus (L.) — Желтоклювая американская кукушка.

В Блумингтоне, шт. Индиана (США), с 1959 по 1973 г. наблюдали за размножением желтоклювой кукушки, но только в 1970 г. зарегистрированы два случая внутривидового паразитизма. Год характеризовался обилием цикад. Репродукционный период был сдвинут и по срокам совпадал с пиком численности цикад (Nolan, Thompson, 1975).

В шт. Канзас (США) в 1981 г., когда наблюдалось массовое размножение цикад, средний размер кладки кукушки (3,8 яиц) оказался значительно выше,

чем в другие годы (3,19). В крупных кладках обнаружена существенная разница в развитии эмбрионов, а анализ белка показал принадлежность их разным самками (Fleischer, Murphy, Hunt, 1985).

Coccyzus melanocoryphus Vieillot — Галапагосская американская кукушка.

Указана в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на данные Н. Sick (1993).

Geococcyx californianus (Lesson) — Калифорнийская кукушка-подо-рожник.

Указана в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на наблюдения А. Miller (1946).

Отряд *Apodiformes* — стрижеобразные

Сем. *Trochilidae* — колибри

Glaucis hirsuta (Gm.) — Краснохвостый отшельник.

Указан в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на данные F. Haverschmidt (1968).

Threnetes ruckeri (Bourcier) — Полосатохвостый бородатый колибри.

Указан в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на А.Ф. Skutch (1973).

Отряд *Coraciiformes* — ракшеобразные

Сем. *Meropidae* — щурковые

Merops bullockoides (Vieill.) — Белолобая щурка.

В 1982—1984 гг. в национальном парке Озеро Накуру (Кения) ежегодно в зависимости от климатических условий и обилия насекомых в размножении не участвовало 15—45 % половозрелых особей белолобых щурок. Большинство неразмножающихся птиц выполняли функции помощников гнездящихся пар. В 17 % обследованных гнезд отмечен внутривидовой паразитизм (Emlen, Demong, 1984). Позднее здесь же обследовано 97 птенцов из 65 гнезд и 158 взрослых птиц методом электрофореза белков. Среди птенцов 7 (7,2 %) оказались неродственными одному или обоим родителям (Emlen, Wrege, 1986; Wrege, Emlen, 1987).

Merops apiaster L. — Золотистая щурка.

Наблюдениями в 1971—1999 гг. в среднем течении р. Оки установлено, что отдельные кладки щурки содержат увеличенное число яиц. На долю кладок с 8-ю яйцами приходится 0,8 %, с 9-ю — 0,3 % и с 10-ю — 0,2 % (n=2377). В то же время сведений о возможной принадлежности яиц нескольким самкам не приводится (Лавровский, 2000).

Отряд *Passeriformes* — воробьинообразные

Сем. *Tyrannidae* — тиранновые

Tyrannus tyrannus L. — Королевский тиранн.

Генетическими методами доказано, что среди 85 птенцов тиранна (Сев. Мичиган, США) доля не связанных родственными отношениями с одним или обоими предполагаемыми родителями составляла 39 % (McKittrick, 1990).

Сем. *Alaudidae* — жаворонковые

Galerida cristata L. — Хохлатый жаворонок.

4—6.06.1987 г. близ Бранденбурга (Германия) в гнезде хохлатого жаворонка 4 яйца появились за 52 часа. Это, а также повышенная вариабельность яиц, свидетельствуют, что яйца принадлежали различным самкам (Müller, 1989).

Сем. *Hirundinidae* — ласточковые

Tachycineta bicolor (Vieillot) — Древесная американская ласточка.

Указана в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на наблюдения М.Р. Lombardo (1988). Внутривидовые подкладки отмечены также J.T. Lifjeld et al. (1993).

Progne subis (L.) — Пурпурная лесная ласточка.

Внутривидовой гнездовой паразитизм отмечен в 36 % из 394 обследованных гнезд на с.в. штата Оклахома (Morton et al., 1990; Davis, 1998).

Riparia riparia (L.) — Береговая ласточка.

В Кемеровской области в 1977—1980 гг. осмотрено более 250 кладок, среди которых встречены (единично) кладки, содержащие по 7, 8 и 9 яиц (Маркс, 1986). Методом ДНК-дактилоскопии среди 45 выводков ласточки в 4 % установлены факты подкладки яиц. Доля таких птенцов от общего их количества составила 1,8 % (Alves, Bryant, 1998). Кроме указанных, случаи внутривидового паразитизма отмечены в работе J.L. Hoogland, P.V. Sherman (1976), цит. по Y. Yom-Tov (2001).

Hirundo rustica L. — Деревенская ласточка.

Случаи внутривидовых подкладок яиц (3—33 % кладок) зарегистрированы в местах с высокой плотностью гнездования (Møller, 1987c). Среди ~1000 гнезд деревенской ласточки, осмотренных в различных р-нах Ставропольского края (за 17 лет), кладки из 7 яиц (птенцов) зарегистрированы в 8 гнездах, одно гнездо с 8-ю птенцами и одна кладка из 10 яиц (Хохлов, Мельгунов, 1991).

Petrochelidon spilodera Sudevall — Южноафриканская горная ласточка.

Случаи внутривидового паразитизма отмечены R. Earle 1986a; цит. по R. MacWhirter (1989).

Petrochelidon pyrrhonota (Vieillot) — Белолобая (горная) ласточка.

В 1982—1987 гг. на биологической станции университета шт. Небраска (США) в колонии ласточек визуально наблюдали 27 случаев откладки яиц в гнезда соседей. Процент гнезд с подложенными яйцами составил, по мнению авторов, 22—43 % гнезд (Brown, 1984; Brown, Bomberger Brown, 1988; 1989; 1990).

Кроме указанных, случаи внутривидового паразитизма отмечены A.P. Smyth et al. (1993), цит. по Y. Yom-Tov (2001).

Petrochelidon ariel (Gould) — Красивая горная ласточка.

Методом анализа полиморфизма белков внутривидовой паразитизм обнаружен у горной ласточки (Manwell, Baker, 1975; цит. по Kendra et al., 1988).

Сем. Motacillidae — трясогузковые

Anthus spinoletta (L.) — Горный конёк.

Методом ДНК-дактилоскопии выявлены случаи успешных внебрачных копуляций и внутривидовых подкладок яиц в 25 % обследованных гнезд (Schlapfer, 1994).

Указан также в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на H. Reyer et al. (1997).

Сем. Laniidae — сорокопудовые

Lanius cristatus L. — Сибирский жулан.

В одном из 24-х гнезд сибирского жулана в долине Средней Лены обнаружена кладка, содержащая 8 яиц (Ларионов, Борисов, 1975; цит. по З.З. Борисову, 1987). Каких-либо указаний о возможной подкладке яиц не приводится.

Lanius collurio L. — Сорокопуд-жулан.

А.П. Шаповалом (1988) в 1979—1982 гг. среди 41 осмотренной кладки жулана в Полтавской области отмечена одна, которая содержала 8 яиц (2,4 %). Однако происхождение такой крупной кладки точно не установлено.

Сем. Troglodytidae — крапивниковые

Troglodytes aëdon Vieillot — Домовый крапивник.

В Ю.-В. Вайоминге (США) в 1982—1986 гг. 9 % гнезд содержали яйца конспецифичных особей (Finch, 1990). Факты внутривидовых подкладок отмечены в 5 (4,1 %) из 123 гнезд, за которыми вели наблюдения (Оттава, Канада, 1984—1987 гг.) (Picman, Belles-Isles, 1988; Dillingham, 1994). Одна из кладок крапив-

ника, содержащая 12 яиц, была отложена более чем одной самкой (Dillingham, 1994).

Сем. Mimidae — пересмешниковые

Mimus polyglottos (L.) — Многоголосый пересмешник.

Указан в списке F. Rohwer, S. Freeman (1989) со ссылкой на наблюдения К. Derrickson.

Сем. Turdidae — дроздовые

Sialia sialis (L.) — Восточная сиаля.

Электрофоретический анализ белков крови (257 особей из 57 выводков) показал, что в 15 % выводков существует хотя бы 1 птенец с другим набором белков крови, что свидетельствует о факте подкладки яйца другой самкой (Gowaty, Karlin, 1983; 1984; Gowaty, Bridges, 1991).

Turdus pilaris L. — Дрозд-рябинник.

В Южной Норвегии в 1981—1983 гг. зарегистрировано два (7,7%, n=26) случая внутривидового паразитизма (Håland, 1986).

Turdus grayi Bonaparte — Дрозд Грея.

Указан в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на A. Dryrez (1983).

Turdus migratorius L. — Странствующий дрозд.

Указан в списке R. MacWhirter (1989) со ссылкой на P.A. Gowaty, J.C. Davies (1986).

Сем. Timaliidae — тимелиевые (кустарницы)

Turdoides plebejus (Cretsch.) — Суданская дроздовая тимелия.

В Нигерии обнаружены три кладки тимелии, содержащие яйца двух самок. Яйца резко различались по окраске, размерам, форме и массе (Serle, 1977).

Сем. Sylviidae — славковые

Acrocephalus agricola (Jerdon) — Индийская камышевка.

На Азово-Черноморском побережье Украины величина полной кладки у индийской камышевки — 3 (10,4 %) — 4 (37,5 %) — 5 (47,9 %) — 6 (4,2 %) яиц. Одна из кладок содержала 8 яиц и включала яйца 2-х цветовых морф, что свидетельствует об откладке яиц двумя самками (Дядичева, Кошелев, 1998).

Acrocephalus scirpaceus (Herm.) — Тростниковая камышевка.

На Азово-Черноморском побережье Украины нормальный размер кладки у тростниковой камышевки — 4—6 яиц. Одна из кладок содержала 8 яиц, что, вероятно, свидетельствует об откладке яиц двумя самками (Дядичева, Кошелев, 1998).

Phylloscopus trochilus (L.) — Пеночка-весничка.

В Норвегии методом ДНК-дактилоскопии доказан внутривидовый паразитизм у веснички. Один случай (5 %) из 20 кладок (Bjornstad, Lifjeld, 1997).

Сем. Muscipidae — мухоловковые

Ficedula hypoleuca (Pall.) — Мухоловка-пеструшка.

Случай находок гнезд, содержащих яйца более чем одной самки, известны давно (Creutz, 1955). Откладку яиц 2-мя самками в одно гнездо наблюдали в 2-х (0,5 %) случаях из 442-х (Löhr, 1964). В Томске и окрестностях в 1987—1990 гг. среди 815 кладок обнаружено шесть, отложенных двумя самками. Однако три кладки насиживали обе самки попеременно, что ближе к кооперативному гнездованию. Три другие кладки (0,37 %) отнесены к внутривидовым подкладкам яиц (Куранов, Килин, Баяндин, 1991). В Германии в одном из трех крупных выводков (по 9 птенцов) мухоловки-пеструшки один птенец не был генетически связан ни с одним из выкармливающих взрослых (Lubjuhn, Winkel, Brun, 1998). В Карелии А.В. Артемьевым (1998) зарегистрировано 7 случаев откладки яиц двумя самками в одно гнездо, однако такие двоянные кладки, как указывает автор, появлялись после исчезновения первой самки и продолжения кладки дру-

гой самкой. Кладки содержали: 7 яиц (3+4; 2+5; 5+2), 8 яиц (3+5), 9 (7+2) и 10 яиц (6+4).

Случаи внутривидового паразитизма отмечены также в работах G. Hogstedt unpubl., cited in Håland (1986); цит. по R. MacWhirter (1989), H.P. Gleter, H. Tegelstrom (1992); цит. по Y. Yom-Tov (2001).

Сем. Paridae — синицевые

Parus montanus Bald. — Буроголовая гаичка.

Указана в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на M. Orell et al. (1997).

Parus major L. — Большая синица.

Случаи встреч кладок очень больших размеров (18 и более яиц) описаны давно (Makatsch, 1976; Нумеров, 1978, и др.). Подтверждения же принадлежности яиц в подобных кладках нескольким самкам недавно получены с использованием метода ДНК-дактилоскопии N. Verboven, A.C. Mateman (1997), цит. по Y. Yom-Tov (2001).

Сем. Sittidae — поползневые

Sitta europaea — Обыкновенный поползень.

В Германии обнаружено несколько кладок поползня с 10—13 яйцами (Kuhk, 1979).

Сем. Nectariniidae — нектарницевые

Nectarinia osea (Bonaparte) — Палестинская нектарница.

Среди 80-ти птенцов нектарницы, проанализированных методом ДНК-дактилоскопии, выявлено 36 (45 %), у которых присутствовали генетические характеристики, не обнаруженные у родителей-хозяев гнезд (Zilberman et al., 1992; Zilberman et al., 1999, цит. по Y. Yom-Tov (2001)).

Сем. Emberizidae — овсянковые

Ammodramus sandwichensis (Gm.) — Саванная овсянка.

Вблизи залива Лаперуза (пров. Манитоба, Канада) 23.06. 1977 г. обнаружено одно (1,3 %) гнездо овсянки, содержащее яйца двух самок (10 яиц). Средняя кладка в этом районе составляет $4,74 \pm 0,55$ (от 3 до 6 яиц, $n=80$) (Weatherhead, Robertson, 1978).

Spizella passerina Bechstein — Обыкновенная воробьиная овсянка.

Указана в списке F. Rohwer, S. Freeman (1989) со ссылкой на наблюдения A.L.A. Middleton.

Spizella pusilla (Wilson) — Малая воробьиная овсянка.

Указана в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на S.C. Petter et al. (1990).

Сем. Parulidae — американские славковые, или лесные певуны

Dendroica petechia (L.) — Золотистый лесной певун.

Указан в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на S. Sealy et al. (1989).

Сем. Icteridae — трупияловы (американские иволги, касики)

Xanthocephalus xanthocephalus (Bonaparte) — Желтоголовый трупиял.

В нац. парке Коламбия (окр. Вашингтона) уровень внутривидового гнездового паразитизма в популяции желтоголового трупияла в 1977—1990 гг. составлял 1,1 % ($n=1227$) (Harms, Beletsky, Orrians, 1991).

Agelaius phoeniceus (L.) — Красноплечий черный трупиял.

В нац. парке Коламбия (окр. Вашингтона) уровень внутривидового гнездового паразитизма в популяции красноплечевого черного трупияла в 1977—1990 гг. составлял 0,5 % ($n=7805$) (Harms, Beletsky, Orrians, 1991). Ранее случаи внутривидового паразитизма зарегистрированы G.H. Orrians; цит. по F. Rohwer, S. Freeman (1989).

Agelaius tricolor (Audubon) — Трехцветный чёрный трупиял.

Указан в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на J. Emlen (1941).

Quiscalus mexicanus (Gm.) — *Большехвостый гракл*.

Случаи внутривидового паразитизма описаны Б. Пиром и С. Силем (Peer, Sealy, 2000).

Quiscalus major Viell. — *Лодкохвостый гракл*.

В Южной Каролине (США) в 1986 г. обнаружено гнездо лодкохвостого гракла, в котором было 6 яиц (средняя величина кладки— 2,77, максимальная — 4 яйца) (Post, 1987).

Quiscalus quiscula (L.) — *Обыкновенный гракл*.

Указан в списке F. Rohwer, S. Freeman (1989) со ссылкой на наблюдения Н.Ф. Howe.

Один случай внутривидового паразитизма зарегистрирован в шт. Иллинойс (США) при осмотре 401 гнезда гракла (0,2 %) (Peer, Bollinger, 1997).

Euphagus cyanocephalus (Wagler) — *Блестящий малый трупиял*.

В нац. парке Коламбия (окр. Вашингтона) уровень внутривидового гнездового паразитизма в популяции блестящего малого трупияла в 1964—1965 гг. составлял ~3 % (Harms, Beletsky, Orians, 1991). Ранее факты внутривидового паразитизма отмечены G.H. Orians; цит. по F. Rohwer, S. Freeman (1989).

Molothrus badius (Vieillot) — *Бурокрылый коровий трупиял*.

Случаи совместных кладок и внебрачные копуляции (2,5 %) отмечены в 1976—1979 гг. при изучении репродуктивного поведения трупияла (Fraga, 1991).

Dolichonyx oryzivorus (L.) — *Рисовый трупиял*.

Генетическими методами показано, что в 38 % гнезд один птенец вылупляется из подложенного яйца (Bollinger, Gavin, 1991).

Сем. *Fringillidae* — *вьорковые*

Chloris chloris (L.) — *Обыкновенная зеленушка*.

Указана в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на данные J.F. Monk (1954).

Spinus (Carduelis) tristis (L.) — *Американский чиж*.

Указан в списке F. Rohwer, S. Freeman (1989) со ссылкой на наблюдения A.L.A. Middleton.

Сем. *Estrildidae* — *вьорковые ткачики*

Estrilda paludicola Heuglin — *Болотный астрильд*.

Указан в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на D. Goodwin (1982).

Amandava amandava (L.) — *Тигровый астрильд*.

Указан в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на наблюдения D. Goodwin (1982).

Taeniopygia guttata (Vieillot) — *Зебровая амадина*.

Методом ДНК-дактилоскопии установлено, что 30% кладок амадины содержали птенцов от внепарных копуляций или из подложенных яиц (Birkhead et al., 1990). В сев. Виктории (Австралия) 10.11.1988 г. наблюдали подкладку яйца чужой самкой (из соседнего гнезда), пока хозяева отсутствовали (Dunn, 1991).

Lonchura cantans (Gm.) — *Серебряноклювая амадина*.

Указана в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на данные D. Goodwin (1982).

Lonchura malabarica (L.) — *Малобарская амадина*.

По наблюдениям в шт. Пенджаб (Индия), из 14 гнезд мунии в 3-х (21,4%) отмечены внутривидовые подкладки яиц. В одном гнезде 6 яиц появилось при вылуплении птенцов, в другом 6—8-е яйца отложены через 5—7 дней после завершения хозяином гнезда кладки из 5 яиц, в третьем 5-е и 6-е яйца кладки отложены в один день (Dhindsa, 1983b).

Lonchura bicolor (Fraser) — *Черно-белая амадина*.

Lonchura punctulata (L.) — Чешуйчат(огруд)ая амадина.

Lonchura kelaarti (Jerdon) — Златопоясничная амадина.

Указаны в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на исследования D. Goodwin (1982).

Сем. Ploceidae — ткачиковые

Passer domesticus (L.) — Домовый воробей.

А.И. Ильенко (1976) приводит сведения о находках в Узбекистане очень больших кладок воробья с 8 и 9 яйцами со ссылкой на исследование Т. Аринкиной и И. Колесниковой (1927). Кроме того, отмечено явное преобладание разновозрастных птенцов в крупных кладках (Ильенко, 1976), что также является одним из признаков внутривидового паразитизма. В шт. Делавэр (США) наблюдениями и электрофорезом обнаружены генетически чужие яйца в 8 (8,5 %) кладках из 94-х (Kendra, Roth, Tallamy, 1988). В Сан-Хосе (Коста-Рика) средняя величина кладки домового воробья составляет $2,0 \pm 0,63$ яйца. В одном из гнезд обнаружена кладка из 10-ти яиц (Fleischer, 1982). Методом ДНК-дактилоскопии среди 11-ти птенцов пары воробьев обнаружен один птенец, у которого было много фрагментов минисателлитной ДНК, отсутствующих у обоих родителей (Burke, Bruford, 1987). В плотной колонии воробьев, наряду с внебрачным происхождением отдельных птенцов отмечен один случай (1,8 %) внутривидовой подкладки яйца (Veiga, Boto, 2000). Кроме указанных, случаи внутривидового паразитизма отмечены в работе J. Wetton et al. (1987), цит. по Y. Yom-Tov (2001).

Passer indicus (Jard. et Selby) — Индийский воробей.

На озере Сарыкамыш (Ташаузская обл., Туркмения) найдено гнездо воробья с 14-ю яйцами, принадлежавшими двум самкам (Чернов, 1990).

Passer moabiticus Trist. — Месопотамский воробей.

Указан в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на Y. Yom-Tov (1980).

Passer melanurus (Müller) — Южноафриканский воробей.

Указан в списке R. MacWhirter (1989) со ссылкой на наблюдения R. Earle (1986).

Passer montanus (L.) — Полевой воробей.

В 1978—1981 в долине р. Уды (Западное Забайкалье) 3 (3,1 %) кладки из 96-ти содержали по 7 яиц, отложенных 2-мя и более самками (Доржиева, 1982; Доржиев, Доржиева, 1983). Случаи внутривидового паразитизма отмечены также J.D. Summers-Smith (1988), цит. по Y. Yom-Tov (2001).

Ploceus baglafecht (Daudin) — Черноухий ткач.

Ploceus ocularis (Hartl.) — Очковый ткач.

Ploceus xanthops (Hartl.) — Шафрановый ткач.

Ploceus bojeri (Cabanis) — Пальмовый ткач.

Указаны в списке F. Rohwer, S. Freeman (1989) со ссылкой на наблюдения S. Freeman (1988).

Ploceus taeniopterus Reich. — Северный масковый ткач.

В колониях масковых ткачей в окрестностях озера Баринго (Кения) средний уровень внутривидовых подкладок яиц в 1986—1988 гг. составил 22,8 % (колебания по годам — 25—35 %) (Jackson, 1988, 1992).

Ploceus intermedius (Ruppel) — Средний масковый ткач.

Указан в списке F. Rohwer, S. Freeman (1989) со ссылкой на S. Freeman (1988).

Ploceus velatus (Vieillot) — Чернолобый ткач.

Указан в списке F. Rohwer, S. Freeman (1989) со ссылкой на S. Freeman (1988).

Ploceus cucullatus (Müller) — Большой масковый ткач.

По наблюдениям J.K. Victoria, способность самок ткача различать свои и чужие яйца приводит к выбрасыванию значительного числа подложенных яиц (Victoria, 1972).

В 1984—1986 гг. в Гвинейской республике (Зап. Африка) среди осмотренных 147-ми кладок ткача нами выделены две основные окрасочные морфы: голубая и белая (Нумеров, 1989). В то же время наблюдалась различная степень голубизны фона яиц от бледной до интенсивной (бирюзовой). Обе морфы могут иметь точечный рисунок, также различающийся интенсивностью окраски (от светло-бежевого до ярко-рыжего). Сочетание всех этих особенностей создает индивидуальную окраску яиц каждой самки. В одной из кладок (0,7 %) нами обнаружены два яйца чисто голубой окраски и одно голубое с рыжим крапом. Кроме окраски, это яйцо выделялось также и размерами. Другой случай внутривидового паразитизма был зарегистрирован в колонии у дер. Ельсория. Гнездо содержало шесть 1—2-дневных птенцов ткача (1,3 %, n=76). Обычный же размер кладки составляет 1—3 яйца, в среднем — $1,86 \pm 0,03$ (Нумеров, 1989).

Ploceus nigerrimus Vieillot — *Болотный ткач*.

Указан в списке F. Rohwer, S. Freeman (1989) со ссылкой на S. Freeman (1988).

Ploceus rubiginosus Ruppel — *Каштановый ткач*.

Указан в списке F. Rohwer, S. Freeman (1989) со ссылкой на S. Freeman (1988).

Ploceus benghalensis (L.) — *Бенгальский ткач*.

По исследованиям в Пенджабе (Индия), размер кладки бенгальского ткача составил 2—5 яиц, в среднем — 3,2 яйца (n=146). Однако в 3-х кладках обнаружено по 7 яиц, 2 кладки содержали по 8 яиц и по одной кладке — 9 и 10 яиц. В некоторых из таких ненормально крупных кладок дополнительные яйца появлялись спустя несколько дней после завершения кладки. Доля паразитических яиц составляла у этого вида 5 % (Dhindsa, 1983).

Ploceus manjar (Horsf.) — *Маньярский ткач*.

По исследованиям в Пенджабе (Индия), размер кладки маньярского ткача составил 1—4 яйца, в среднем — 2,9 яйца (n=165). Обнаружено также две кладки по 6 яиц, а в некоторых кладках с 4-мя яйцами последнее яйцо появлялось спустя 13—18 дней после третьего яйца. Учитывая и эти кладки, доля паразитических яиц у маньярского ткача составляла 3 %. (Dhindsa, 1983).

Ploceus philippinus (L.) — *Ткач-байя*.

Ткачи всегда выбрасывали из гнезда яйца амадины (*Lonchura malabarica*), но ни разу не выбросили подложенные им яйца ткачей своего вида (Dhindsa, Sandhu, 1988). В списке Y. Yom-Tov (2001) приведена ссылка на работу M. Dhindsa (1990).

Euplectes afer (Gm.) — *Наполеонов бархатный ткач*.

Euplectes orix (L.) — *Огненный бархатный ткач*.

Euplectes capensis (L.) — *Толстоклювый бархатный ткач*.

Euplectes axillaris (Smith) — *Красноплечий бархатный ткач*.

Указаны в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на исследование G.L. Maclean (1993).

Сем. *Sturnidae* — скворцовые

Sturnus roseus (L.) — *Розовый скворец*.

В Карагандинской области (Казахстан) в 1955—1957 гг. в полных кладках розового скворца содержалось от 2-х до 5-ти, в среднем — 4,7 яйца на гнездо (n=26). В одном гнезде обнаружена кладка из 10 яиц (Степанов, 1960). В другой работе Е.А. Степанов (1987) указывает на выраженную колониальность гнездования розового скворца и приводит факты находок потерянных яиц самками.

Sturnus vulgaris L. — *Обыкновенный скворец*.

Описание см. отдельно, так как виду посвящен специальный раздел (6.3.2.).

Sturnus unicolor Temm. — *Черный скворец*.

На Корсике среди 94 полных кладок отмечено 18 (19 %) случаев внутривидового паразитизма (Verheyen, 1994). В двух колониях скворцов, расположенных в

Саламанке (Центр. Испания), в 1991—1994 гг. из 919 гнезд под наблюдением 226 (24,6 %) содержали подложенные яйца (от 19,1 до 27,5 % по годам). Наибольшее число случаев зарегистрировано в первой кладке (43,1—85,7 %, в среднем — 53,1 % от всех случаев за год). Доля первых кладок с внутривидовым паразитизмом составляла 10,3—16,4 %, в среднем — 13,1 % от общего числа осмотренных гнезд (Calvo et al., 2000).

Sturnus cineraceus Temm. — *Серый скворец*.

В 1992—1993 гг. из 290 обследованных гнезд 21,0 % содержал яйца 2-х и более самок (Япония) (Yamaguchi, 1997; Yamaguchi, Saitou, 1997). Высокая гибель подложенных яиц (около 74 %) происходит по причине откладки яиц в брошенные хозяевами гнезда (19 %), неудачного времени откладки по отношению к гнездовому циклу хозяина (38 %) и другим причинам (Yamaguchi, 2000).

Acridotheres tristis (L.) — *Обыкновенная майна*.

Методом электрофореза белков крови среди 9-ти выводков майны выявлен один (11 %) случай внутривидового паразитизма (Telecky, 1988).

Сем. Corvidae — вороновые

Gymnorhinus cyanocephalus Wied — *Западноамериканская сойка*

Указана в списке R. MacWhirter (1989) со ссылкой на C.H. Trost, C.L. Webb (1986).

Calocitta formosa (Swainson) — *Сорочья сойка*.

Указана в списке Й. Йом-Това (Yom-Tov, 2001) со ссылкой на T. Langen (1996).

Pica pica (L.) — *Сорока*.

Внутривидовой паразитизм у сороки зарегистрирован C.H. Trost, C.L. Webb (1986), цит. по R. MacWhirter (1989).

**Аннотированный список видов, у которых зарегистрированы
случаи внепарных (экстрапарных) копуляций**

Annotated check list of species with recorded extra-pair copulation cases

В контексте рассмотрения явления гнездового паразитизма в настоящем списке приведены только случаи копуляций в период перед или во время откладки яиц (фертильный период). Именно такие спаривания имеют потенциальную вероятность оплодотворения одного или нескольких яиц самцами, не входящими в состав пары. В отдельных случаях приведены наблюдения, описываемые авторами как факультативная полигиния или полиандрия. В то же время некоторые из них могут трактоваться и как внепарные спаривания.

In the context of investigation of nest parasitism, only cases of extra-pair copulation in the fertile period were done in the check-list. Some cases of facultative polygyny or polyandry also could be considered as extra-pair copulation.

Отряд *Sphenisciformes* — пингвинообразные

Сем. *Spheniscidae* — пингвины

Pygoscelis adeliae (Hombron et Jacquinot) — *Пингвин Адели*.

Случаи внепарных копуляций самок пингвинов Адели отмечены с самцами, приносящими гнездовой материал (Hunter, Davis, 1998).

Отряд *Procellariiformes (Tubinares)* — буревестникообразные, или трубконосые

Сем. *Procellariidae* — буревестниковые

Fulmarus glacialis (L.) — *Глупыш*.

Частота копуляций между членами разных пар глупыша составила 2,4 % (Hunter, Burke, Watts, 1992). Большинство копуляций в парах наблюдали за 34—21 день до откладки яйца. Максимальное число внепарных копуляций отмечено в период 39—9 дней до откладки яйца (Hunter, 1998).

Отряд *Pelecaniformes (Steganopodiformes)* — пеликанообразные, или веслоногие

Сем. *Phalacrocoracidae* — баклановые

Phalacrocorax carbo (L.) — *Большой баклан*.

В 1982—1997 гг. в Амстердамском зоопарке наблюдали копуляции самок большого баклана не только с самцом из пары прошедшего года, но и с другими самцами. В наблюдаемой колонии бакланов доля сохраняющихся на следующий год пар составляла 54 % (Grieco, Kortlandt, 2000).

Phalacrocorax aristotelis (L.) — *Длинноносый баклан*.

С помощью метода ДНК-дактилоскопии и полевых наблюдений на о. Мэй установлено, что среди 28 птенцов длинноносого баклана из 15 гнезд 18 % птенцов происходили не от самца из пары. Наблюдения, проводившиеся в предыдущие годы в той же колонии баклана, показали, что в 14,1 % случаев самцы копулировали не с той самкой, с которой имели общий выводок. При внебрачном спаривании самки обычно копулировали с самцами, которые не являются их ближайшими соседями (Graves et al., 1992). С использованием другого метода (микроструктурного исследования нитей ДНК) выявлено 22 % выводков, в которых по крайней мере один птенец не был родственным самцу своего гнезда. За два года наблюдали ~2000 спариваний, причем 17—22 % из них с партнером из другой пары (Graves, Ruano, 1992).

В другой колонии бакланов частота экстрапарного отцовства составила 9,3 %.

Доля выводков, содержащих более одного птенца, появившегося в результате экстрапарного оплодотворения, была равна 12,6 % (Graves, Ruano, Slater, 1993).

Отряд Ciconiiformes (Gressores) — аистообразные, или голенастые

Сем. Ardeidae — цаплевые

Bubulcus ibis (L.) — *Египетская цапля*.

Случаи внепарных копуляций самок в крупных колониях составляли 47,6 % от общего количества наблюдаемых (n=164) (McKilligan, 1990).

Сем. Threskiornithidae — ибисовые

Geronticus calvus (Bodd.) — *Лысый ибис*.

Спаривание между самкой и самцом, не входящими в одну пару регистрировали очень редко (Коріј, 1998).

Eudocimus albus (L.) — *Белый ибис*.

Случаи внепарных копуляций самок белого ибиса составляли 5,6 % от общего количества наблюдаемых (n=2157). 91,5 % внепарных копуляций отмечено в фертильный период. Часто копуляции происходили в присутствии самцов из пары, но какой-либо реакции с их стороны не отмечено (Frederick, 1987).

Platalea leucorodia (L.) — *Колпица*.

В колонии колпиц на ю.-з. Испании в 1985—1986 гг. наблюдали участие во внепарных копуляциях 76 % всех самцов и 60 % самок, причем самцы стремились копулировать с самками из ближайших пар. 89,7 % внепарных копуляций происходили в фертильный период самки (Aguilera, Alvarez, 1989).

Отряд Anseriformes — гусеобразные

Anatinae — утиные

В сезон размножения у многих видов широко распространены насильственные копуляции одного или нескольких самцов с чужими самками. Насильственные копуляции предпринимаются, как правило, самцами, имеющими собственных самок, и должны рассматриваться как дополнительная репродуктивная стратегия, способствующая увеличению генетического вклада производителя в последующие поколения. Частота внепарных (в т. ч. насильственных) копуляций варьирует у разных видов, особенно велика она у видов с аморфными формами территориальности (Gauthier, 1988).

Насильственные внепарные копуляции, характерные для уток, крайне редки у североамериканских нырков (Lovvorn, 1990).

Cygnus olor (Gm.) — *Лебедь-шипун*.

Отмечен один случай внепарной копуляции (Sears, 1992).

Anser albifrons (Scop.) — *Белолобый гусь*.

Во время наблюдений за спариванием белолобых гусей установлено, что из 10 копуляций одна была внепарная (Ely, 1989).

Anser caerulescens (L.) — *Белый гусь*.

Процент внепарных копуляций у данного вида высок. Среди всех успешных копуляций доля внепарных составила 38 %, но, несмотря на это, только 2—5 % птенцов имеют внебрачное отцовство (Dunn, Afton, Gloutney, Alisauskas, 1999). Последнее, возможно, связано с тем, что самцы охраняют своих самок в период 4—10 дней до откладки яиц (Birkhead, Biggins, 1987).

Anser rossii (Casin) — *Гусь Росса*.

Доля внепарных копуляций у данного вида составляет 46—56 % от всех предпринятых копуляций, причем это не связано с плотностью гнездования. Среди успешных копуляций доля внепарных составила 33 %, однако только 2—5 % птенцов имеют внепарное отцовство (Dunn, Afton, Gloutney, Alisauskas, 1999).

Branta bernicla (L.) — *Черная казарка*.

В 1985—1986 гг. в дельте р. Юкон (Аляска) наблюдали 25 случаев парных и межпарных (внепарных) копуляций у черной казарки. Средняя частота парных

копуляций составила 0,7—0,9 на пару в день, а межпарных копуляций — 1,9—2,8 (Welsh, Sedinger, 1990).

Anas platyrhynchos L. — *Кряква*.

Для холостых самцов возможность внести свой генетический вклад в последующие поколения осуществляется путем насильственных спариваний с чужими самками, для чего необходимо преодолеть агрессивность брачных партнеров последних (Goodburn, 1984).

Anas acuta (L.) — *Шилохвость*.

В период спаривания холостые самцы шилохвости постоянно пытались копулировать с самками, уже образовавшими брачную пару (Wishart, Knapton, 1978).

Aythya marila (L.) — *Морская чернеть*.

Территориальные самки чернети в 90 % случаев подвергаются принудительным копуляциям со стороны одиночных самцов. В остальных случаях самка преследуется группой из 2—8 самцов (Afton, 1985).

Отряд *Falconiformes* — соколообразные, или дневные хищные птицы

Сем. *Pandionidae* — скопиные

Pandion haliaetus (L.) — *Скопа*.

Наблюдения за поведением скопы на участках с высокой (расстояние между соседними гнездами — 1,4 км) и низкой плотностью гнездования (7 км) проводили в Швеции. Общее количество (успешных и неудачных) копуляций было значительно выше на участке с высокой плотностью ($0,65 \pm 0,17$ и $0,30 \pm 0,19$ копуляций в час), чем на участке с низкой плотностью ($0,30 \pm 0,15$ и $0,16 \pm 0,06$, успешные и неудачные, соответственно). Появление непарных скоп чаще отмечали на участке с высокой плотностью, и здесь же зарегистрированы случаи внепарных копуляций (Widen, Richardson, 2000). В другом исследовании за весь период наблюдений только две копуляции ($n=1610$) были внепарными, но обе — в период откладки яиц (Birkhead, Lessells, 1988; цит. по T.R. Birkhead, A.P. Møller, 1992).

Сем. *Accipitridae* — ястребиные

Gypaetus barbatus (L.) — *Бородач*.

Копуляции происходили за 50—90, в среднем — за 67 дней до начала откладки яиц. Частые парные копуляции (до 75 % удачных) и охрана самки обеспечивали очень низкий уровень внепарных (Bertran, Margalida, 1999).

Circus aeruginosus (L.) — *Камышевый (болотный) лунь*.

Внепарные копуляции одиночно гнездящихся самцов болотного луня рассматриваются как компенсация (или дополнительный вклад) в генофонд популяции (Simmons, 1990).

Circus pygargus (L.) — *Луговой лунь*.

В 1992—1995 гг. близ Мадрида наблюдали 141 копуляцию луговых луней, среди которых отмечено по крайней мере 5 случаев внепарных (3,6—7,8 %). Внепарные копуляции были наиболее часты в больших колониях луговых луней и в течение кладки (4) или перед ее началом (1 — за неделю до начала кладки) (Arroyo, 1999).

Accipiter gularis (Temminck et Schlegel) — *Японский перепелятник*.

М. Уета и Т. Хирано отмечены случаи внепарных копуляций у японского ястреба-перепелятника (Ueta, Hirano, 1999).

Сем. *Falconidae* — соколиные

Falco naumanni (Fleisher) — *Степная пустельга*.

Методом ДНК-дактилоскопии установлено, что 3 (3,4 %) птенца из 87-ми происходили от внепарных копуляций и все три были из одного гнезда (Negro et al, 1996).

Falco sparverius (L.) — *Воробьиная (американская) пустельга*.

С. Таверсом описаны случаи экстрапарного спаривания у американской пустельги (Towers, 1990).

Falco ardosiaceus Viell. — Серая пустельга.

В окрестностях г. Киндия (Гвинейская республика, Зап. Африка) 25.03.1986 г. мы наблюдали копуляцию самки с двумя различными самцами.

Falco columbarius (L.) — Дербник.

Н. Соди описаны три случая внепарных копуляций (два случая в фертильный период) и две их попытки (Sodhi, 1991).

Falco eleonorae Gene — Чеглок Элеоноре.

Уровень внепарных копуляций составляет около 1 % (Walter, 1979; цит. по А. Møller, Т. Birkhead, 1992).

Отряд Galliformes — курообразные

Сем. Tetraonidae — тетеревиные

Lagopus lagopus (L.) — Белая куропатка.

Методом электрофореза родителей и птенцов 15-ти выводков белой куропатки обнаружено, что в 2-х случаях отцом птенцов является самец с соседнего гнездового участка (Rørvik, 1989). Восемь случаев внепарных копуляций в период откладки яиц зарегистрировали К. Martin и S. Hannon (1988), цит. по Т. R. Birkhead, А. P. Møller, 1992).

Lagopus leucurus (Rich.) — Белохвостая куропатка.

В национальном парке Glacier (шт. Монтана, США) в трех выводках из 18-ти обследованных (16,7 %) три птенца происходили от самцов не из пары. Всего из 58-ми птенцов доля внепарных составила 5,2 % (Benson, 2001).

Отряд Gruiformes — журавлеобразные

Сем. Rallidae — пастушковые

Porphyrio porphyrio (L.) — Султанка.

Преимущественно смешанное отцовство внутри групп у султанок отмечено I. Jamieson и J. Quinn (1992).

Отряд Charadriiformes — ржанкообразные

Сем. Jacanidae — якановые

Jacana jacana — Желтолобая якана.

В 41 % обследованных генетическими методами выводках содержались птенцы, происходящие от внепарного самца. Общая доля их составляла 17 % от всех птенцов. При наличии нескольких «помощников» эти показатели увеличивались до 74 % выводков и 29 % птенцов (Emlen, Wrege, Webster, 1999).

Сем. Charadriidae — ржанковые

Pluvialis apricaria — Золотистая ржанка.

Три случая спариваний самки с различными самцами отмечены в изучаемой популяции и описаны как последовательная полиандрия (Parr, 1992).

Charadrius semipalmatus Bonaparte — Перепончатопалый галстучник.

На побережье Гудзонова зал. (шт. Манитоба, Канада) в 1996—1998 гг. наблюдали за гнездящимися галстучниками. Копуляции происходили в среднем за 6,2 дня до начала откладывания яиц. Внепарные копуляции отмечены в 7 % случаев (от всех наблюдаемых спариваний). Частота внепарного отцовства, зафиксированная методом ДНК-дактилоскопии, составила 4,7 % (Zharikov, Nol, 2000).

Charadrius alexandrinus L. — Морской зуйк.

Пять (2,9 %) из 170-ти обследованных птенцов в трех (4,6 %) из 65-ти выводков морского зуйка (Тузла, Турция) происходили от внепарных самцов (Blomqvist et al., 2002).

Сем. Scolopacidae — бекасовые

Tringa (Actitis) hypoleucos L. — Перевозчик.

По наблюдениям в 1998—2000 гг. в Швеции, методом ДНК-дактилоскопии выявлено 4 (7,5 %) птенца (n=53) в трех (20,0 %, n=15) выводках перевозчика, происхождение которых связано с внепарными копуляциями (Blomqvist et al., 2002).

Calidris maritima (Brunnich) — Морской песочник.

Среди 82-х обследованных птенцов песочника один (1,2 %) был от внепарного самца (Pierce, Lifjeld, 1998).

Calidris mauri (Cabanis) — Перепончатопалый песочник.

Пять (5,1 %) из 98-ми обследованных птенцов в трех (7,5 %) из 40 выводков песочника (Аляска, США) происходили от внепарных самцов (Blomqvist et al., 2002).

Philomachus pugnax (L.) — Турухтан.

Методом ДНК-дактилоскопии доказано, что большинство выводков турухтана происходит от нескольких самцов (Burke et al., 1991).

Сем. Stercorariidae — поморниковые

Stercorarius skua (Brunnich) — Большой поморник.

При наблюдении репродуктивного поведения больших поморников отмечено, что некоторые самки на время покидали своих партнеров и спаривались с другими самцами (Catry, Ratcliffe, Furness, 1997). Однако из 339 наблюдавшихся копуляций только 0,9 % были внепарные (Catry, Furness, 1997).

Сем. Laridae — чайковые

Larus crassirostris Vieillot — Чернохвостая чайка.

Внепарные копуляции у чернохвостых чаек зарегистрированы наблюдениями А. Narita (1999).

Larus canus L. — Сизая чайка.

В Польше, используя метод ДНК-дактилоскопии, проанализировали родство птенцов и их родителей в 24 выводках сизых чаек. Установлено, что большинство обследованных птенцов были генетически сходны с родителями. Два птенца (3,6 %) из этих выводков родились в результате внепарных копуляций. Несмотря на то, что доля отмеченных внепарных копуляций по отношению к их общему числу составляла в исследуемых колониях 15,7 %, частота экстрапарного отцовства была в два раза меньше — 8,3 % (Bukacinska et al., 1998).

Larus occidentalis — Западная чайка.

Внепарные копуляции у западных чаек отмечены L. Gilbert (1995).

Сем. Alcidae — чистиковые

Alca torda L. — Газарка.

Копуляция с чужими самцами у гагарок довольно частое явление (Wagner, 1992; Wagner, 1992a). Спаривание происходит, как правило, за пределами колонии, на «аренах». Самки, посещающие эти арены, иногда участвуют в копуляции не со своими партнерами (Wagner, 1992b).

Uria aalge (Pantop.) — Тонкоклювая кайра.

Факты внепарных копуляций у тонкоклювых кайр отмечены в ряде исследований (Birkhead, Johnson, Nettleship, 1985; Birkhead, Biggins, 1987). За 25-дневный период 10 % всех попыток копуляций у тонкоклювых кайр составили попытки насильственных внепарных копуляций. Успешность насильственных внепарных копуляций — 6 %, нормальных копуляций — 74 %, ненасильственных внепарных копуляций — 95 %. И для самцов и для самок кайры число насильственных внепарных копуляций возрастало с увеличением плотности гнездования (Hatchwell, 1988). Методом ДНК-дактилоскопии обнаружили 6 случаев (7,8 %) внепарного отцовства в 77 гнездах. Это значение оказалось выше, чем по соотношению успешных парных и внепарных копуляций (1,6 %), определенное визуальными наблюдениями в той же самой популяции (Birkhead et al., 2001).

Aethia pusilla Pall. — Конюга-крошка.

Aethia cristatella Pall. — Большая конюга.

Aethia pygmaea Gm. — Малая конюга.

Cyclorrhynchus psittacula Pall. — Белобрюшка.

Наблюдения в 1990—1998 гг. на о. Булдырь (Алеутские острова) и островах Прибылова показали, что внепарные копуляции характерны для 4-х видов мелких чистиковых (большой и малой конюг, конюги-крошки, белобрюшки). Спаривания с особями, не членами пары, были ненасильственными и успешными (Hunter, Jones, 1999).

Отряд Columbiformes — голубеобразные

Сем. Columbidae — голубиные

Streptopelia risoria — Американская кольчатая горлица.

Самки горлиц спаривались последовательно с двумя самцами, повышая таким образом репродуктивный успех (Sims, Ball, Cheng, 1987).

Отряд Strigiformes — совообразные

Сем. Strigidae — настоящие совы

Otus flammeolus (Kaup) — Западноамериканская совка.

Наблюдениями установлено, что самка совки, имевшая постоянный гнездовой участок, спаривалась с другим самцом. (Reynolds, Linkhart, 1990).

Strix aluco L. — Серая неясыть.

Strix uralensis Pall. — Длиннохвостая неясыть.

Спаривание самца с двумя самками отмечено 4 раза у длиннохвостой неясыти и 1 раз у обыкновенной неясыти. Эти случаи описаны как «факультативная полигиния» (Saurola, 1998).

Asio otus (L.) — Ушастая сова.

Методом ДНК-дактилоскопии доказана последовательная полиандрия у ушастой совы в штате Монтана (США). Кроме того, самец-помощник был близким родственником самки и вероятным отцом двух из четырех птенцов (Marks, Dickinson, Haydock, 2002).

Отряд Coraciiformes — ракшеобразные

Сем. Meropidae — щурковые

Merops bullockoides (Vieill.) — Белолобая щурка.

В 1982—1984 гг. в национальном парке озеро Накуру (Кения) в колонии белолобых щурок отмечены случаи захвата гнездовых нор и копуляции самок с чужими самцами (Emlen, Demong, 1984). Преследования гнездящихся самок чужими самцами с целью насильственной копуляции происходили часто, но отмечены только в том случае, когда самец из пары отсутствовал в момент вылета самки из гнездовой норы. В среднем 7,2 % птенцов оказались неродственными одному или обоим родителям. С учетом вероятности обнаружения фенотипической изменчивости белков доля неродных птенцов составляет 9—12 % (Emlen, Wrege, 1986; Wrege, Emlen, 1987).

Отряд Piciformes — дятлообразные

Сем. Picidae — настоящие дятловые

Dendrocopos major (L.) — Большой пестрый дятел.

Случай копуляции самки с двумя самцами отмечен в Японии. Описан как факультативная полиандрия (Kotaka, 1998).

Melanerpes formicivorus (Swain.) — Муравьиный дятел.

В Нью-Мексико в 1981 г. методом электрофореза доказано происхождение птенцов в одном гнезде от двух самцов (Joste, Ligon, Stacey, 1985).

Отряд Passeriformes — воробьинообразные

Сем. Tyrannidae — тиранновые

Sayornis phoebe (Lath.) — Восточный фоб.

В 1993—1994 гг. генетический анализ (ДНК-дактилоскопия) показал, что внепарные птенцы обнаружены в 4-х из 20 выводков (20 %). Один выводок первого цикла размножения (10 %) и три выводка из второго цикла (33 %) содержа-

ли внепарных птенцов (2,3 и 24,2 % от всех птенцов, соответственно) (Conrad, Robertson, Boag, 1998).

Tyrannus tyrannus L. — Королевский тиранн.

Генетическими методами доказано, что среди 85 птенцов королевского тиранна (Сев. Мичиган, США) доля не связанных родственными отношениями с одним или обоими предполагаемыми родителями составляла 39 % (McKittrich, 1990). В другой популяции тиранна (шт. Нью-Йорк) птенцы от внепарных копуляций обнаружены в 60 % (12 из 20) гнезд (Rowe et al., 2001).

Сем. *Hirundinidae* — ласточковые

Tachycineta bicolor (Vieillot) — Древесная американская ласточка.

Участие самцов древесных ласточек во внепарных копуляциях доказано для различных популяций вида (Morrill, Robertson, 1990; Lifjeld, Robertson, 1992; Whittingham, Dunn, Robertson, 1992; Lifjeld et al., 1993; Barber, Robertson, 1999). Методом микросфер доказаны внепарные копуляции 32 % самцов (n=25) и 24,4 % исследованных самок (n=41). Внепарные копуляции чаще происходили между соседними парами (Morrill, Robertson, 1990). Методом ДНК-дактилоскопии показано, что 50 % выводков (n=16) содержали внепарных птенцов, а среди всех проанализированных птенцов (n=86) — 38,4 % (Lifjeld et al., 1993).

В экспериментах, когда самцов ласточек отлавливали и изолировали (до и в процессе откладки яиц), у самок увеличивалась частота внепарных копуляций (Whittingham, Dunn, Robertson, 1992). Методом ДНК-дактилоскопии установлено, что после удаления самцов почти все яйца были оплодотворены внебрачно (Lifjeld, Robertson, 1992).

Отмечены также редкие случаи полигинии у древесных ласточек. Все они наблюдались в местообитаниях с высокой продуктивностью, что создавало лучшие условия для вторых самок в полигинных трио (Dunn, Hannon, 1992).

Tachycineta albilinea Lawrence — Белокрылая американская ласточка.

Несмотря на относительно низкую плотность гнездования (ср. дистанция до ближайших соседей — 313 м), происхождение птенцов от внепарных копуляций отмечено в 26 % выводков (15 % от всех птенцов) (Moore, Stutchbury, 1999).

Progne subis (L.) — Пурпурная лесная ласточка.

По данным обследований состава выводков пурпурной ласточки с использованием метода ДНК-дактилоскопии установлено, что 17 (70,8 %) из 24 птенцов в гнездах были потомками самцов не из пары (Morton, Forman, Braun, 1990).

Riparia riparia (L.) — Береговая ласточка.

Случаи внепарных копуляций у ласточек отмечены в различных популяциях. Три таких случая описаны M.D. Beecher, I.M. Beecher (1979). Отмечены также случаи последовательной факультативной полиандрии. Образование новых брачных пар у трёх самок береговой ласточки произошло еще до окончания выкармливания первого выводка: самцы продолжали кормить птенцов, а их самки выбирали новую нору и привлекали других самцов (Cowley, 1983).

Методом ДНК-дактилоскопии за три года наблюдений (45 выводков) установлено многогамное происхождение большей части выводков (60 %). То есть большинство птенцов было от их социальных родителей (81 %). В то же время 36 % выводков, или 14 % птенцов, происходили от других самцов в результате внепарных копуляций (Alves, Bryant, 1998).

Hirundo rustica L. — Деревенская ласточка.

Специальными наблюдениями за индивидуально мечеными птицами установлено, что успешность парных и внепарных копуляций деревенских ласточек не различалась в фертильный и предфертильный периоды (Møller, 1987a). Сопровождение самки ее партнером заметно уменьшало частоту ее внепарных копуляций и участие в сексуальных погонах. Самцы чаще предпринимали попыт-

ки внепарных спариваний, когда их собственные самки были нефертильны (Møller, 1987b, 1992). Доля самок, участвующих во внепарных копуляциях во время первого цикла размножения колебалась от 9,5 до 37,5 %, во время второй кладки — от 9,1 до 33,3 % (Møller, 1989, 1991, 1992).

В другом исследовании с помощью анализа микросателлитной ДНК у птенцов деревенской ласточки были обнаружены аллели, отсутствующие у родителей, что свидетельствовало о происхождении их от другого самца (Ellegren, 1992).

Petrochelidon pyrrhonota (Vieillot) — Белолобая (горная) ласточка.

На основании наблюдений в 1982—1987 гг. в шт. Небраска (США) установлено, что склонность к внепарным копуляциям у белолобых ласточек характерна для большинства самцов (Brown, Bomberger, 1990).

Delichon urbica (L.) — Городская ласточка.

Методом ДНК-дактилоскопии в популяции городской ласточки Центральной Шотландии показано, что 15 % птенцов из 62-х обследованных (32 % выводков) генетически не были связаны с предполагаемыми отцами (Riley et al., 1995).

Сем. Motacillidae — трясогузковые

Anthus spinoletta (L.) — Горный конек.

Генетический анализ выявил в 25 % всех гнезд по меньшей мере одного птенца, связанного происхождением с внепарными копуляциями или подкладкой яиц (Schlapfer, 1994).

Сем. Troglodytidae — крапивниковые

Troglodytes aëdon Vieillot — Домовый крапивник.

В исследуемой популяции домового крапивника 6 (6,2 %) из 97-ми птенцов имели генотипы, несовместимые с генотипом одного из предполагаемых родителей (Price, Collier, Thompson, 1989). Внепарные копуляции самок чаще всего происходили с самцами соседних участков (Soukup, Thompson, 1997). Крапивники моногамны, но отмечены и случаи полигинии (Arnhem, 1994).

Сем. Prunellidae — завирушковые

Prunella collaris (Scop.) — Альпийская завирушка.

Альфа-самцы охраняли и спаривались с несколькими самками одновременно, но только в течение периода размножения (Nakamura, 1998).

Prunella modularis — Лесная завирушка.

У лесной завирушки пары большей частью моногамны, но бывают случаи полиандрии (чаще) и полигинии (реже) (Arnhem, 1991).

Методом ДНК-дактилоскопии установлен низкий уровень внебрачного происхождения птенцов — 0,05 % (Burke et al, 1989) и 0,8 % (n=133) (Zajac, 1991).

Сем. Turdidae — дроздовые

Luscinia svecica (L.) — Варакушка.

Наблюдениями в Норвегии установлено, что самки варакушки, посещая соседние участки, способны оценивать качество своего и соседних самцов и участвовать во внепарных копуляциях, улучшая качество своих потомков (Smiseth, Amundsen, 1995).

Методом ДНК-дактилоскопии было установлено, что 35 % выводков (из 31 обследованного) содержали одного или более птенцов от внепарных копуляций с другими самцами. Такое происхождение имели 20 % всех птенцов (n=150) (Krokene et al., 1996).

Sialia sialis (L.) — Восточная сialis.

Исследования на с.-з. Юж. Каролины методом электрофоретического анализа белков крови (257 особей из 57 выводков от 40 семей) показали, что 5 % самцов выкармливают не своих птенцов (Gowaty, Karlin, 1983). В другом исследовании, в шт. Аризона (США), анализ генотипов (электрофорез) птенцов из пяти выводков показал их разнородность, что свидетельствует о копуляциях особей из разных пар (Karlin et al., 1990).

Кроме того, установлено, что во внепарных копуляциях чаще участвуют самки с более высоким кормовым успехом. В целом внепарные копуляции наблюдали значительно чаще, чем внутривидовой гнездовой паразитизм (Gowaty, Bridges, 1991; Gowaty, 1998).

Sialia mexicana Swainson — *Западная сиалия*.

В популяции западных сиалий обычны случаи внепарных копуляций (Koenig, Dickinson, 1996).

Oenanthe oenanthe (L.) — *Обыкновенная каменка*.

Исследование каменок методом ДНК-дактилоскопии в 1991—1993 гг. в Сев. Уэльсе (Англия) показало, что 10 % птенцов имеют внебрачное происхождение (Currie, 1994). В экспериментах с удалением самцов уровень внепарных копуляций и оплодотворения яиц возрастал до 25 % (Currie et al, 1998; Currie et al, 1999).

Turdus grayi Bonaparte — *Дрозд Грея*.

В наблюдаемой популяции дрозда 53 % самок имели внепарные копуляции, а общее количество птенцов с внепарным отцовством составило 38 % (Stutchbury, Morton, Piper, 1998).

Сем. *Paradoxornithidae* — толстоклювые синицы, или суторовые

Parurus biamicus (L.) — *Усатая синица*.

В популяции усатых синиц Вост. Австрии внепарные копуляции происходят часто. Инициаторами их являются, как правило, самки (Arctander, Fjeldsa, 1994).

Сем. *Sylviidae* — славковые

Cettia (Horeites) diphone (Kittlitz) — *Короткокрылая камышевка*.

Изучение социальной системы короткокрылой камышевки в Японии с использованием индивидуального мечения показало, что самцы активно поют в ходе всего гнездового сезона, часто меняют свои территории и охраняют их лишь краткий период времени. Их контакты с самками ограничиваются только периодом ухаживания. Самцы не охраняют самок от других самцов, то есть пары фактически не образуются (Намао, 1994).

Acrocephalus schoenobaenus (L.) — *Камышевка-барсучок*.

В Центральной Швеции в 1990—1992 методом ДНК-дактилоскопии изучено происхождение 201 птенца из 44-х выводков камышевки. Анализ показал, что 7,5 % всех птенцов (в 23 % выводков) происходят от внепарных копуляций. В 10 выводках из 11-ти происхождение одного птенца было связано с самцом соседней территории, а в одном случае — двух птенцов с двумя другими самцами. Частота внепарных копуляций по годам составляла 1,8—11,8 % (Lanfegors, Hasselquist, Schantz, 1998).

Системы спаривания камышевок в этой популяции очень разнообразны: 58,6 % самцов были моногамными, 12,1 % — бигамными, 1 самец (1,7 %) образовал полигинное трио и 27,6 % самцов не имели пары. Несмотря на то, что соотношение полов в изучаемой популяции сдвинуто в сторону самцов, большая их часть становится полигинной. У самок наблюдали последовательную полиандрию. Во всех случаях такие самки образовывали новую пару с холостым самцом соседнего участка (Hasselquist, Lanfegors, 1998).

Acrocephalus bistrigiceps (Swinhoe) — *Пестроголовая (чернобровая) камышевка*.

Из 49-ти наблюдавшихся копуляций один случай был с самцом не из пары (Намао, Ueda, 1998).

Acrocephalus melanopogon (Temm.) — *Тонкоклювая камышевка*.

Необычная форма парных отношений — коммунальная полиандрия, когда два самца участвуют в размножении одной самки, отмечена в 50 % гнезд камышевки. Копуляции самки (в том числе и приводящие к оплодотворению яиц) наблюдали с обоими самцами (Fessl et.al., 1998; цит. по П.В. Квартальнову и др., 2002). При

наблюдениях в 2002 г. в Краснодарском крае П.В. Квартальновым, В.В. Иваницким и И.М. Маровой (2002) также зарегистрирован подобный случай.

Acrocephalus arundinaceus (L.) — Дроздовидная камышевка.

В Баварии в 1992, 1994—1997 гг. методом ДНК-дактилоскопии частота происхождения птенцов от внепарных копуляций составила 9,8 % (от всех птенцов, n=194) и 10,4 % от всех выводков (n=48). В отличие от наблюдений в Швеции, соседние самцы не участвовали во внепарных копуляциях. В двух установленных случаях это были холостые самцы с удаленных территорий (2,4 км). Данные самцы отличались от других песней, которая включала элементы звуков тростниковой камышевки (Leisler et al., 2000).

В другом исследовании камышевок было показано, что расширенный репертуар самцов усиливает сексуальное возбуждение самки, коррелирует с частотой внепарных копуляций и уровнем выживания потомков (Bensch et al., 1998).

Bebrornis sechellensis (Outaler) — Сейшельский беброрнис.

До 40 % птенцов происходили от самцов не из пары (Richardson et al., 2001).

Phylloscopus trochilus (L.) — Пеночка-весничка.

В Норвегии методом ДНК-дактилоскопии показано, что 33 % птенцов (n=109) в гнездах пеночек происходили от внепарных копуляций. 50 % выводков содержали хотя бы одного такого птенца (Bjornstad, Lifjeld, 1997).

Сем. *Maluridae* — Малюры, или Австралийские славки

Malurus cyaneus (Latham) — Прекрасный расписной малюр.

У данного вида расписных малюров отмечен наиболее высокий из известных уровень внепарных спариваний (76 %, метод ДНК-дактилоскопии). Система размножения этого вида включает размножающиеся пары и кооперативные группы, в которых 2—5 самцов помогают одной самке. В четырех независимых исследованиях ранее было показано, что наличие помощников не влияет на выживаемость или на плодовитость. В парах без помощников доминантные самцы являются отцами более 50 % птенцов, и их отцовство зарегистрировано более чем в 85 % выводков, выращенных на территории пары. Для самцов в группах с помощниками генетическое отцовство оценивается как 15 и 25 %, соответственно (Green et al., 1995).

В другом исследовании установлено, что самки малюра для спаривания выбирают внегруппового самца, который раньше перелинял и имеет брачное оперение. Преимущество во внепарной копуляции имели только те самцы, которые перелиняли по крайней мере за месяц до размножения (общая продолжительность линьки составляет 5 месяцев). Данный признак четко ассоциирован с успехом экстрапарного спаривания у самцов прекрасного расписного малюра (Dunn, Cockburn, 1999)

Malurus splendens (Quoy et Gaimard) — Блестящий расписной малюр.

Описаны 202 залета одиночных взрослых самцов блестящих расписных малюров в полном брачном наряде на соседние территории. Большинство залетов приходилось на период фертильности самок на посещаемых самцами территориях. Поведение самцов позволяет предположить, что цель большинства визитов — поиск внепарных копуляций (Rowley, Russell, 1990).

Сем. *Muscicapidae* — мухоловковые

Методом ДНК-дактилоскопии показана относительно высокая частота внепарных копуляций (24 %) у мухоловок (Zajac, 1991).

Ficedula hypoleuca (Pall.) — Мухоловка-пеструшка.

Наблюдения брачного поведения мухоловки-пеструшки в различных копуляциях показали, что внепарные копуляции и внебрачное отцовство широко распространены у этого вида. Исследования проведены как генетическими (ДНК-дактилоскопии) методами, так и визуальными и морфологическими (оценка на-

следуемости длины цевки) (Lifjeld, Slagsvold, 1989; Temrin, 1991; Møller, 1989; Alatalo, Gustafsson, Lundberg, 1989; Searcy, Eriksson, Lundberg, 1991).

Частота внепарных спариваний составляла 29 % от всех наблюдаемых случаем и была столь же успешна, как и семейная. Инициатива внепарных спариваний всегда принадлежала самцам (Alatalo, Gottlander, Lundberg, 1987; Birkhead et al., 1997). Причем, по наблюдениям за популяцией мухоловки в Германии, выяснено, что самки бигинных самцов чаще спаривались с чужими самцами, чем самки моногамных самцов (Winkel, Brun, Lubjuhn, 1998).

Ficedula albicollis (Temm.) — Мухоловка-белошейка.

В популяции мухоловки-белошейки на о. Готланд (Швеция) полигиния и оплодотворение самок в ходе внепарных копуляций — обычные явления (Gustafsson, Qvarnstrom, Sheldon, 1995). Методом ДНК-дактилоскопии в этой популяции установлено происхождение 44-х птенцов от внепарных спариваний в 19 выводках (от 1 до 4 птенцов в выводке) (Sheldon, Ellegren, 1996). В последующих наблюдениях частота экстрапарного происхождения птенцов составляла 15 % птенцов из 33 % выводков (n=79) (Sheldon et al., 1997; Sheldon, 1998; Sheldon, Ellegren, 1999). По анализу данных о наследовании размеров тела внепарное происхождение птенцов оценено на уровне 11 %, что близко к результатам биохимического тестирования (Merila, Sheldon, Ellegren, 1998).

Сем. Paridae — синицевые

Parus palustris L. — Черноголовая (болотная) гаичка.

М. Марковец наблюдал копуляцию между самцом и самкой болотной гаички, которые входили в разные пары. Все птицы были индивидуально помечены. Спаривание происходило во время строительства гнезда и откладки яиц, обычно после ритуала «выпрашивания» самкой корма. Продолжительность копуляции составляла от 18 до 34 секунд. 27.04.1994 г. наблюдали спаривание гаичек, которые были членами соседних территориальных пар (М. Марковец, письм. сообщ.).

Parus montanus Bald. — Буроголовая гаичка.

В течение многолетних (1987—1995 гг.) наблюдений за индивидуально мечеными гаичками в Центр. Норвегии лишь однажды были отмечен случай внепарных спариваний и один случай полигинии. Самка спарилась с холостым самцом, занимающим соседнюю территорию. В это время в гнезде самки находились 8 птенцов 10-дневного возраста (Haftorn, 1995). Методом ДНК-дактилоскопии в окрестностях Оулу (Финляндия) среди птенцов 24-х выводков гаички обнаружен только один (0,9 % от птенцов и 4,2 % от выводков), имеющий внебрачное происхождение (Koivula et al., 1991; цит по Orell et al., 1997).

Parus atricapillus L. — Черношапочная гаичка.

Внепарные копуляции наблюдали в 3-х оседлых меченых популяциях гаичек. Всего за 14 лет отмечено 13 внепарных копуляций. Все они происходили с самцами рангом выше, чем у их собственного партнера. 9 из 13 внепарных копуляций отмечены на территориях «чужих» самцов, случаев насилия не зарегистрировано (Smith, 1988).

В шт. Онтарио (Канада) методом ДНК-дактилоскопии показано, что 37,5 % (n=8) выводков содержали по крайней мере одного птенца, наследственно не связанного с самцом данного гнезда. Доля внепарных птенцов среди всех обследованных (n=53) составила 17 % (Otter, Ratcliffe, Boag, 1994).

Parus ater L. — Московка.

В Германии 15 (75 %) выводков содержали хотя бы одного птенца от внепарных копуляций. Общая доля таких птенцов (от их общего количества) составила 25,3 % (n=158) (Lubjuhn et al., 1999).

Parus major L. — Большая синица.

Методом ДНК-дактилоскопии в популяции большой синицы в Англии установлено происхождение 14 % птенцов от внепарных копуляций (Blakey, 1994). В

другом исследовании 516-ти птенцов из 82-х выводков выявлено только 18 (3,5 %) внепарных птенцов в 7-ми выводках (8,5 %) (Verboven, Mateman, 1997).

Parus caeruleus L. — Обыкновенная лазоревка.

Методом ДНК-дактилоскопии вблизи Антверпена (Бельгия) среди 304 птенцов из 36 выводков лазоревки обнаружено 33 случая экстрапарного отцовства (10,8 % от всех птенцов, 30,6 % от выводков) (Kempnaers, Dlohdt, 1991). По данным последующих исследований этой же популяции, доля гнезд с птенцами экстрапарного происхождения составила 31—45 % (Kempnaers, 1993; Kempnaers, 1994).

Сем. Nectariniidae — нектарницевые

Nectarinia osea (Bonaparte) — Палестинская нектарница.

Среди 80-ти птенцов нектарницы, проанализированных методом ДНК-дактилоскопии, выявлено 36 (45 %), у которых присутствовали генетические характеристики, не обнаруженные у родителей-хозяев гнезд. Предполагают, что более 26 % птенцов являются потомками других самцов, и, соответственно, 46 % выводков содержали одного такого птенца (Zilberman, Yom-Tov, Moav, 1992).

Сем. Meliphagidae — медососовые

Notiomystis cincta (Du Bus) — Новозеландский медосос.

Внепарные копуляции и оплодотворение яиц чужих самок увеличивали репродуктивный успех отдельных самцов медососа (Ewen, Armstrong, Lambert, 1999).

Manorina melanophrys (Lath.) — Манорина-колокольчик.

Используя метод мультислокусной ДНК-дактилоскопии, среди 24-х птенцов (13-ти выводков) манорины обнаружили одного птенца (4,2 % от всех птенцов и 7,7 % выводков), происхождение которого связано с внепарным оплодотворением (Conrad et al, 1998).

Сем. Emberizidae — овсянковые

Emberiza citrinella L. — Обыкновенная овсянка.

Наблюдения за индивидуально мечеными самцами показали, что они вторгаются на чужие гнездовые территории для внепарных копуляций с самкой-хозяйкой территории (Miller, 1992). Частота внепарного отцовства, определенная методом ДНК-дактилоскопии, составила 69 % из 32-х проанализированных выводков. Каждый из выводков содержал по крайней мере одного внепарного птенца. То есть 37 % птенцов (n=123) были от других самцов (Sundberg, Dixon, 1996).

Emberiza schoeniclus (L.) — Камышевая (тростниковая) овсянка.

Применение метода хромосомного анализа показало, что от внепарных копуляций происходил хотя бы один птенец в 86 % выводков (n=23). Общая доля таких птенцов составила 60 % (n=89). Кроме того, несмотря на свойственную виду моногамию, у 13 % самцов отмечали полигинию (Dixon, 1992).

Zonotrichia leucophrys (Forster) — Белоголовая зонотрихия.

Случаи внепарных копуляций зарегистрированы П. Шерманом и М. Мортонем (Sherman, Morton, 1988; цит. по D. Westneat, 1990).

Ammodramus sandwichensis (Gm.) — Саванная овсянка.

Используя метод ДНК-дактилоскопии, протестировали 203 овсянки, в результате чего установлена высокая частота птенцов, являющихся потомками непарных самцов. В 1-х и 2-х выводках этот показатель составил, соответственно, 30 и 16,3 % (Freeman-Gallant, 1996). В другом исследовании проанализированы 136 взрослых и птенцов овсянок. От внепарного оплодотворения происходил 31 птенец (33,7 %, n=92) в 15-ти гнездах (62,5 %, n=24) (Freeman-Gallant, 1997).

Spizella passerina Bechstein — Обыкновенная воробьиная овсянка.

По данным наблюдений, внепарные копуляции довольно широко распространены у этого вида. Отмечено 3 внепарных копуляции между мечеными особями (Middleton, Prescott, 1989).

Passerina cyanea (L.) — Индиговый овсянковый кардинал.

В Сев. Каролине (США) с помощью ДНК-дактилоскопии обследовано 63 птенца овсянкового кардинала, из которых 35 (55,5 %) птенцов имели один и более фрагмент ДНК, которого не было у предполагаемых родителей. В 12-ти (48 %, n=25) из изученных выводков встречен один и более внепарных птенцов. В 3-х выводках все птенцы не могли происходить от самца-резидента. Возможно, самки были оплодотворены двумя или более самцами. Для шести птенцов достаточно велика вероятность того, что их отцом был самец с соседней территории (Westneat, 1988; 1990).

Сем. Parulidae — американские славковые, или лесные певуны

Dendroica petechia (L.) — Золотистый лесной певун.

По данным анализа ДНК в 53,8 % гнезд (n=130) обнаружены птенцы от внепарных спариваний. Доля таких птенцов в исследуемой популяции лесного певуна составила 33,1 % (n=484) (Yezerinac, 1997; Yezerinac, Weatherhead, 1997; Yezerinac et al., 1999).

Geothlypis beldingi Ridgway — Золотистый масковый певун.

В 78 % обследованных выводков певунов обнаружены птенцы от нескольких самцов (Harvey, 1985).

Wilsonia citrina (Bodd.) — Капюшонная вильсония.

В 1991—1993 гг. в шт. Калифорния (США) методом ДНК-дактилоскопии показано наличие внепарных копуляций у 35 % самок вильсонии (Stutchbury, Ogden, 1996; Stutchbury, 1998). Связи частоты внепарных копуляций с плотностью гнездования не отмечено (Tarof et al., 1998).

Сем. Icteridae — трупяловые (американские иволги, каскики)

Icterus galbula (L.) — Балтиморский цветной трупял.

В меченой популяции цветного трупяла в ш. Колорадо (США), состоящей из 34 пар, за 2 полевых сезона наблюдали 50 вторжений самцов на чужие территории. В 23-х случаях наблюдали поведение ухаживания, а в трех случаях — насильственные внепарные копуляции, причем все они происходили в фертильный период самок (Edinger, 1988). Методом ДНК-дактилоскопии (шт. Калифорния, США) показано внепарное происхождение отдельных птенцов в 45,8 % выводков (Richardson, Burke, 2001).

Agelaius phoeniceus (L.) — Красноплечий черный трупял.

Исследования популяции трупяла в Канаде выявили необычайно высокую (около 25 %) долю экстрапарного потомства (Gowaty, Gibbs, 1993; Weatherhead, Boag, 1994). От 18 до 43 % всех самок, участвующих в размножении, были замечены во внепарных копуляциях. Пик экстрапарных копуляций происходил за два дня до откладки первого яйца (Gray, 1997). В одном из гнезд экспериментально стерилизованного самца обнаружены оплодотворенные яйца (Harvey, 1985).

С помощью имитационной компьютерной модели показано, что внепарные копуляции у красноплечевого черного трупяла могут как повышать, так и понижать общий репродуктивный успех, в зависимости от соотношения между внутри- и внепарным спариванием (Webster et al., 1995).

Quiscalus major Viell. — Лодкохвостый гракл.

На доминантных самцов лодкохвостого гракла, составляющих 10 % от всех самцов в колонии, приходилось 80 % спариваний. Остальные 20 % спариваний происходили в колонии в период отсутствия этих самцов (Post, 1992).

Dolichonyx oryzivorus (L.) — Рисовый трупял.

В 1982 г. в США методом электрофореза доказано внепарное происхождение птенцов в 2-х (16,7 %) из 12-ти выводков (Gavin, Bollinger, 1985). Последующими исследованиями показано, что 14,6 % птенцов имеют признаки, несовместимые с генотипом воспитывающих их самцов, и происходят от внепарных спариваний (Bollinger, Gavin, 1991).

Сем. *Fringillidae* — вьюрковые

Fringilla coelebs L. — Зяблик.

В течение всего сезона размножения все самцы зяблика совершали залеты на чужие территории как для добывания корма, так и для внепарных копуляций (Hanski, Naila, Lauria, 1992). При наблюдениях за мечеными особями установлено 14 случаев внепарных копуляций самцов на территории других пар и 6 случаев спариваний самок, залетающих на территорию других самцов (Sheldon, 1994).

Spinus (Carduelis) tristis (L.) — Американский чиж.

По наблюдениям в Канаде, 14,3 % птенцов чижа (n=70) в 4-х (26,7 %) выводках происходили от внепарных копуляций. В случае гибели первой кладки и образовании новой пары самцом чижа эффективность его охраны самки от внепарных копуляций резко снижается. Доля выводков с птенцами от чужих самцов достоверно выше в повторных гнездах по сравнению с первыми кладками (Gissing, Crease, Middleton, 1998).

Acanthis cannabina (L.) — Коноплянка.

Редкие случаи внепарных копуляций отмечены у коноплянки (Bonlokke—Pedersen et al., 2002).

Сем. *Estrildidae* — вьюрковые ткачики

Taeniopygia guttata (Vieillot) — Зебровая амадина.

У зебровой амадины регулярно отмечаются внепарные копуляции, создающие эффект конкуренции между гаметами различных самцов, влияющие на распределение генов в потомстве (Birkhead, Hunter, Pellatt, 1989). Из 4-х выводков один был внепарным (Birkhead, Pellatt, Hunter, 1988).

Самки амадин выбирали (для внепарных копуляций) наиболее привлекательных самцов. Главными признаками были интенсивность пения и симметрия полос оперения на груди (Birkhead, Fletcher, 1995). По другим данным, самцы амадин с яркими клювами склонны к внепарным копуляциям, причем отмечена склонность самок к внепарным копуляциям именно с самцами с яркими клювами (Burtsey, Price, 1991).

Выполняя внепарные копуляции вне периода копуляций в собственной паре, самцы максимизировали качество и число сперматозоидов в эякуляте (Birkhead, Fletcher, Pellatt, Staples, 1995).

Сем. *Ploceidae* — ткачиковые

Passer domesticus (L.) — Домовый воробей.

Внепарные копуляции известны для различных популяций воробья. Методом ДНК-дактилоскопии доказано, что один (9,1 %) из 11-ти птенцов домового воробья произошел не от самца из пары (Burke, Bruford, 1987). В другом случае один (5,3 %) птенец из 19-ти имел постороннее происхождение (Zajac, 1987). Уровень внепарных копуляций в 17 % зарегистрирован Д. Харпером (Harper, цит. по А. Møller, Т. Birkhead (1992)). По данным анализа 536 птенцов и их родителей, в разные годы от 10 до 19 % птенцов не являлись потомками по крайней мере одного из выкармливающих их взрослых воробьев (Wetton, Parkin, 1991). В одной из плотных колоний домовых воробьев частота внепарного происхождения птенцов составила 9,3 % по выводкам (n=54) и 7 % (n=171) — по общему количеству птенцов (Veiga, Voto, 2000). Специальные исследования показали, что репродуктивный успех самцов домового воробья растет с возрастом за счет спаривания вне пары (Wetton et al., 1995).

Passer montanus (L.) — Полевой воробей.

Частота парных копуляций положительно коррелировала с размером кладки и количеством птенцов, препятствуя внепарным спариваниям (Heeb, 2001).

Petronia petronia (L.) — Каменный воробей.

Только 10 % самцов каменного воробья спаривались с несколькими самками. То есть факультативная полигиния остается второстепенной стратегией для каменного воробья (Biddau, Mingozi, Fedrighini, 1995).

Сем. Sturnidae — скворцовые

Sturnus vulgaris L. — Обыкновенный скворец.

В Южной Швеции методом ДНК-дактилоскопии показано, что в 6-ти выводках (27,3 %) скворцов из 22-х восемь птенцов были внепарными (Smith, Schants, 1993).

В экспериментальном изучении с подменой партнера показано, что оплодотворение яйца происходит за 1—2 дня до откладки. Первоначальные самцы оказались генетическими отцами только для 2-х птенцов (4,3 %, n=46). То есть для птенцов из яиц, которые были уже оплодотворены к моменту изъятия самцов. Таким образом, успешность внепарных копуляций ранее чем за 2 дня до яйцекладки, по всей вероятности, очень низка. (Smith, Wennerberg, Schants, 1996). При полигинии частые парные спаривания у обыкновенного скворца могут рассматриваться как стратегия предотвращения внепарных копуляций (Eens, Pinxten, Verheyen, 1994).

Сем. Corvidae — вороновые

Aphelocoma ultramarina (Bonaparte) — Кустарниковая сойка.

Методом электрофореза белков выявлены случаи происхождения птенцов от внепарных копуляций. Предполагается, что некоторые самки выигрывают от спаривания с несколькими самцами, поскольку самец, спарившийся с самкой, скорее станет кормить ее и ее потомство (Bowen, Koford, Brown, 1995).

Pica pica (L.) — Сорока.

Внепарные копуляции наблюдали за 14—5 дней до начала кладки и через 2—13 дней после откладки первого яйца (Birkhead et al., 1986; Birkhead, Biggins, 1987).

Pica nuttalli (Audubon) — Калифорнийская сорока.

Случаи внепарных копуляций у калифорнийской сороки зарегистрированы А.Р. Møller, Т.Р. Birkhead (1992) и Г. Боленом (Bolen, 1997).

Coloeus (Corvus) monedula L. — Галка.

В округе Йена (Германия) в колонии галок методом ДНК-дактилоскопии среди 39 птенцов из 15-ти выводков обнаружен один птенец, происходящий от самца не из пары. Частота составила 2,6 % от всех птенцов, или 6,7 % от выводков (Liebers, Peter, 1998).

Corvus frugilegus L. — Грач.

Среди 86-ти зарегистрированных внепарных копуляций 82,4 % происходили в период откладки яиц (Røskoft, 1983; цит. по Т.Р. Birkhead, А.Р. Møller, 1992).

ПРИЛОЖЕНИЕ III

APPENDIX III

Аннотированный список видов, у которых зарегистрированы случаи межвидовых подкладок яиц (факультативный межвидовой гнездовой паразитизм)*.

Annotated check list of species with recorded interspecific parasitism cases

Отряд *Podicipediformes* — поганкообразные

Сем. *Podicipedidae* — поганковые

Podilymbus podiceps (L.) — Каролинская поганка.

На озере в Айдахо (США) найдено гнездо, содержащее одновременно яйца трех видов: западноамериканской поганки (*Aechmophorus occidentalis*), каролинской поганки и американской савки (*Oxyura jamaicensis*) (Wolf, 1953).

Podiceps cristatus (L.) — Большая поганка.

На водоемах Сев. Германии отмечено три случая выращивания птенцов чомги серощекой поганкой (Flug, 1998). В дельте Дуная, Днестра, Тилигула, Молочной яйца большой поганки обнаружены в гнездах красноголового нырка, серебристой чайки и речной крачки (Кошелев и др., 1998).

Отряд *Pelecaniformes* (*Steganopodiformes*) — пеликанообразные, или веслоногие

Семейство *Phalacrocoracidae* — баклановые

Phalacrocorax carbo (L.) — Большой баклан.

На озере Сарыкамыш (Ташаузская обл., Туркмения) в 1984—1989 гг. отмечен один случай подкладки яйца большим бакланом в гнездо серебристой чайки и два случая в гнезда кудрявых пеликанов (Чернов, 1990).

Отряд *Ciconiiformes* (*Gressores*) — аистообразные, или голенастые

Семейство *Ardeidae* — цаплевые

Ardeola ralloides (Scop.) — Желтая цапля.

По наблюдениям в дельте Эбро (Испания), отмечен случай выведения птенца желтой цапли малой белой цаплей (*Egretta garzetta*) в результате подкладки яйца (Gonzalez—Martin, Ruiz, 1996).

Egretta alba (L.) — Большая белая цапля.

При наблюдениях в смешанной колонии цапель (>500 гнезд) на о-ве вблизи Плимута, шт. Массачусетс (США), отмечен случай откладки яйца в гнездо кваквы (Cannell, Harrington, 1984).

Nycticorax nycticorax (L.) — Кваква.

Наблюдениями в смешанной колонии цапель (>500 гнезд) на о-ве вблизи Плимута, шт. Массачусетс (США), зарегистрированы 2 случая подкладки яйца кваквой в гнезда белых американских цапель (*Egretta thula*) (Cannell, Harrington, 1984).

Отряд *Anseriformes* — гусеобразные

Подотряд *Anseres* — гусиные, или пластинчатоклювые

Подсемейство *Anserinae* — гусиные

Anser caerulescens (L.) — Белый гусь.

На р. Мак-Коннел (зап. берег Гудзонова залива, Канада) находили яйца гусей в гнездах канадской казарки (3 случая), обыкновенной гаги (1), серебристой

* Список составлен по виду-донору. Вид-донор в тексте указан курсивом, вид-акцептор — подчеркнутым курсивом. The list organized by the donor-species. This species indicated in italics, while acceptor-species indicated in underlined italics.

чайки (2) и канадского журавля (2 случая) (Prevett J.P., Liefv B.C., MacInnes C.D., 1972).

Branta canadensis (L.) — Канадская казарка.

На р. Мак-Коннел (зап. берег Гудзонова залива, Канада) отмечена откладка яиц казаркой в гнезда обыкновенной гаги (Prevett J.P., Liefv B.C., MacInnes C.D., 1972). В шт. Айдахо (США) обнаружено гнездо скопы с яйцом казарки (Johnson, 1999). На одном из островов пруда в парке г. Аллентаун (Пенсильвания, США) найдено гнездо кряквы с яйцом казарки (Mather, 1978)

Branta bernicla (L.) — Черная казарка.

Случай инкубации двух яиц черной казарки в гнезде бургомистра наблюдали в июле 1996 года в дельте Лены (Соловьева, 1997).

Anser fabalis (Lath.) — Гуменник

На р. Кубалах в Таймырском заповеднике 29.06.1985 г. найдено гнездо зимняка на крутом склоне речного обрыва на высоте 10 м, в котором 4 яйца принадлежали зимняку и одно — гуменнику. Судя по разнице в насиженности яиц, гуменник отложил яйцо в старое гнездо зимняка еще до того, как зимняки начали откладку своих яиц (Чупин, 1995).

Подсемейство Anatinae — утиные

Tadorna tadorna (L.) — Пеганка.

В 1956—1961 гг. на островах Тендровского и Ягорлыцкого заливов гнезда длинноносого крохалея с яйцами пеганки составляли 17,8 %. Количество подложенных яиц пеганки варьировало от 1 до 10. Среди 2052 гнезд серой утки 50 гнезд (2,4 %) были с яйцами пеганки, а 10 гнезд (0,6 %) содержали яйца пеганки и длинноносого крохалея одновременно (Ардамацкая, 1965). В Крыму по одному яйцу обнаружены в 2-х (3,0 %) из 67 кладок кряквы. В 12-ти кладках (18,5 %, n=65) длинноносого крохалея от 1 до 6 яиц пеганки в каждой кладке. И один случай в 1974 г. — 1 яйцо в гнезде красноносого нырка с 7-ю яйцами (Костин, 1983). На озере Байкал Н.Г. Скрябиным (1975) яйца пеганки отмечены в гнезде серой утки. На озере Сарыкамыш (Ташаузская обл., Туркмения) в 1984—1989 гг. несколько раз регистрировали подкладывание яиц пеганкой в гнезда кряквы и красноносого нырка (Чернов, 1990).

Aix sponsa (L.) — Каролинская утка.

В окрестностях Крестона (Колумбия) 13.05.1988 г. найдено гнездо с 5 яйцами кряквы и одним — каролинской утки. Гнездо было в дупле одиночного тополя. Дупло глубиной 38 см находилось на высоте 4 м над поверхностью земли (Wilson, 1990). В Миннесоте (США) отмечена ежегодная подкладка яиц уткой в гнезда хохлатого крохалея (*M. cucullatus*) (Zicus, 1989, 1990). В 1985 г. на ю.-в. шт. Миссури (США) из 50 дуплянок 25 заняли каролинские утки, а две — хохлатый крохаль, и в обоих кладках крохалея были обнаружены яйца утки (Semel, Sherman, 1986). Случай успешного воспитания птенца каролинской утки североамериканской совкой (*Otus asio*) отмечен в шт. Алабама (США) (Manlove, 1998).

Anas platyrhynchos L. — Кряква.

На озере Байкал Н.Г. Скрябиным (1967) яйцо кряквы обнаружено в 1 гнезде широконоски (0,6 % из 171 обследованного). На озере Энгуре (Латвия) в 1958—1966 гг. отмечено 2 случая подкладок яиц кряквой в гнезда широконоски (Меднис, 1968). Яйцо кряквы в гнезде острохвостого тетерева (*Tympanuchus phasianellus*) (Leach, 1994). В Чехословакии 11.06.1984 г. на дереве в кладке ушастой совы (3 яйца) обнаружено 5 яиц кряквы. 14.06. в гнезде было 4 однодневных утенка, а 28.06 гнездо было пустым (Balla, 1985). В Крыму яйца кряквы обнаружены в гнездах пеганки (Лысенко, 1991).

Anas strepera (L.) — Серая утка.

На озере Байкал Н.Г. Скрябиным (1967) яйцо серой утки обнаружено в 1 гнезде черной кряквы (10,0 % из 10 обследованных). В Крыму в 2-х (3,0 %) кладках

кряквы обнаружено 1 и 4 яйца серой утки (Костин, 1983). В Сев. Дакоте (США) яйцо серой утки обнаружено также в гнезде *кряквы* (Lokemoen, 1991).

Anas acuta (L.) — *Шилохвость*.

На островах Южной Эстонии яйцо шилохвости встречено в гнезде *обыкновенной гаги* (Saluri, 1961). На озере Байкал Н.Г. Скрябиным (1967) яйца шилохвости обнаружены в гнездах *кряквы* (0,7 %, n=445), *широконоски* (1,7 %, n=171) и *чирка-трескунка* (4,2 %, n=24). В среднем яйца шилохвости содержали 1,1 % из 648 гнезд 3-х видов. В колонии сизых чаек на о-ве Редкий оз. Чаны (Чановский р-н, Новосибирской обл.) 8.07. 1986 г. обнаружено гнездо с 16 яйцами, которые насиживали одновременно шилохвость (7 яиц) и *широконоска* (9 яиц) (Чернышев, Юрлов, 1991). В дельте р. Селенги (Южный Байкал) 20.05.1975 г. найдено гнездо, содержавшее 6 яиц *широконоски* и 4 яйца шилохвости. Кроме того, еще 4 яйца последней были разбросаны вокруг гнезда. Судя по степени насыщенности, данная кладка была сформирована широконоской, к которой присоединилась шилохвость. Гнездо находилось в очень дисперсной колонии сизой чайки, на участке с отличными кормовыми и защитными условиями, в отсутствие дефицита мест пригодных для устройства гнезда. Насиживали кладку оба вида поочередно. После вылупления птенцов выводок был уведен широконоской (Мельников, Мельников, Клименко, 1998). В Крыму яйцо шилохвости обнаружено в гнезде *кряквы* (Лысенко, 1991).

Anas cyreata (L.) — *Широконоска*.

Факт откладки яйца широконоской в гнездо *сизой чайки* установлен в Эстонии (Saluri, 1961). На озере Байкал Н.Г. Скрябиным (1967) яйцо широконоски обнаружено в 1 гнезде *кряквы* (0,2 % из 445 обследованных). На озере Энгуре (Латвия) в 1958—1966 гг. отмечено 3 случая подкладки яиц широконоской в гнезда *хохлатой чернети* (Меднис, 1968).

Anas querquedula (L.) — *Чирок-трескунка*.

Три случая подкладки яиц чирком в гнезда *широконоски* зарегистрированы в Эстонии (Saluri, 1961). На озере Энгуре (Латвия) в 1958—1966 гг. отмечена подкладка яиц в гнезда *широконоски* (1 случай) и 2 — в гнезда *хохлатой чернети* (Меднис, 1968).

Netta rufina (Pall.) — *Красноносый нырок*.

В монографии Г.П. Дементьева и др. (1952) приводятся сведения о находке кладки *красноголового нырка* с 21-м яйцом и 7-ю яйцами красноносого нырка. На ю.-з. Испании в 1977—1978 и 1984—1989 гг. из 62 обследованных гнезд *кряквы* 19 (30,7 %) содержали яйца красноносого нырка. В 4,8 % случаев отмечена одновременная откладка яиц красноносого и *красноголового нырков* в гнезда *кряквы* (Amat, 1991). В Крыму (на Лебяжьих островах) яйца нырка обнаружены в гнездах *пеганки* (Лысенко, 1991). На озере Сарыкамыш (Ташаузская обл., Туркмения) в 1984—1989 гг. несколько раз отмечали подкладывание яиц нырком в гнезда *кряквы* и *серой утки* (Чернов, 1990). По наблюдениям Б.А. Казакова и Н.Х. Ломадзе (2002), на водоемах Северного Кавказа в марте и апреле самки нырков подкладывали яйца в гнезда *крякв* (180 случаев из 633-ти, или 28,4 %). В мае и июне — в гнезда *красноголового* (41 случай) и *белоглазого* (47 случаев) нырков.

Aythya valisineria (Wilson) — *Длинноносый красноголовый нырок*.

1 % гнезд американского *красноголового нырка* (*Aythya americana*) содержал яйца длинноносого нырка (Erickson, 1948, цит. по R. Saylor (1992)).

Aythya ferina (L.) — *Красноголовый нырок*.

Случай подкладки 21-го яйца в гнездо *красноносого нырка* с 7-ю яйцами зарегистрирован на оз. Чаны (Лавров, 1928). На озере Байкал Н.Г. Скрябиным (1967) яйца красноголового нырка обнаружены в гнездах: *шилохвости* (1,3 % из

76 обследованных), *обыкновенной кряквы* (2,5 %, n=445), *черной кряквы* (20,0 %, n=10), *широконоски* (1,7 %, n=171) и *хохлатой чернети* (0,9 %, n=227). В среднем яйца красноногового нырка содержали 2,0 % из 929 гнезд 5-ти видов. На озере Энгуре (Латвия) в 1958—1966 гг. отмечено 5 случаев подкладки яиц красноноговым нырком в гнезда *кряквы*, 12 — в гнезда *хохлатой чернети*, 2 — в гнездо *широконоски*, 2 — в гнездо *шилохвосты* (Меднис, 1968). Гнездо *серебристой чайки*, найденное 23.05.1971 г. на оз. Жарколь Наурзумского заповедника, содержало 3 яйца чайки и 1 яйцо красноногового нырка (Чернышев, 1973). В 1976—1978 гг. в долине р. Гвадалквивир (Испания) среди 199 кладок *красноногового нырка*, в 66-ти (34,4 %) обнаружены яйца красноногового нырка. В среднем — $2,5 \pm 1,7$ яйца на гнездо (Amat, 1985). Исследования Г.К. Иванова (1980) в 1966—1972 гг. в Новосибирской области показали, что нырок регулярно подкладывает яйца в гнезда *кряквы*, *хохлатой чернети*, *серой утки* и *савки*. В северной части Байкала, в устье Верхней Ангары в 1974—1975 гг. из 340 найденных гнезд отмечено 8 (2,4 %) случаев откладки яиц красноноговым нырком в гнезда других видов уток (Шинкаренко, 1979). В 1965 г. в Западной Сибири 1 яйцо нырка найдено в гнезде *черношейной поганки*, а в 1966 г. — два яйца в гнезде *лысухи* (Гынгазов, Миловидов, 1977). В урочище «Трехозерки» (Республика Хакасия) в июне 1992 г. в трех гнездах *широконоски* обнаружено по одному яйцу нырка (Байкалов, Коровицкий, 1994). На водоемах Северного Кавказа в мае и июне яйца красноногового нырка обнаружены в гнездах *красноногового* (19,5 %) и *белоглазого* (10,3 %) нырков, а также *кряквы* (5,8%) (Казаков, Ломадзе, 2002).

Aythya americana (Eyton) — Американский красноноговый нырок.

В Статсмене (шт. Сев. Дакота, США) в 1976 г. из 24-х гнезд *кряквы* 10 (41,7 %) содержали яйца нырка (Talent, Krau, Jarvis, 1981). В 1985—1986 гг. в Сев. Дакоте (США) яйца нырка зарегистрированы в гнездах *малой морской чернети* (*Aythya affinis*), *кряквы* и *серой утки*. В нескольких случаях гнезда содержали яйца трех видов одновременно (Lokemoen, 1991). Случай откладки нырком яиц в гнездо *полевого луны* зарегистрирован 29.05.1993 г. в Альберта (5 яиц луны и 2 яйца нырка). Самка нырка подкладывала яйца в гнездо луны, когда там уже было хотя бы одно яйцо хозяина (Fleskes, 1992). В Фармингтоне (шт. Юта, США) в 1972 — 1974 гг. яйца нырка обнаружены в 8-ми (27,6 %, n=29) гнездах *кряквы*, 20-ти (41,7 %, n=48) гнездах *шилохвосты*, 194-х гнездах *коричневого чирка* (*A. cyanoptera*) (40,9 %, n=474) и 6-ти гнездах *американской савки* (4,8 %, n=158) (Joynes, 1976). До 15 % кладок *длинноногового красноногового нырка* (*Aythya valisineria*) содержали яйца американского нырка (M. Andersson, цит. по R. Sayler (1992)).

Aythya affinis (Eyton) — Малая морская чернеть.

В Сев. Дакоте (США) четыре яйца чернети обнаружены в гнезде *серой утки* с 8-ю яйцами и тремя яйцами американского красноногового нырка (Lokemoen, 1991).

Aythya nyroca (Guld.) — Белоглазый нырок.

На реке Челбас (Краснодарский край) смешанные с другими видами уток кладки зарегистрированы в 49,6 % случаев, в том числе с *кряквой* — 11,7 %, с *красноноговым нырком* — 26,8 %, с *красноносым нырком* — 11,1 %, *савкой* (1 случай) и с *камышницей* (3 случая) (Казаков, Ломадзе, Маркитан, 2001; Казаков, Ломадзе, 2002).

Aythya fuligula (L.) — Хохлатая чернеть.

В Финляндии отмечены частые случаи подкладок яиц чернетью в гнезда *синьги* (*Melanitta nigra*) (Bergmann; цит. по W. Makatsch, 1955). На озере Байкал Н.Г. Скрябиным (1967) яйца хохлатой чернети обнаружены в гнездах: *шилохвосты* (3,9 % из 76 обследованных), *серой утки* (5,5 %, n=73), *обыкновенной кряквы* (0,9 %, n=445), *широконоски* (5,2 %, n=171), *касатки* (*Anas falcata*) (12,5 %, n=8) и *красноногового нырка* (2,9 %, n=208). В среднем яйца хохлатой чернети

содержали 2,75 % из 982 гнезд 6 видов. На озере Энгуре (Латвия) в 1958—1966 гг. отмечено 4 случая подкладки яиц хохлатой чернетью в гнезда *кряквы*, 9 случаев — в гнезда *широконоски*, 6 — в гнезда *чирка-трескунка*, 15 — в гнезда *красноголового нырка* (Меднис, 1968). Исследования Г.К. Иванова (1980) в 1966—1972 гг. в Новосибирской области показали, что чернеть регулярно подкладывает яйца в гнезда *красноголового нырка*. В северной части Байкала, в устье Верхней Ангары в 1974—1975 гг. из 340 найденных гнезд отмечено 15 (4,4 %) случаев откладки яиц хохлатой чернетью в гнезда других видов уток (Шинкаренко, 1979).

На озере Сойтс и островах Южной Эстонии яйца хохлатой чернети обнаружены в гнездах 10 различных видов околотовных птиц (всего 21 находка): по 1 случаю у *сизой, озерной чаек и речной крачки* (в гнезде крачки было 3 собственных и 2 яйца чернети), 5 случаев в гнезде *кряквы*, 4 — *широконоски*, по 3 случая в гнездах *среднего (длинноносого) и большого крохалей* и по одному — в кладках *обыкновенной гаги, красноголового нырка и турпана* (Saluri, 1961).

Aythya marila (L.) — Морская чернеть.

В 1990—1995 гг. на с.-з. Канады яйцо чернети обнаружено в гнезде *делавэрской чайки (Larus delawarensis)* с 3 яйцами (Fournier, 2000).

Vicperhala clangula (L.) — Обыкновенный гоголь.

В шт. Манитоба (Канада) в 10 (~16,7 %) гнездах *кряквы* (гнездится в искусственных гнездовьях) обнаружены яйца гоголя (от 1—2-х до 4-х и 8-ми). Насиживание и вылупление птенцов проходило нормально (Titman, 1971). В Миннесоте (США) отмечена ежегодная подкладка яиц гоголем в гнезда *хохлатого крохаля (M. cucullatus)* (Zicus, 1990).

Melanitta perspicillata (L.) — Пестроносый турпан.

Вид указан в списке межвидовых подкладок яиц G. Beauchamp (1997) со ссылкой на работу Bellrose (1978).

Melanitta fusca (L.) — Турпан.

В Эстонии яйцо турпана обнаружено в гнезде *хохлатой чернети* (2 случая) (Saluri, 1961).

Clangula hyemalis (L.) — Морянка.

Кладка *морской чернети (Aythya marila)*, обнаруженная в низовьях рек Чаун-Паляваам (Западная Чукотка) 18.06.1986 г., содержала, кроме 9-ти яиц чернети, 5 яиц морянки. Яйца морянки постепенно исчезали из гнезда по неизвестной причине (25.06. их оставалось 3; 2.07.—2; 6.07. — 1, а 10.07. — ни одного). Самка чернети успешно вывела птенцов (Дорогой, 1990).

Somateria mollissima (L.) — Обыкновенная гага.

На р. Мак-Коннел (зап. берег Гудзонова залива, Канада) отмечена откладка яиц гагой в гнезда *канадской казарки* (Prevett, Lieff, MacInnes, 1972).

Mergus serrator L. — Средний (длинноносый) крохаль.

В Швеции отмечены случаи подкладок яиц крохалем в гнезда *турпана* (Durango; цит. по W. Makatsch, 1955). На озере Сойтс и островах Южной Эстонии яйца среднего крохаля обнаружены в гнездах *большого крохаля* (1 случай) и *турпана* (6 случаев) (Saluri, 1961). В Черноморском заповеднике среди 2052 гнезд *серой утки* 24 (1,1 %) были с яйцами длинноносого крохаля, а 10 гнезд (0,6 %) содержали яйца *пеганки* и длинноносого крохаля одновременно (Ардамацкая, 1965). На озере Энгуре (Латвия) в 1958—1966 гг. отмечен один случай подкладки яиц крохалем в гнезда *хохлатой чернети* (Меднис, 1968). В Крыму в 5-ти (7,5 %) кладках *кряквы* обнаружено от 1 до 3-х яиц крохаля (Костин, 1983). Здесь же (на Лебяжьих островах) яйца крохаля обнаружены в гнездах *пеганки* (Лысенко, 1991).

Mergus merganser L. — Большой крохаль.

На островах Южной Эстонии яйцо большого крохаля обнаружено в гнезде *хохлатой чернети* (Saluri, 1961). Г. Бергман приводит факт подкладки крохалем 5-ти яиц в гнездо *турпана* (Bergman, 1939; цит. по R. Saluri, 1961).

Oxyura leucoscephala (Scop.) — Савка.

Случай откладки шести яиц самкой савки в гнездо *белоглазого нырка* отмечен Е. Спангенбергом (Spangenberg; цит. по W. Makatsch, 1955).

Oxyura jamaicensis (Scop.) — Американская савка.

В Статсмене (шт. Сев. Дакота, США) в 1976 г. из 24-х осмотренных гнезд *кряквы* 2 (8,3 %) содержали яйца савки (Talent L.G., Krapu G.L., Jarvis R.L., 1981). На озере в Айдахо (США) найдено гнездо, содержащее одновременно яйца трех видов: *западноамериканской поганки*, *каролинской поганки* и савки (Wolf, 1953). В Фармингтоне (шт. Юта, США) в 1972—1974 гг. яйца савки обнаружены в 2-х (6,9 %, n=29) гнездах *кряквы*, 3-х (6,3 %, n=48) гнездах *шилохвосты*, 11-ти гнездах *коричневого чирка (A. cyanoptera)* (2,3 %, n=474) и 10 гнездах *американского красноголового нырка (Aythya valisineria)* (10,7 %, n=93) (Joynes, 1976). В гнездах *длинноногого нырка (Aythya valisineria)* межвидовой паразитизм савки зарегистрирован в 5% случаев (Siegfrid, 1976, цит. по R. Saylor, 1992).

Netta peposaca (Vieillot) — Пампасский нырок.

Кладка *каравайки* содержала одно яйцо пампасского нырка. Кроме того, эта кладка содержала и одно яйцо *черноголовой древесной утки* (Аргентина, M. Weller, 1968).

Отряд Falconiformes — соколообразные, или дневные хищные птицы

Семейство Accipitridae — ястребиные

Buteo jamaicensis (Gm.) — Краснохвостый сарыч.

Случай воспитания птенца сарыча *белоголовым орланом (Haliaeetus leucoscephalus)* описан в окрестностях Вашингтона (США) (Watson, Cunningham, 1996).

Семейство Falconidae — соколиные

Falco tinnunculus (L.) — Обыкновенная пустельга.

Среди 87 обследованных гнезд *ушастой совы* в Люблянской Барье (Словения) отмечен 1 (1,1%) случай нахождения яйца пустельги в кладке совы (Tome, 1996).

Отряд Galliformes — курообразные

Семейство Tetraonidae — тетеревиные

Lagopus lagopus (L.) — Белая куропатка.

На р. Мак-Коннел (зап. берег Гудзонова залива, Канада) отмечена откладка яиц куропаткой в гнезда *белого гуся* и *шилохвосты* (Prevett, Lief, MacInnes, 1972). На побережье полуострова Канин в междуречье рек Месны и Торны 20.06.1994 г. было найдено гнездо, состоящее из 10 яиц *шилохвосты* и 6 яиц белой куропатки. Кладку насиживала *шилохвость* (Глуховский, 2001).

Lyrurus tetrix (L.) — Тетерев.

В Голландии в 1964 г. обнаружена кладка с яйцами, принадлежащими тетереву и *серой куропатке* (Hellebrekers, 1965). В июне 1960 г. в Окском заповеднике обнаружено гнездо, которое насиживала самка рябчика. Среди 11-ти яиц 6 принадлежали *рябчику*, а 5 яиц — тетереву (Киселев, 1971).

Семейство Phasianidae — фазановые

Phasianus colchicus (L.) — Обыкновенный фазан.

Обыкновенный фазан отмечен как факультативный гнездовой паразит *лугового тетерева*, *рябчика*, *виргинской куропатки*, *синекрылого чирка*, *кряквы*, *широконоски* (Schmutz, 1988). В Сев. Колорадо (США) в 1986—1987 гг. из 33-х гнезд *индейки (Meleagris gallopavo)* в 3-х найдено по 1 яйцу фазана (Schmutz, 1988). В 1970—1988 гг. в шт. Иллинойс (США) одна кладка (0,4 %, n=281) *виргинской куропатки (Colinus virginianus)* содержала яйцо фазана (Westemeier, Esker, Simpson, 1989).

Coturnix coturnix (L.) — Обыкновенный перепел.

В кладке *коростеля* (10 яиц) два яйца принадлежали перепелу (Юдин, 1958).

Семейство Meleagrididae — индейковые

Meleagris gallopavo L. — Индюк.

В шт. Огайо (США) в 1971—1991 гг. среди обследованных 38 гнезд воротничкового рябчика отмечено четыре случая, когда кладка содержала яйца индейки (10 яиц и 1 яйцо; 9 и 3; 12 и 3 и 13 и 4, соответственно, рябчик — индейка). Известен один подобный случай в шт. Нью-Йорк (Stoll, 1992).

Отряд Gruiformes — журавлеобразные

Семейство Rallidae — пастушковые

Fulica atra L. — Лысуха.

На ю.-з. Испании в 1977—1978 и 1984—1989 гг. из 62 обследованных гнезд кряквы одно (1,6 %) содержало яйца кряквы и лысухи (Amat, 1991).

Gallinula chloropus (L.) — Камышница.

Яйцо камышницы обнаружено в кладке китайского волчка (*Ixobrychus sinensis* (Gm.)) (Ueda, 1993). В Юж. Каролине (США) 18.04.1988 г. в гнезде лодкохвостого квискала (*Quiscalus major*) с 3 яйцами обнаружено яйцо камышницы (Post, Seals, 1989).

Отряд Charadriiformes — ржанкообразные

Семейство Charadriidae — ржанковые

Vanellus vanellus (L.) — Чибис.

В 1981 г. на оз. Езерице (Витебская область) в гнезде озерной чайки (2 яйца) находилась кладка чибиса (4 яйца), которую насиживала чайка (Козлов, 1986). Кладка, которую наблюдали 5.05.1983 г. близ Стерлинга (Великобритания), состояла 2-х яиц кулика-сороки и 1-го яйца чибиса. Насиживал кулик-сорока (Speakman, 1987). Позднее случай высидивания и воспитания птенца чибиса куликом-сорокой описан Дж. Хэмпширом и Ф. Расселом в Англии (Hampshire, Russell, 1993). Одна из кладок ходулочника в Казахстане в 1988 году содержала, кроме 4-х яиц хозяина, три яйца чибиса (Синицын, Дробовцев, 2002).

Charadrius hiaticula L. — Галстучник.

Яйца галстучника в гнездах мородунки, травника, чибиса, малого зуйка, речной и малой крачек находили в годы с высоким паводком и плотностью гнездования (1998—1999) в пойме реки Припяти (Беларусь) П.В. Пинчук, Э.А. Монгин и С.В. Мороз (2002).

Charadrius montana (Towson) — Горный зук.

В США обнаружено гнездо крикливого зуйка (*Charadrius vociferus*), который насиживал кладку, состоящую из 3-х собственных яиц и 3-х яиц горного зуйка. К моменту обнаружения гнезда насиживание продолжалось уже около двух недель (Jojoba-Elverum, Giesen Kenneth, 2000).

Семейство Scolopacidae — бекасовые

Tringa totanus (L.) — Травник.

В 1982 г. на оз. Езерице (Витебская область) в 2-х гнездах озерной чайки (1 и 3 яйца) находились яйца травника (1 и 3, соответственно). Смешанные кладки насиживали чайки (Козлов, 1986).

Xenus (Tringa) cinereus (Guld.) — Мородунка.

Яйца мородунки в гнездах галстучника, травника, чибиса, малого зуйка, речной и малой крачек находили в годы с высоким паводком в пойме реки Припяти (Беларусь) П.В. Пинчук, Э.А. Монгин и С.В. Мороз (2002).

Gallinago gallinago (L.) — Бекас.

Яйцо бекаса обнаружено в гнезде крикливого зуйка (*Charadrius vociferus*) с 3-мя яйцами хозяина (Whitelaw, 1998).

Philomachus pugnax (L.) — Турухтан.

Случай совместной кладки травника и турухтана в одном гнезде отмечен Ф. Хавершмидтом (Haverschmidt, 1956).

Arenaria interpres (L.) — Камнешарка.

На островах Южной Эстонии яйцо камнешарки обнаружено в кладке сизой чайки (Saluri, 1961).

Семейство Recurvirostridae — шилоклювковые

Himantopus himantopus (L.) — Ходулочник.

На озере Сарыкамыш (Ташаузская обл., Туркмения) встречена смешанная кладка ходулочника и малой крачки (Чернов, 1990).

Семейство Laridae — чайковые

Larus delawarensis Ord — Делавэрская чайка.

В Сев.-Зап. Канаде яйцо чайки обнаружено в гнезде морской чернети с 8 яйцами (Fournier, 2000).

Larus canus L. — Сизая чайка.

В Эстонии яйцо сизой чайки обнаружено в кладке кулика-сороки (Saluri, 1961).

Larus argentatus Pont. — Серебристая чайка.

На острове Подкова (Молочный лиман, Приазовье) в 1989—1990 гг. отмечены пять случаев подкладок 1—2-х яиц чайкой в гнезда большого баклана (Кошелев и др., 1990).

Larus ridibundus L. — Озерная чайка.

На островах Южной Эстонии яйца озерной чайки обнаружены в кладках лысухи, малой чайки и травника (по 1 случаю) (Saluri, 1961). В июне 1967 г. на оз. Медвис (Польша) в колонии чаек было найдено гнездо, содержащее 3 яйца сизой чайки и 3 озерной (Wolk, 1968). На озере Энгуре (Латвия) в 1958—1966 гг. отмечен один случай подкладки яиц чайкой в гнездо охлатой чернети (Меднис, 1968).

Larus minutus Pall. — Малая чайка.

С.Д. Лавров (1928) на оз. Чаны зарегистрировал несколько случаев подкладок малой чайкой по одному яйцу в гнезда болотных крачек.

Sterna dougallii Montagu — Розовая крачка.

По наблюдениям на о-вах Вест-Индии в 1981 г., яйцо розовой крачки найдено в гнезде антильской горлицы (*Zenaida aurita*) с одним собственным яйцом. В 1985 г. яйцо крачки — в гнезде бурокрылой крачки (*Sterna anaethetus*). Плотность гнездования крачек (в этом году) была очень высокой — до 4 гнезд на 1 м² (Norton, 1988).

Отряд Cuculiformes — кукушкообразные

Сем. Cuculidae — кукушковые

Coccyzus erythrophthalmus (Wilson) — Черноклювая американская кукушка.

Случаи подкладки яиц в гнезда других видов зарегистрированы неоднократно (Forbush, 1927; Roberts, 1936; Bent, 1940; Todd, 1940; Spencer, 1943; все цит. по Nolan, Thompson, 1975).

По данным В. Макача, яйца черноклювой американской кукушки находили в гнездах следующих видов: *Myiochanes virens*, *Richmondia cardinalis*, *Bombocilla cedrorum*, *Dumetella carolinensis*, *Hylocichia mustelina*, *Spizella passerina* и *Dendroica aestiva* (Bent, Wolf, цит. по W. Makatsch, 1955).

Coccyzus americanus (L.) — Желтоклювая американская кукушка.

Случаи подкладки яиц другим видам зарегистрированы давно (Forbush, 1927; Roberts, 1936; Bent, 1940; Todd, 1940; Spencer, 1943; все цит. по Nolan, Thompson, 1975).

В. Макач указывает следующие виды, в гнездах которых находили яйца желтоклювой американской кукушки: *Turdus migratorius*, *Dumetella carolinensis*, *Spiza americana*, *Amphispiza bilineata*, *Zenaidura macroura*, *Hylocichia mustelina*, *Bombocilla cedrorum* и *Richmondia cardinalis* (Bent, Davison, Bendire; цит. по W. Makatsch, 1955).

В Блумингтоне, шт. Индиана (США), в 1970 и 1973 гг., когда наблюдалось обилие пицци (цикад), отмечена откладка большего числа яиц в собственные гнезда и подбрасывание яиц желтоклювой кукушкой в гнезда черноклювой американской кукушки (*Coccyzus erythrophthalmus*, 4 случая) и красноглазого тауи (*Pipilo erythrophthalmus*, 1 случай) (Nolan, Thompson, 1975).

Отряд Passeriformes — воробьинообразные

Семейство Meliphagidae — медососовые

Entomyzon cyanotis (Lath.) — Синеухий медосос.

Н. Робертс отмечает регулярное использование медососом гнезд кривоклювых темелий (*Pomatorhinus*). В двух случаях зарегистрированы находки яиц медососа в гнездах тимелий вместе с яйцами хозяина (Roberts, 1955a).

Семейство Acanthizidae — шпюкловковые

Sericornis magnirostris (Gould) — Большеклювая кустовка.

Большеклювая кустовка занимает висячие гнезда близкородственного вида *Sericornis lathamii*. Описаны три находки смешанных кладок обоих видов (насиживал *S. lathamii*). На северо-востоке Нового Южного Уэльса кустовка занимает гнезда мухоловки *Gerygone richmondi*. В одном гнезде были обнаружены яйца трех видов, кроме кустовки (три яйца принадлежали мухоловке, шесть — двум самкам крапивника) (Roberts, 1955a).

Семейство Remizidae — ремезы

Auriparus flaviceps (Sundevall) — Американский ремез.

На юге шт. Техас (США) 22.05.1980 г. найдено гнездо многоголосого перемешника (*Mimus polyglottos*) с яйцом американского ремеза. Кладка содержала также 2 яйца бронзовой воловьей птицы (*Molothrus aeneus*) (Carter, 1987).

Семейство Paridae — синицевые

Parus caeruleus L. — Обыкновенная лазоревка.

В окрестностях станции Радольфель (Германия) за 1954—1960 гг. найдено 5 кладок большой синицы с яйцами лазоревки (Weinzierl, 1961). Описан случай нахождения в гнезде большой синицы птенца лазоревки (Löhr, 1964). В Центр. Италии в 1995 г. пара больших синиц вырастила 5 собственных птенцов и 7 птенцов лазоревки. В 1997 г. другие пары — 4-х и 6 своих птенцов и 2-х и 4-х слетков лазоревки (Petrassi et al., 1998).

Parus major L. — Большая синица.

Х. Лёрлем описан случай нахождения в гнезде лазоревки птенцов большой синицы (Löhr, 1964).

Parus ater L. — Московка (черная синица).

Х. Лёрлем птенец московки обнаружен в гнезде хохлатой синицы (Löhr, 1964).

Семейство Certhiidae — пищуховые

Certhia familiaris L. — Обыкновенная пищуха.

Х. Лёрлем описан случай нахождения птенца пищухи в гнезде хохлатой синицы (Löhr, 1964).

Семейство Troglodytidae — крапивниковые

Troglodytes aëdon Vieillot — Домовый крапивник.

Описан случай откладки яйца крапивником в гнездо желтой древесной славки (*Dendroica petechia*) в шт. Манитоба (Канада). Яйцо крапивника появилось 6-м в гнезде после завершения кладки (Spencer, 1989).

Семейство Turdidae — дроздовые

Turdus philomelos Brem — Певчий дрозд.

Во Франции описан случай успешного выкармливания 2-х птенцов певчего дрозда в гнезде черного дрозда (с 3-мя птенцами) (Erard, Armani, 1986).

Phoenicurus phoenicurus (L.) — Обыкновенная горихвостка.

В Шотландии в 1947—1954 наблюдали яйца и птенцов горихвостки в гнездах большой синицы, обыкновенной лазоревки и московки (Mackenzie, 1954).

Sialia sialis (L.) — *Восточная сиалия*.

Описан случай воспитания птенца сиалии *коричневоголовым поползнем* (*Sitta pusilla*) в шт. Джорджия (США) (Tollor, 1997).

Семейство Sylviidae — славковые

Locustella luscinioides (Savi) — *Соловьиный сверчок*.

В мае 1966 г. в устье р. Эйссел (пров. Оверэйссел, Голландия) было найдено гнездо с 6 яйцами *усатой синицы* и 2 яйцами сверчка (Woudstra, 1966). Летом 1971 г. на оз. Жарколь Наурзумского заповедника найдено гнездо *индийской камышевки* с 2-мя своими яйцами и 2-мя — соловьиного сверчка (Чернышев, 1973).

Silvia atricapilla (L.) — *Черноголовая славка*.

А.С. Мальчевский приводит факт нахождения яйца черноголовой славки в гнезде *садовой славки*. Последние успешно выкормили не только своих птенцов, но и птенца черноголовки (Мальчевский, 1987).

Silvia borin (Bodd.) — *Садовая славка*.

Случай обнаружения яйца садовой славки в гнезде *серой славки* отмечен А.С. Мальчевским (1987).

Семейство Muscicapidae — мухоловковые

Ficedula hypoleuca (Pall.) — *Мухоловка-пеструшка*.

В Швеции в июне 1960 г. в гнезде *большой синицы* с шестью птенцами находилось 3 птенца мухоловки-пеструшки (Borg, 1961). Подобные случаи отмечены М.М. Ушаковой и В.А. Ушаковым (1976) в Раифском лесу (Татарстан) летом 1969 г. В одном случае (23.06.) кладку из 8-ми собственных яиц и 5-ти яиц мухоловки-пеструшки насиживала *большая синица*. 14.07. в этом гнезде находились 5 птенцов большой синицы и один птенец мухоловки, а 26.07. птенцов в гнезде уже не было, очевидно, все они благополучно вылетели. В другом случае в гнезде *горихвостки* обнаружено три птенца горихвостки и два птенца мухоловки-пеструшки. Первые (14.07) были 5—6-дневного возраста, вторые — 2—3-дневного. При последующем осмотре (22.07.) 2 птенца горихвостки уже покинули гнездо и держались поблизости, а 3-й и 2 птенца мухоловки-пеструшки оставались в гнезде. 26.07. гнездо уже было пустым. Видимо, и этот смешанный выводок благополучно вылетел.

В Норвегии в одном синичнике 15.06.1991 г. было 5 яиц *обыкновенной горихвостки*, а через неделю — 7 яиц горихвостки и 4 яйца мухоловки-пеструшки, но самки обоих видов вместе насиживали кладку (Järvinen, 1993).

Семейство Laniidae — сорокопутовые

Lanius bicerphalus Temm. — *Японский сорокопут*.

Описан случай воспитания птенца японского сорокопута *сибирским сорокопутом* (*Lanius cristatus*) (Imanishi, 1994).

Семейство Emberizidae — овсянковые

Amphispiza belli (Cassin) — *Шалфейная (пустынная) овсянка*.

21.06.1972 г. в Washoe Country (шт. Невада, США) найдено гнездо *черногорлой пустынной овсянки* (*Amphispiza bilineata*) с 2-мя яйцами и яйцом шалфейной овсянки. Случай классифицируется как «сброс яйца» («egg-dumping») (Gustafson, 1975).

Семейство Fringillidae — вьюрковые

Coccothraustes coccothraustes L. — *Обыкновенный дубонос*.

На территории Савальского лесхоза (Воронежская область) А.С. Мальчевским (1987) два яйца дубоноса обнаружены в гнезде *сорокопута-жулана*. Другое яйцо дубоноса, хранящееся в коллекции в Зоологическом институте РАН среди «кукушечьих» яиц, найденное П.В. Серебровским в гнезде *сорокопута-жулана* и первоначально определенное как яйцо кукушки, после детального его изучения оказалось типичным яйцом дубоноса (Мальчевский, 1987).

Сем. Estrildidae — вьюрковые ткачики

Lagonosticta rhodopareia (Heuglin) — Розовый амарант.

Lagonosticta senegala (L.) — Обыкновенный амарант.

В 1966—1969 гг. в Африке в 86,6 % гнезд пестрой питулии (*Pytilia melba*) обнаружены по 2—5 яиц нескольких самок розового и обыкновенного амарантов (Nicolai, 1991).

Сем. Ploceidae — ткачиковые

Euplectes afer (Gm.) — Наполеонов бархатный ткач.

По наблюдениям в неволе, пара бархатных ткачей неоднократно начинала гнездование, но самец не достраивал гнезда, и самка откладывала яйца в гнезда *Spermestes cucullata*, *Poephila acuticauda*, *Uraeginthus bengalus*, находившиеся в той же вольере. Когда же самец ткача достроил гнездо, то самка отложила 3 яйца и благополучно высидела и выкормила птенцов (Siroki, 1975).

Семейство Sturnidae — скворцовые

Sturnus vulgaris L. — Обыкновенный скворец.

В низовьях р. Атрек (Ю.-В. Прикаспий) 4.05.1984 г. в одном из гнезд колонии черногрудых воробьев (*Passer hispaniolensis*) наряду с 5 яйцами хозяина обнаружено яйцо скворца (Белоусов, 1990).

Семейство Corvidae — вороновые

Pica pica (L.) — Сорока.

Среди 87 обследованных гнезд ушастой совы в Люблянской Барье (Словения) отмечен один (1,1 %) случай нахождения яйца сороки в кладке совы (Tome, 1996).

Содержание

Предисловие	3
Глава 1. Материал и методика	5
1.1. Материал и методика	5
1.2. Определения и понятия	7
1.3. Благодарности	10
Глава 2. Гнездовой паразитизм как особый способ размножения птиц и биологическое явление (Эколого-систематическая характеристика видов птиц – облигатных гнездовых паразитов. Распространение, виды-воспитатели, особенности биологии)	12
2.1. Отряд <i>Anseriformes</i> — Гусеобразные	12
Подотряд <i>Anseres</i> — гусиные, или пластинчатоклювые	12
2.1.1. Сем. <i>Anatidae</i> — пластинчатоклювые	12
2.1.1.1. Род <i>Heteronetta</i> Salvadori — Черноголовая древесная утка	12
2.2. Отряд <i>Cuculiformes</i> — Кукушкообразные	16
2.2.1. Семейство <i>Cuculidae</i> — кукушковые	16
2.2.1.1. Род <i>Clamator</i> Kaup — Хохлатая кукушка	16
2.2.1.2. Род <i>Pachycoccyx</i> Cabanis — Толстоклювая кукушка	26
2.2.1.3. Род <i>Cuculus</i> L. — Кукушка	27
2.2.1.4. Род <i>Cercoccyx</i> Cabanis — Длиннохвостая кукушка	51
2.2.1.5. Род <i>Sacomantis</i> Müller — Щетинистая кукушка	52
2.2.1.6. Род <i>Rhamphomantis</i> Salvadori — Длинноклювая кукушка	58
2.2.1.7. Род <i>Chrysococcyx</i> Boie — Бронзовая кукушка	58
2.2.1.8. Род <i>Surniculus</i> Lesson — Дронговая кукушка	71
2.2.1.9. Род <i>Caliechthrus</i> Cabanis et Heine — Белоголовый коэль	71
2.2.1.10. Род <i>Microdynamis</i> Salvadori — Черноголовая кукушка	71
2.2.1.11. Род <i>Eudynamis</i> Vigors et Horsfield — Коэль	72
2.2.1.12. Род <i>Scythrops</i> Latham — Исполинская кукушка	74
2.2.1.13. Род <i>Tapera</i> Thunberg — Четырехкрылая кукушка	75
2.2.1.14. Род <i>Dromococcyx</i> Wied — Павлинья кукушка	76
2.3. Отряд <i>Piciformes</i> — Дятлообразные	77
2.3.1. Семейство <i>Indicatoridae</i> — медуказчиковые	77
2.3.1.1. Род <i>Prodotiscus</i> Sundevall — Тонкоклювый медуказчик	77
2.3.1.2. Род <i>Melignomon</i> Reichenow — Белохвостый медуказчик	78
2.3.1.3. Род <i>Melichneutes</i> Reichenow — Лирохвостый медуказчик	79
2.3.1.4. Род <i>Indicator</i> Stephens — Медуказчик	79
2.4. Отряд <i>Passeriformes</i> — Воробьинообразные	83
2.4.1. Семейство <i>Icteridae</i> — Трупиаловые	83
2.4.1.1. Род <i>Molothrus</i> Swainson — Коровий трупиал	83
2.4.1.2. Род <i>Scaphidura</i> Swainson — Большой трупиал	97
2.4.2. Семейство <i>Ploceidae</i> — ткачиковые	99
2.4.2.1. Род <i>Vidua</i> Cuvier — Вдовушка	99
2.4.2.2. Род <i>Anomalospiza</i> Shelley — Кукушковый ткач	104
Глава 3. Биология размножения обыкновенной кукушки (<i>Cuculus canorus</i> L.) как пример совершенного облигатного гнездового паразитизма	105
3.1. Территориальные связи, соотношение полов и взаимоотношения самок и самцов кукушки в период размножения	105

3.1.1. К вопросу о соотношении полов у обыкновенной кукушки	105
3.1.2. Территориальные связи кукушки. Возврат на территорию рождения или предыдущего размножения	106
3.1.3. Индивидуальные территории самцов и самок в период размножения	107
3.2. Поведение самок обыкновенной кукушки при поиске гнезд видов-воспитателей и подкладывании в них своего яйца	110
3.2.1. Поиск гнезд и подкладка яиц	110
3.2.2. Промежутки между откладкой очередных яиц	123
3.2.3. Количество яиц, откладываемых одной самкой за сезон	123
3.3. Сроки размножения кукушки и видов птиц — ее воспитателей	125
3.3.1. Синхронизация периодов размножения	125
3.3.2. Разорение гнезд видов-воспитателей кукушкой как особая форма репродуктивного поведения	130
3.4. Морфологическая характеристика яиц обыкновенной кукушки	134
3.4.1. Размеры, масса и вариабельность яиц одной самки	134
3.4.2. Окраска яиц обыкновенной кукушки	140
3.5. Особенности насиживания яиц и выкармливания птенцов кукушки видами-воспитателями	145
3.5.1. Инкубационный период	145
3.5.2. Развитие кукушонка и особенности поведения в гнезде хозяина	148
3.5.3. О пищевой пластичности птенца кукушки	157
3.6. Успешность размножения кукушки у различных видов-воспитателей	161
3.7. Виды-воспитатели обыкновенной кукушки и особенности ее взаимоотношений с различными категориями хозяев	165
3.7.1. Виды-воспитатели обыкновенной кукушки в России и на сопредельных территориях, в Западной Европе и ареале	165
3.7.1.1. Виды-воспитатели кукушки в России и на сопредельных территориях	168
3.7.1.2. Виды-воспитатели кукушки в Западной Европе и Северной Африке	180
3.7.1.3. Виды-воспитатели кукушки в азиатской части ареала	184
3.7.2. О постоянстве основных видов-воспитателей.	188
3.7.3. Случайные и локальные виды-воспитатели.	194
3.7.4. Доля паразитированных гнезд основных видов-воспитателей.	196
3.7.5. Влияние кукушки на успешность размножения и численность видов-воспитателей	200

Глава 4. Биологические особенности облигатного гнездового паразитизма трупялов (на примере буроголового коровьего трупяла (<i>Molothrus ater</i> (Bodd.))	204
4.1. Соотношение полов, индивидуальные территории самцов и самок в период размножения и типы брачных отношений у трупялов	204
4.2. Сроки размножения трупялов и видов-хозяев	207
4.2.1. Синхронизация периодов размножения	207
4.2.2. Сезонные особенности паразитизма трупялов	207
4.3. Поведение самок трупялов при поиске гнезд видов-воспитателей и подкладывании в них своих яиц	209
4.3.1. Поиск гнезд и подкладывание яиц	209
4.3.2. Количество яиц, откладываемых одной самкой трупяла в гнездо хозяина и за весь сезон размножения	215

4.4. Морфологическая характеристика яиц трупиалов. Инкубационный период	217
4.5. Развитие птенца трупиала и особенности его поведения в гнезде хозяина	218
4.6. Виды-воспитатели буроголового коровьего трупиала и особенности его взаимоотношений с различными категориями хозяев	220
4.6.1. Виды-воспитатели буроголового коровьего трупиала	220
4.6.2. Доля паразитированных гнезд различных видов-воспитателей и интенсивность паразитизма трупиалов	223
4.7. Успешность размножения буроголового трупиала у различных видов-воспитателей	231
4.8. Влияние трупиалов на успешность размножения и численность видов-воспитателей	232
Глава 5. Внутривидовой гнездовой паразитизм у птиц (Распространение и характеристика явления)	234
5.1. Обзор методов идентификации кладок с яйцами, подложенными конспецифичными особями	235
5.1.1. Полевые и лабораторные методы исследований	235
5.1.2. Внутрикладковая изменчивость яиц и ее использование для определения кладок с подложенными яйцами	238
5.1.3. Случаи появления новых яиц после завершения кладки	240
5.1.4. Об увеличенных размерах кладок у птиц	241
5.2. Особенности внутривидового паразитизма неворобьиных птиц	251
5.2.1. Отряд <i>Anseriformes</i> — Гусеобразные	251
5.2.1.1. Некоторые видовые особенности проявления гнездового паразитизма	252
5.2.1.1.1. Красноголовый нырок (<i>Aythya ferina</i> (L.)). Хохлатая черныш (<i>Aythya fuligula</i> (L.))	252
5.2.1.1.2. Обыкновенный гоголь (<i>Vesephala clangula</i> (L.))	255
5.2.1.1.3. Исландский гоголь (<i>Vesephala islandica</i> (Gm.))	257
5.2.1.1.4. Каролинская утка (<i>Aix sponsa</i> (L.))	258
5.2.1.1.5. Мандаринка (<i>Aix galericulata</i> L.)	261
5.2.1.2. Распространенность и общие черты внутривидового гнездового паразитизма у гусеобразных	262
5.2.1.3. Особенности поведения паразитических самок.	272
5.2.1.4. Успешность вылупления птенцов в паразитических кладках. ...	275
5.2.2. Внутривидовой паразитизм у других видов неворобьинообразных	277
5.3. Внутривидовой паразитизм у воробьинообразных (<i>Passeriformes</i>) ..	282
5.3.1. Распространение, характеристика и особенности внутривидовых подкладок яиц у воробьинообразных	282
5.3.2. Обыкновенный скворец (<i>Sturnus vulgaris</i> L.)	283
5.3.2.1. Сроки размножения	284
5.3.2.2. Размер кладок	286
5.3.2.3. Соотношение количества яиц в кладке и числа овулировавших фолликулов.	291
5.3.2.4. Успешность размножения	292
5.3.2.5. Морфологическая характеристика яиц в кладках скворца, содержащих и не содержащих яйца других самок	297
5.3.2.6. Репродуктивное поведение обыкновенного скворца	303
5.3.2.6.1. Полигиния, совместное гнездование и экстрапарные копуляции.	303

5.3.2.6.2. Особенности поведения паразитических самок и самок-реципиентов (акцепторов)	307
5.3.2.7. Распространение и частота внутривидовых подкладок яиц в различных популяциях обыкновенного скворца.	308
5.3.2.8. Проблемы увеличенного размера кладки и выводка при внутривидовом паразитизме	311
5.4. Внепарные копуляции у птиц как форма репродуктивного поведения и репродуктивная тактика самцов	316
Глава 6. Факультативный межвидовой гнездовой паразитизм	321
6.1. Эколого-систематический обзор видов у которых зарегистрированы случаи межвидовых подкладок яиц	321
6.2. Особенности и причины межвидовых подкладок яиц у различных видов.	323
Глава 7. Гнездовой паразитизм и взаимосвязанные с ним явления ...	325
7.1. Явление помощничества у птиц и его связь с гнездовым паразитизмом	325
7.2. Использование гнезд других видов для размножения. Особенности и последствия	326
7.3. Факультативный межвидовой паразитизм и гибридизация	331
Глава 8. Общие вопросы эволюции гнездового паразитизма птиц ...	335
8.1. Биологические основы и особенности взаимосвязей облигатных гнездовых паразитов с видами-воспитателями	335
8.1.1. Синхронизация периодов размножения	335
8.1.2. Особенности репродуктивного поведения облигатных гнездовых паразитов, способствующие успешному паразитизму	338
8.1.2.1. Поведение при поиске гнезд потенциальных хозяев и подкладке яиц	338
8.1.3. Территориальные и временные связи гнездовых паразитов и видов-воспитателей	343
8.1.3.1. Распространение гнездовых паразитов и количество хозяев.	343
8.1.3.2. Роль случайных и локальных видов-воспитателей для облигатных гнездовых паразитов	344
8.1.4. Адаптивные свойства и эволюция яиц облигатных гнездовых паразитов	347
8.1.4.1. Размеры и форма яиц, продолжительность инкубационного периода, прочность скорлупы	347
8.1.4.2. Дискриминационное поведение хозяев и факторы, обуславливающие прием или выбраковку яиц гнездовых паразитов видами-воспитателями	353
8.1.4.2.1. Способы избавления от яиц гнездовых паразитов различными видами	353
8.1.4.2.2. Факторы, влияющие на прием или выбраковку яйца кукушки хозяевами	357
8.1.4.2.3. Факторы, влияющие на прием или выбраковку яйца трупялов хозяевами	369
8.1.4.3. Окраска яиц и особенности ее зрительного восприятия	373
8.1.4.4. Основные гипотезы, объясняющие сходство окраски яиц гнездовых паразитов и их хозяев. Биологические (экологические) расы гнездовых паразитов.	377
8.2. Общие закономерности распространения и эволюции гнездового паразитизма	385

8.2.1. Факультативный внутривидовой гнездовой паразитизм	385
8.2.2. Обязательный гнездовой паразитизм	392
Список использованной литературы	406
Приложение I. Аннотированный список видов, у которых зарегистрированы случаи внутривидовых подкладок яиц (факультативный внутривидовой гнездовой паразитизм самок)	453
Приложение II. Аннотированный список видов, у которых зарегистрированы случаи внепарных (экстрапарных) копуляций	482
Приложение III. Аннотированный список видов, у которых зарегистрированы случаи межвидовых подкладок яиц (факультативный межвидовой гнездовой паразитизм)	497

Contents

Introduction	3
Chapter 1. Material and methods	5
1.1. Material and methods	5
1.2. Terms and terminology	7
1.3. Acknowledgements	10
Chapter 2. Ecology-systematic characteristics of bird species – obligate brood parasites (distribution, host-species and biology specifics)	12
2.1. Order <i>Anseriformes</i>	12
2.1.1. Family <i>Anatidae</i>	12
2.1.1.1. Genus <i>Heteronetta</i> Salvadori	12
2.2. Order <i>Cuculiformes</i>	16
2.2.1. Family <i>Cuculidae</i>	16
2.2.1.1. Genus <i>Clamator</i> Kaup	16
2.2.1.2. Genus <i>Pachyoccyx</i> Cabanis	26
2.2.1.3. Genus <i>Cuculus</i> L.	27
2.2.1.4. Genus <i>Cercoccyx</i> Cabanis	51
2.2.1.5. Genus <i>Cacomantis</i> Müller	52
2.2.1.6. Genus <i>Rhamphomantis</i> Salvadori	58
2.2.1.7. Genus <i>Chrysococcyx</i> Boie	58
2.2.1.8. Genus <i>Surniculus</i> Lesson	71
2.2.1.9. Genus <i>Caliechthrus</i> Cabanis et Heine	71
2.2.1.10. Genus <i>Microdynamis</i> Salvadori	71
2.2.1.11. Genus <i>Eudynamis</i> Vigors et Horsfield	72
2.2.1.12. Genus <i>Scythrops</i> Latham	74
2.2.1.13. Genus <i>Tapera</i> Thunberg	75
2.2.1.14. Genus <i>Dromococcyx</i> Wied	76
2.3. Order <i>Piciformes</i>	77
2.3.1. Family <i>Indicatoridae</i>	77
2.3.1.1. Genus <i>Prodotiscus</i> Sundevall	77
2.3.1.2. Genus <i>Melignomon</i> Reichenow	78
2.3.1.2. Genus <i>Melichneutes</i> Reichenow	79
2.3.1.4. Genus <i>Indicator</i> Stephens	79
2.4. Order <i>Passeriformes</i>	83
2.4.1. Family <i>Icteridae</i>	83
2.4.1.1. Genus <i>Molothrus</i> Swainson	83
2.4.1.2. Genus <i>Scaphidura</i> Swainson	97
2.4.2. Family <i>Ploceidae</i>	99
2.4.2.1. Genus <i>Vidua</i> Cuvier	99
2.4.2.2. Genus <i>Anomalospiza</i> Shelley	104
Chapter 3. Reproduction biology of a common cuckoo (<i>Cuculus canorus</i> L.) as an example of the perfect obligate brood parasitism	105
3.1. Reproduction territory, sex ratio and interrelations of female and male cuckoo in the reproductive period	105
3.1.1. <i>About the problem of sex ratio in the common cuckoo</i>	<i>105</i>
3.1.2. <i>Reproduction territory of the cuckoo. Philopatry and return to place of previous reproduction</i>	<i>106</i>

3.1.3. Individual territory of males and females in the reproduction period	107
3.2. Cuckoldry behavior of female cuckoo	110
3.2.1. Search of a nest and laying of eggs	110
3.2.2. Laying interval between eggs	123
3.2.3. Total number of eggs layed in one season for one female	123
3.3. Reproduction season of cuckoos and its hosts	125
3.3.1. Synchronization of reproductive periods	125
3.3.2. Predatory cuckoo as a special form of reproduction behavior	130
3.4. Morphological characteristics of the eggs of a cuckoo	134
3.4.1. Size, mass and variation of the eggs of one female	134
3.4.2. Egg color	140
3.5. Peculiarities of the host-species in egg laying and feeding of young cuckoo	145
3.5.1. Incubation period	145
3.5.2. Development and behavior of cuckoo nestling	148
3.5.3. About the food tolerance of a cuckoo nestling	157
3.6. Reproduction success of cuckoos in different host-species nests	161
3.7. Host-species of the common cuckoo and specificity of their interrelations	165
3.7.1. Host-species of cuckoos in Russia, the former USSR, West Europe and whole natural habitat	165
3.7.1.1. Host-species of cuckoos in Russia and the former USSR	168
3.7.1.2. Host-species of cuckoos in West Europe and North Africa	180
3.7.1.3. Host-species of cuckoos in Asian parts of the natural habitat	184
3.7.2. About the stability of the main host-species	188
3.7.3. Casual and local host-species	194
3.7.4. Portion of cuckoldry nests of the main host-species	196
3.7.5. The effect of the cuckoo's parasitism on the productivity of host-species	200
Chapter 4. Obligate brood parasitism of Brown-headed cowbirds (<i>Molothrus ater</i> (Bodd.))	204
4.1. Reproduction territory, sex ratio and breeding relations of female and male in the reproductive period in cowbirds	204
4.2. Reproduction season of cowbirds and its hosts	207
4.2.1. Synchronization of reproductive periods	207
4.2.2. Seasonal peculiarities of brood parasitism of cowbirds	207
4.3. Cuckoldry behavior of female cowbirds	209
4.3.1. Search of a nest and laying of eggs	209
4.3.2. The number of eggs layed in the host-nest, and total number of eggs per one season for one female	215
4.4. Morphological characteristics of the eggs of cowbirds. Incubation period	217
4.5. Development and behavior of cowbird nestling	218
4.6. Host-species of cowbirds and specificity of their interrelations	220
4.6.1. Host-species of Brown-headed cowbirds	220
4.6.2. Portion and intensity of cuckoldry nests of different host-species	223
4.7. Reproduction success of brown-headed cowbirds in different hosts	231
4.8. The effect of the cowbirds parasitism on the productivity and the number of host-species	232

Chapter 5. Intraspecific brood parasitism in birds (distribution and characteristics of the phenomenon)	234
5.1. Survey of the methods of identification of parasitic eggs	235
5.1.1. <i>Field and laboratory methods of the research</i>	<i>235</i>
5.1.2. <i>Intraclutch variability of eggs and intraspecific brood parasitism</i>	<i>238</i>
5.1.3. <i>Appearance of new eggs after the end of clutch</i>	<i>240</i>
5.1.4. <i>At the problem of oversize clutch</i>	<i>241</i>
5.2. Peculiarity of intraspecific brood parasitism of non-passerines birds ..	251
5.2.1. <i>Order Anseriformes</i>	<i>251</i>
5.2.1.1. <i>Some species peculiarities of intraspecific brood parasitism</i>	<i>252</i>
5.2.1.1.1. <i>The Pochard (Aythya ferina (L.)) and the Tufted Duck (Aythya fuligula (L.))</i>	<i>252</i>
5.2.1.1.2. <i>The Common Goldeneye (Bucephala clangula (L.))</i>	<i>255</i>
5.2.1.1.3. <i>The Barrow's goldeneye (Bucephala islandica (Gm.))</i>	<i>257</i>
5.2.1.1.3. <i>The Wood duck (Aix sponsa (L.))</i>	<i>258</i>
5.2.1.1.4. <i>The Mandarin Duck (Aix galericulata L.)</i>	<i>261</i>
5.2.1.2. <i>Distribution and common features of intraspecific brood parasitism in waterfowls</i>	<i>262</i>
5.2.1.3. <i>Behavior peculiarities of parasitic females</i>	<i>272</i>
5.2.1.4. <i>Successful hatchings in parasitical clutches</i>	<i>275</i>
5.2.2. <i>Intraspecific brood parasitism in other non-passerines birds</i>	<i>277</i>
5.3. Intraspecific brood parasitism in passerines birds (Passeriformes)	282
5.3.1. <i>Distribution and common feature of intraspecific brood parasitism in passerine birds</i>	<i>282</i>
5.3.2. <i>The European Starling (Sturnus vulgaris L.)</i>	<i>283</i>
5.3.2.1. <i>Season of reproduction</i>	<i>284</i>
5.3.2.2. <i>Clutch size</i>	<i>286</i>
5.3.2.3. <i>Relationship between amount of eggs in the clutch with number of ovulate follicles</i>	<i>291</i>
5.3.2.4. <i>Reproduction success</i>	<i>292</i>
5.3.2.5. <i>Morphological characteristics of eggs in normal and parasitized clutches of European Starling</i>	<i>297</i>
5.3.2.6. <i>Reproductive behavior</i>	<i>303</i>
5.3.2.6.1. <i>Polygyny, cooperative breeding and extra-pair copulation</i>	<i>303</i>
5.3.2.6.2. <i>Behavior specifics of the donor-female and recipient-female</i>	<i>307</i>
5.3.2.7. <i>Spread and rate of intraspecific parasitism in different populations of the European Starling</i>	<i>308</i>
5.3.2.8. <i>Problems in oversize clutch</i>	<i>311</i>
5.4. Extra-pair copulation as a form of reproduction behavior, and as reproductive tactics of males	316
Chapter 6. Interspecific brood parasitism in birds	321
6.1. Ecology-systematic review of bird species with recorded interspecific egg laying cases	321
6.2. Peculiarities and cases of interspecific egg laying in different species	323
Chapter 7. Brood parasitism and related phenomena	325
7.1. Helping in birds.	325
7.2. Using of other species nests for reproduction. Specifics and consequences	326
7.3. Hybridization in birds and its interrelation with brood parasitism	331

Chapter 8. About the evolution of brood parasitism in birds	335
8.1. Biological principals and specifics of the interrelation	
of obligate brood parasites with host-species	335
8.1.1. <i>Synchronization of reproductive periods</i>	<i>335</i>
8.1.2. <i>Behavior peculiarities of obligate brood parasites providing a successful</i>	
<i>parasitism</i>	<i>338</i>
8.1.2.1. Cuckoldry behavior (stage, time of day, manner and speed)	338
8.1.3. <i>Territorial and duration of relations of brood parasites species</i>	
<i>and its hosts</i>	<i>343</i>
8.1.3.1. Area of natural habitat of brood parasites	
and number of host-species	343
8.1.3.2. The importance of casual and local host-species for obligate brood	
parasites	344
8.1.4. <i>Adaptive characteristics of eggs of obligate brood parasites</i>	
<i>and evolution of eggs</i>	<i>347</i>
8.1.4.1. Egg size and form, shell strength,	
and duration of incubation period	347
8.1.4.2. Discrimination behavior of hosts and the factors determining	
acceptance or non-acceptance of the parasites eggs by host	353
8.1.4.2.1. <i>Ways of discrimination from the eggs of brood parasites</i>	<i>353</i>
8.1.4.2.2. <i>Factors effect on acceptance or non-acceptance</i>	
<i>of cuckoo egg by the hosts</i>	<i>357</i>
8.1.4.2.3. <i>Factors effect on acceptance or non-acceptance</i>	
<i>of cowbird egg by the hosts</i>	<i>369</i>
8.1.4.3. Egg color and specifics of its visible perception	373
8.1.4.4. Main hypotheses explaining the resemblance in egg color	
of the brood parasites and its hosts. Biological (ecological) races	
of the brood parasites	377
8.2. Common rules of spread of brood parasitism in birds	385
8.2.1. <i>Facultative intraspecific brood parasitism</i>	<i>385</i>
8.2.2. <i>Obligatory brood parasitism</i>	<i>392</i>
References	406
Appendix I. Annotated check list of species with recorded intraspecific	
parasitism cases	453
Appendix II. Annotated check list of species with recorded	
extra-pair copulation cases	482
Appendix III. Annotated check list of species with recorded	
interspecific parasitism cases	497

Научное издание

Александр Дмитриевич Нумеров

**МЕЖВИДОВОЙ И ВНУТРИВИДОВОЙ
ГНЕЗДОВОЙ ПАРАЗИТИЗМ У ПТИЦ**

Рекомендовано к печати

Научно-методическим Советом биолого-почвенного факультета
Воронежского государственного университета

Обложка *В. Гончарук*

Корректор *Л. Щецак*

Верстка *К. Пенской*

Подписано к печати 14.07.03. Формат бум. 70×100 1/16.

Бумага офсетная. Печать офсетная. Усл. печ. л. 42,25.

Тираж 500. Зак. № 4217.

Отпечатано с готовых диапозитивов в ФГУП ИПФ «Воронеж».
394000, г. Воронеж, пр-т Революции, 39

Для заметок

Для заметок

Для заметок