

**ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ
УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
«ОРЕНБУРГСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ АГРАРНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»**

**МЕТОДИЧЕСКИЕ МАТЕРИАЛЫ ДЛЯ ОБУЧАЮЩИХСЯ
ПО ОСВОЕНИЮ ДИСЦИПЛИНЫ
ФТД.В.01. ОРНИТОЛОГИЯ**

Направление подготовки (специальность): 05.03.01 Экология и природопользование

Профиль образовательной программы: Экология

Квалификация выпускника: бакалавр

СОДЕРЖАНИЕ

1. Конспект лекций	3
1.1 Лекция № 1 Введение в предмет. Задачи современной орнитологии	3
1.2 Лекция № 2 Географическое распространение птиц	7
1.3 Лекция № 3 Экологические аспекты поведения	20
1.4 Лекция № 4 Сигнализация и общение	24
1.5 Лекция № 5 Аналиторные системы и ориентация	27
1.6 Лекция № 6 Суточные и сезонные ритмы. Размножение и развитие	29
1.7 Лекция № 7 Водно-солевой обмен	36
2. Методические материалы по выполнению лабораторных работ (не предусмотрено РУП).....	37
3. Методические материалы по проведению практических занятий	37
3.1 Практическое занятие № ПЗ-1 Опорно-мускульная система и оперение птиц ...	37
3.2 Практическое занятие № ПЗ-2 Пищеварительная, дыхательная, кровеносная, выделительная, нервная, половая системы птиц. Обмен веществ	37
3.3 Практическое занятие № ПЗ-3 Особенности движения птиц	38
3.4 Практическое занятие № ПЗ-4 Итоговое занятие	38
3.5 Практическое занятие № ПЗ-5 Питание и энергетика птиц	39
3.6 Практическое занятие № ПЗ-6 Дыхание и газообмен птиц	39
3.7 Практическое занятие № ПЗ-7 Терморегуляция птиц	39
3.8 Практическое занятие № ПЗ-8 Итоговое занятие	40
3.9 Практическое занятие № ПЗ-9 Деятельность птиц и охрана птиц	40
3.10 Практическое занятие № ПЗ-10 Практическое значение птиц. Управление поведением	40
3.11 Практическое занятие № ПЗ-11 Водно-солевой обмен	41
4. Методические материалы по проведению семинарских занятий (не предусмотрено РУП)	41

1. КОНСПЕКТ ЛЕКЦИЙ

1. 1 Лекция №1 (2 часа).

Тема: «Введение в предмет. Задачи современной орнитологии»

1.1.1 Вопросы лекции:

1. Орнитология-наука о птицах.
2. Теоретические и практические основы орнитологии.
3. Международное сотрудничество в деле изучения и охраны птиц.

1.1.2 Краткое содержание вопросов:

1. Орнитология-наука о птицах.

В системе биологических наук орнитология занимает особое место. Ее предметом являются птицы — своеобразная ветвь эволюции животного мира. Орнитология включает полное знание о птицах, полученное с помощью разнообразных методик. Поэтому значительную ее часть составляют области, пограничные с физиологией, гистологией, биохимией и другими науками, использующими по тем или иным причинам птиц как объект для решения требуемых задач.

Птицы издавна служили моделью эволюционных исследований. Многие выдающиеся эволюционисты были или являются одновременно крупными орнитологами — М. А. Мензбир и П. П. Сушкин, Б. Ренш, в настоящее время — А. Уэтмор и Э. Майр. Во многом интерес эволюционистов к птицам как своеобразной модели определяется обоснованным положением птиц в системе позвоночных. Существенно также и то обстоятельство, что эта группа отделилась от пресмыкающихся позже млекопитающих.

Выяснение и разработка ряда кардинальных проблем современной биологии, также связаны с птицами. К ним в первую очередь относятся проблемы популяционной биологии, биоценологии, пространственной ориентации, сигнализации и коммуникации, управления поведением и др. Птицы привлекают исследователей методической доступностью, связанной с открытым образом жизни и подвижностью, сложными популяционными и биоценотическими отношениями. Значительная часть пограничных областей орнитологии занята прикладными направлениями — медицинская, авиационная, охотопромысловая орнитология. Эти области охватывают сферу интересов орнитологии в той же мере, что и соответствующих отраслей практической деятельности человека, но в то же время обладают известной автономией. Общебиологический и эволюционный потенциал орнитологии высок еще и потому, что птицы — одна из наиболее изученных групп животного мира. За свою долгую историю орнитология накопила огромный багаж знаний о птицах и разветвилась на множество направлений как чисто фундаментальных и прикладных, так и промежуточных, возникших в результате их тесного взаимодействия. В настоящее время эти направления в совокупности решают три основные задачи, стоящие перед орнитологией: пополняют общие знания о птицах, решают на орнитологическом материале общебиологические и эволюционные проблемы и обеспечивают использование птиц в практических целях.

Основные этапы развития орнитологии

История орнитологии как одной из самых древних биологических дисциплин ведет свое начало от Аристотеля (384 — 322 до н. э.) и его знаменитого трактата «История животных», содержащего сведения об анатомии и образе жизни 170 известных ему видов птиц.

Орнитологи средневековья интересовались птицами главным образом с точки зрения соколиной охоты. Фридрих Гогенштауфен (1194,—1250) существенно продвинул состояние этой области науки. Его знаменитый трактат «Об искусстве охотиться с птицами» включал большое число оригинальных наблюдений. Впервые были описаны легкие и гортань, пневматичность костей, копчиковая железа, лицевой диск и ряд других анатомических

особенностей птиц. Хорошее знание анатомии и биологии хищных птиц позволило предложить их естественную классификацию, основные позиции которой были подтверждены последующими поколениями орнитологов. Было составлено первое описание перелетов с биологическим объяснением некоторых вызывающих их причин. Была описана закономерность внутривидовой изменчивости (увеличение размеров тела в холодном климате), сформулированная позднее в более обобщенном виде, как правило, Бергмана.

В эпоху Возрождения интерес к птицам вышел за рамки соколиной охоты. Французский ученый Пьер Белон (1517—1564) большое внимание уделил анатомическому строению птиц, в частности скелету. Он впервые сопоставил особенности скелета птиц и других позвоночных и пытался выявить гомологичное сходство между ними. Им была предложена биологическая классификация птиц, включающая группы, сходные по образу жизни, — хищные, наземные, водные и т.д. Швейцарец К. Геснер (1516—1565) в специальной сводке обобщил все имеющиеся к тому времени литературные источники и собственные наблюдения за образом жизни и повадками европейских птиц (всего около 200 видов). Обилие фактического материала в видовых, описаниях на долгие годы сделало эту книгу ведущим орнитологическим руководством.

Выдающийся естествоиспытатель Карл Линней вошел в историю орнитологии как создатель метода орнитофенологии в изучении перелетов и автор фаунистической сводки по птицам Швеции. Главной его заслугой было создание классификации и системы птиц, включающей 6 отрядов, 78 родов и 554 вида. Размещенные в строгой последовательности эти виды получили родовое и видовое латинские названия.

Во времена Линнея запас сведений о птицах был уже столь значителен, что автор основной орнитологической сводки того периода ученый и писатель Ж. Бюффон (1707—1788) с трудом разместил его на страницах своей десятитомной «Истории птиц».

Создание классификации птиц в начале XVIII в. К. Линнеем и обобщение орнитологических данных Ж. Бюффоном имело огромное значение для дальнейшего развития орнитологии. Эти два события послужили отправной точкой для ряда направлений, история которых берет начало именно с этого периода. Орнитология как синтетическая наука о птицах, объединяющая усилия многих наук и областей практической деятельности человека, стала складываться именно в первой половине XVIII в. Это во многом определило этапы ее дальнейшего развития.

СисПЗтико-фаунистический этап, начавшийся в XVIII в., характеризовался преимущественными усилиями орнитологов усовершенствовать линнеевскую классификацию, каталогизировать виды и подвиды, изучить региональные фауны, установить происхождение и эволюцию птиц, выявить закономерности распространения птиц по планете.

Начиная с первой половины XX в., эколого-этологический этап характеризовался преимущественным вниманием к адаптивным особенностям птиц, включая образ жизни отдельных видов, а позднее — изучением внутривидовых и межвидовых группировок, их поведения, ориентации, миграций и т. д. Вторая половина XX в. расширила сферу интересов и приложений орнитологии, привлекла новые экспериментальные и полевые методы исследования, породила новые идеи и подходы. Орнитология как наука заняла прочное место необходимого партнера в решении биосферных и общезоологических проблем.

Совершенствование созданной Линнеем классификации и разработка системы птиц на долгие годы стала важнейшей задачей орнитологов. Теоретические подходы к этой задаче складывались под влиянием идей Ч. Дарвина. Значительный вклад в разработку системы птиц на основе дарвиновских идей внес Томас Гексли (1825—1895). Выяснением филогенетических связей и родственных взаимоотношений различных групп занималось несколько поколений орнитологов-анатомов вплоть до начала XX в. Капитальное «Исследование по морфологии и сисПЗтике птиц» выдающегося анатома М. Фюрбрингера, опубликованное в 1888 г., обобщило накопленный фактический материал, значительная часть которого была получена самим автором, и подвело итог анатомическому этапу в развитии филогенетики птиц.

Дальнейшее совершенствование системы птиц было связано с использованием наряду с анатомическими экологическими и этологическими данных, с накоплением знаний о птицах в целом. Большое значение стали иметь палеонтологические данные. Обобщение и осмысливание этого материала привели к новым филогенетическим представлениям. Эти тенденции находят свое отражение в крупнейших сводках, написанных в 1903—1922 гг. Э. Хартертом и в 1932—1937 гг. Дж. Питерсом. Предложенные позже системы Э. Штреземанна и других отличались от предшествующих, прежде всего большей дробностью, суженными по объему отрядами, новыми филогенетическими связями между отдельными группами.

Наряду с установлением связей и граней крупных систематических категорий орнитологи начиная с конца XIX в. много внимания уделяли классификации внутривидовых категорий. Еще Ж. Кюве (1769—1832) определил вид как сложный комплекс географических рас. Несмотря на то, что третья номенклатурная категория была предложена еще в 1844 г. Г. Шлегелем, она длительное время не использовалась в практической работе систематика. В широких масштабах выявление и изучение подвидов совпало с принятием широкой концепции вида. О. Клейншмидт, способствующий принятию этой концепции, много сделал для ее внедрения в систематическую практику. Большой вклад в разработку теоретических основ географической изменчивости внесли исследования Э. Хартерта, Э. Штреземанна, М.А. Мензбира, позднее Г.П. Дементьева.

Изучение региональных фаун, сопровождающееся выяснением границ распространения отдельных видов, послужило основой для орнитогеографического районирования планеты. К концу XIX в. эта задача в целом оказывается решенной, и орнитогеография переключается на выяснение происхождения региональных фаун. Орнитологи первой четверти XX в., активно занимающиеся этой проблемой, обращаются к экологическому материалу, связав его с результатами многолетних фаунистических исследований. Эти контакты открывают широкие возможности для выяснения генезиса фаун. В короткий срок с новых позиций обработан огромный фаунистический материал, накопленный предыдущими поколениями орнитологов. Благодаря синтезу орнитогеографии с систематикой и экологией устанавливаются исторические пути формирования фауны палеарктической Азии (П. П. Сушкин), фаун Северной, Центральной и Южной Америки (Е. Лэнберг, Г. Нэлинг, В. Пайкрофт), фауны высокогорья Азии и Европы (П. П. Сушкин, Э. Штреземанн), арктической фауны (А. Я. Тугаринов), фауны палеарктической тайги (В. К. Штегман) и палеарктических пустынь (И. Штейнбахер).

К началу XX в. внимание орнитологов в значительной степени, сосредоточилось на изучении адаптивных особенностей птиц. Выяснилось, что сложность поведения птиц достаточно высока и во многих отношениях достигает таковой млекопитающих. Обнаружилась способность птиц к счету. В изучении этих явлений большой вклад внесли исследования немецкого орнитолога О. Келера. Основатель этологии К. Лоренц открыл в поведении птиц много новых феноменов и позднее был удостоен Нобелевской премии. Физиологи школы И. П. Павлова получили большой материал, касающийся условно-рефлекторной деятельности птиц, а советский орнитолог А. Н. Промптов (1898—1948) успешно объединил в изучении поведения птиц подходы павловской и этологических школ. Им получены важные результаты в изучении инстинктивных форм поведения различных групп птиц. Огромный материал дали наблюдения за поведением птиц в вольерных условиях, проведенные О. Хейнротом (1871 — 1945) и другими исследователями. Изучение поведения птиц все чаще рассматривалось с позиций экологии. Оба эти направления сблизились между собой. Начало изучению территориального поведения и территориальных отношений у птиц положено в 1920 г. Х. Говардом разработкой теории гнездового участка. Изучение охотничьего поведения и питания хищных птиц позволило Н. Тинбергену подойти к проблеме взаимоотношений хищника и жертвы с позиций этолога, рассмотрев проблему избирательности питания. В эти же годы Н. Тинберген изучал сложное поведение колониальных птиц на примере чаек.

2. Теоретические и практические основы орнитологии.

В XIX в. основными методами изучения миграций были орнитофенология и визуальное наблюдение. Материал, полученный с помощью этих методов, обобщенный А.Ф. Миддендорфом, И. Пальменом, Н. А. Северцовым, Е. Гомейером, Г. Гэтке и другими орнитологами, давал пищу для дискуссий о том, как произошли миграции, существуют или нет пролетные пути и т. д. В 1889 г. датский учитель Г. Мортенсен изобрел кольцевание, совершившее переворот в изучении миграций. В конце 30-х годов было окольцовано уже около миллиона птиц, кольцеванием занимались 20 стран Европы, Азии и Северной Америки. Всю первую половину XX в. орнитологи активно кольцают птиц и обрабатывают данные кольцевания. На основе изучения миграций выпускаются фундаментальные сводки и атласы миграций. Историческая концепция миграций становится предметом обсуждения специального совещания, созванного А.Я. Тугариновым в 1946 г. в Ленинграде. Однако вскоре эта концепция уступает место адаптивным концепциям, в пользу которых все настойчивее свидетельствуют эколого-физиологические исследования.,

В значительной степени в связи с изучением экологии и миграций птиц в первой половине XX в. возникают полевые станции, сыгравшие огромную роль в развитии орнитологии. В 1901 г. А. Тиннеман (1863—1938) основал Росситенскую станцию, в. 1909 г. Г. Вейгольд — Гельголандскую станцию и т. д. На станциях отлавливают и кольцают птиц, изучают их поведение и образ жизни. Позднее многие из них превращаются в крупные центры эколого-физиологических исследований.

Изучение миграций птиц активизирует внимание орнитологов к ориентационному поведению. Растет число гипотез ориентации, основанных на умозрительных представлениях, не всегда соответствующих возможностям птиц воспринимать природные ориентиры. Орнитологи ищут таинственный орган ориентации и используемый им единственный ориентир. Сравнительные анатомы и гистологи исследуют головной мозг и основные анализаторы птиц. Появляются обобщающие сводки А. Бранда и Л. Эдингера о работе мозга и органов чувств птиц.

В середине XX в. начинается новый этап в развитии орнитологии. Он совпадает по времени с бурным освоением планеты, с активной химизацией и мелиорацией окружающей среды, насыщением ее техникой, гидротехническими и промышленными сооружениями, населенными пунктами. Перед орнитологией возникают фундаментальные практические задачи, меняющие весь стиль и направленность работы. Орнитология превращается в синтетическую область биологии, тесно связанную с практическими задачами и активно участвующую в разработке общееэкологических и биосферных программ.

Среди новых технических средств, пришедших в арсенал орнитологии, большое значение приобретает радиолокационная техника, впервые примененная для изучения перелетных птиц Д. Лэком. в 1945 г. Вскоре объем фактических данных, полученных с помощью радаров, возрос настолько, что Э. Иствуд обобщает его в специальной монографии «Радарная орнитология» (1967). С помощью радара были вскрыты новые неизвестные явления в экологии птиц, установлены высоты и скорости миграций в различных точках планеты, их суточная цикличность и связь с метеорологическими факторами. Позволяя обнаруживать массовые скопления птиц, радары нашли широкое применение как действенное средство предотвращения столкновения самолетов с птицами в непосредственной близости от аэрородромов и на трассах.

Портативные магнитофоны и звукоанализирующие приборы-сонографы, появившиеся у орнитологов в послевоенные годы, совершили переворот в изучении голоса птиц. Мощным инструментом биоакустического исследования стал метод звуковых ловушек Г. Тильке. Большой вклад внесли исследования В. Сорпе, П. Марлера, А.С. Мальчевского, Г.Н. Симкина и др.

Успехи радиоэлектроники способствовали появлению миниатюрных биотелеметрических установок. С их помощью были изучены пространственные перемещения птиц на коротких отрезках миграционных трасс, во время хоминговых возвратов почтовых

голубей к голубятне и т. д. Большой цикл работ был выполнен по изучению эколого-физиологических показателей, регистрируемых на расстоянии у свободно движущихся птиц.

Значительно усовершенствовались методы индивидуального мечения. Благодаря использованию прочных сплавов, кольца, носимые птицами, стали долговечнее, что позволило использовать их для экологических и демографических исследований.

Помимо колец стали применять ошейники, фартучки, галстуки, наплечники, протезирование перьев, крашение и другие методы, позволяющие изучать интимные стороны жизни отдельной особи в популяции и биоценозе.

Использование самолетов и вертолетов позволило изучать траектории суточных и сезонных перемещений птиц, проводить массовые учеты зимующих и мигрирующих птиц, выявлять места гнездования редких видов, нуждающихся в постоянной охране и внимании. Авиапрослеживание сыграло большую роль в изучении ориентации птиц.

На стыке экологии с физиологией и морфологией формируются новые направления — экологическая морфология и экологическая физиология птиц, оказавшие существенное влияние на развитие орнитологии, начиная с середины XX в. Объектом изучения экологической физиологии становятся миграции и миграционное состояние птиц. Большой фактический материал заставляет отказаться от взгляда на миграции как слепое отражение далеких эпох. Подвижность миграций, их зависимость от состояния среды свидетельствуют об адаптивности этих явлений. Появляются крупные сводки, обобщающие накопленный материал по экологии и географии миграций, миграционному состоянию.

Существенно обновляется методический арсенал ориентационных исследований. Широкое применение находит метод круглых клеток Крамера, метод искусственного неба, разработанный Зауэрами, хоминговые методы Мэтьюза. Орнитологи отказываются от поисков единственного «органа ориентации» и единственного ориентира и сходятся в мнении о сложности системы ориентации, основанной на использовании нескольких ориентиров и органов чувств. Возникают новые гипотезы (гипотеза карты-компаса и др.), предусматривающие взаимодействие многих механизмов.

В 1963 г. в г. Ницце на первом симпозиуме получает официальные права гражданства авиационная орнитология. С тех пор регулярно созываются международные конгрессы, и работу в мировом масштабе координирует Международный комитет по опасности птиц для самолетов. Проведенным исследованиям и Практическим мероприятиям подводят итоги первые сводки. Примерно в эти же годы формируется медицинская орнитология, занимающаяся изучением роли птиц в распространении возбудителей инфекционных заболеваний. Эти работы ведутся под эгидой Всемирной организации здравоохранения (ВОЗ), а в Советском Союзе их координирует Национальный комитет по изучению вирусов, экологически связанных с птицами, организованный в 1968 г. Д.К. Львовым. Охотопромысловая и природоохранительная орнитология, имеющая давнюю историю и традиции, в последние годы существенно активизировалась благодаря многочисленным и регулярным совещаниям, созываемым Международным советом по охране птиц (СИПО), Международным бюро изучения водоплавающих (МБИВ) и др.

Вопросы охраны редких видов птиц в последние годы пользуются особым вниманием орнитологов. Предпринимаются большие усилия по восстановлению численности видов, внесенных в Красную книгу. Советские орнитологи совместно с орнитологами США пытаются сохранить и восстановить численность редких видов журавлей, в частности стерха, инкубируя яйца и выращивая журавлей в вольерных условиях. Интенсивно изучаются биология и распространение редких видов.

На территории СССР орнитологические исследования имеют давние традиции. Разнообразие природных зон и ландшафтов побуждало к крупномасштабным фаунистическим исследованиям, которые начались во второй половине XVIII в. под руководством академика П. С. Палласа. Такого размаха орнитологических работ не знала ни одна страна. В короткий срок исследованиями была охвачена огромная территория, включая Урал, Сибирь, Дальний Восток, Камчатку и другие удаленные регионы страны. Результаты академических экспедиций П.С.

Паллас обобщил в 1811 г. в монографии «Зоография Россо-Азиатика», которая вплоть до появления в 1895 г. «Птиц России» М. А. Мензбира была основным руководством для орнитологов.

Первая половина XIX в. ознаменовалась активным изучением фауны отдельных регионов страны. Многолетние исследования орнитофауны Средней России выполнил профессор МГУ И.А. Двигубский (1772 — 1839). Туркестанский край исследовал Н.А. Северцов (1827 — 1885). Эти исследования легли в основу обобщающего труда «Вертикальное и горизонтальное распространение Туркестанских животных», опубликованного в 1872 г. Оренбургский край исследовал профессор Казанского университета Э.А. Эверсман (1794—1866), опубликовавший в 1860 г. результаты орнитологических работ в виде отдельного тома «Естественной истории Оренбургского края». Работы Э.А. Эверсмана в этом интереснейшем регионе продолжил профессор Петербургского университета М.Н. Богданов (1841 — 1887).

После выхода в свет в 1855 г. работы Н. А. Северцова «Периодические явления в жизни зверей, птиц и гад Воронежской губернии» начинаются экологические исследования. Эти традиции поддерживает академик А. Ф. Миддендорф (1815—1894), совершивший длительное путешествие в Сибирь и опубликовавший в 1853 г. работу «Путешествие на Север и Восток Сибири». А.Ф. Миддендорф многое сделал для изучения перелетов птиц, разработав оригинальный способ обработки орнитофенологических наблюдений и написав на основании этих исследований в 1855 г. труд «Изопиптезы России». Он первым составил карту миграционных путей и предложил магнитную гипотезу ориентации птиц.

3. Международное сотрудничество в деле изучения и охраны птиц.

Международное сотрудничество в деле изучения и охраны птиц- совокупность принципов и норм международного права, направленных на предотвращение истребления всех видов полезных птиц в диком состоянии, а т.ж. поддержание и восстановление их редких популяций. М.о.п. регулируется многосторонними и двусторонними документами, в т.ч. общими договорами по защите дикой фауны и флоры в естественной среде их обитания. Международная конвенция по охране птиц 1950 г впервые закрепила принципы защиты от истребления всех видов птиц в диком состоянии, за исключением видов вредителей, которые могут быть лишены такой охраны. Регулирование защиты птиц от истребления осуществляется по конвенции на основании ограничительных и запретительных норм, а основным методом охраны признается организация заповедников. Принятые впоследствии при участии Советского Союза Конвенция о водно-болотных угодьях, имеющих международное значение главным образом в качестве местообитаний водоплавающих птиц (1971 г.) и Конвенция о международной торговле видами дикой фауны и флоры, находящимися под угрозой исчезновения (1973 г.), а т.ж. Конвенция об охране мигрирующих видов диких животных (1979 г) и группа региональных договоров существенно расширили эту сферу международно-правового регулирования.

1.2 Лекция № 2 (2 часа)

Тема: «Географическое распространение птиц»

1.2.1. Вопросы лекции:

1. Распределение птиц по зоogeографическим зонам планеты.
2. Распределение птиц внутри ареала.
3. Сезонное распределение птиц.

1.2.2. Краткое содержание вопросов

1. Распределение птиц по зоогеографическим зонам планеты

Те или иные виды птиц можно встретить практически во всех районах Земли. На Крайнем Севере между 80 и 83° с. ш. местами гнездятся белая и тундряная куропатки, камнешарка, исландский песочник, песчанка, плосконосый плавунчик, белая чайка, бургомистр и полярная крачка, люрик и толстоклювая кайра, морянка, гага-гребенушка и черная казарка, пуночка и другие птицы. Наблюдатели советских дрейфующих станций отмечали залетных пуночек, чистиков, белых чаек и бургомистров среди льдов на 88—89° с. ш.

Птицы есть повсюду на материках, включая самые большие безводные пустыни и горы вплоть до вечных снегов: на высотах до 5500—6500 м гнездятся бородач, грифы, некоторые колибри, ворон, клушица, белая трясогузка, гималайская завирушка, крапивник и др., а во время миграций стаи пролетающих гусей, журавлей и даже воробыхных птиц иногда отмечали на высоте 7000—9000 м н.у.м. Заселяют птицы и наиболее удаленные от материков океанические острова. На вновь появившихся вулканических островах некоторые морские птицы поселяются еще до появления там растений.

По краям Антарктического щита местами гнездятся пингвины (императорский, Адели, антарктический), снежный и гигантский буревестники (последний на залете отмечен в 80 км от Южного полюса), южный поморник. Население лежащих чуть севернее антарктических островов уже более разнообразно (прибавляется несколько видов пингвинов, буревестников и других птиц).

Лишь единичные виды птиц имеют очень широкое распространение, встречаясь в подходящих биотопах на всех материках (кроме Антарктиды) и на многих островах. Это прежде всего сокол-сапсан *Falco peregrinus* и скопа *Pandion haliaetus*. Несколько меньше ареал сипухи *Tyto alba* (отсутствует в умеренной зоне Азии и не проникает в высокие широты), морского зуйка *Charadrius alexandrinus* (встречается на всех континентах, но не на всей их территории), деревенской ласточки *Hirundo rustica* (не гнездится в приполярных областях, в Южной Америке и на большей части Африки) и некоторых других видов. Значительно больше видов, ареалы которых простираются на два-три континента (Евразия и Северная Америка, Евразия и Северная Африка и т. п.). Большинство видов имеет гнездовые ареалы, охватывающие лишь часть континента, но перелетные виды с такими ареалами на зимовках часто встречаются на других континентах. Есть виды с небольшими ареалами. Некоторые виды колибри свойственны лишь отдельным горам в Андах. Лишь на Ямале и Таймыре гнездится краснозобая казарка *Branta ruficollis*. Другой эндемик нашей фауны — кулик-лопатень *Eurynorhynchus pygmaeus* — гнездится лишь в приморской полосе Чукотского полуострова. Ареал одной из американских славок *Dendroica kirtlandi* занимает площадь 140Х160 км в Северном Мичигане (США); общая численность вида, видимо, лишь немногим больше 1000 особей. Территорией отдельных небольших островов ограничены ареалы некоторых видов галапagosских (дарвиновых) выорков, гавайских цветочниц и некоторых других птиц. Так, весь современный ареал гавайской камышовки *Acrocephalus kingi* равен лишь 0,6 км², а общая численность составляет всего 100—200 особей.

Ареалы отдельных видов существенно меняются под влиянием разнообразных причин. Сейчас чаще всего приходится сталкиваться с сокращением ареалов под воздействием человека (изменение ландшафтов, прямое преследование, влияние ядохимикатов и т. п.). Под воздействием некоторого потепления в 30—50-х годах XX в. местами отодвинулась к северу до границы ареалов белой куропатки, золотистой ржанки, камнешарки и некоторых других видов. Одновременно в лесотундре и южную часть тундры стали проникать ранее здесь отсутствовавшие виды, а часть редких видов увеличили свою численность: морская чернеть, обыкновенный бекас, кукушка, белобровик, рябинник и певчий дрозд, пеночки — таловка и весничка и другие — всего не менее 40 видов.

Известны немногочисленные случаи быстрого расширения ареалов, причины которых сейчас остаются совершенно неясными. Например, обычная ранее лишь на Балканском п-ве кольчатая горлица *Streptopelia decaocto* с 20-х годов нашего века очень широко расселилась по

Европе (рис. 14). Она продолжает расселяться и сейчас, видимо, достигла Подмосковья. От Южной Европы до Прибалтики расселился канареечный вьюрок *Serinus spinus*. По Средней Азии расселяется майна *Acridotheres tristis*. Широко распространенная в Африке и Азии египетская цапля *Bubulcus ibis* с 1930 г. стала встречаться на побережье Центральной Америки, а сейчас широко расселилась по Северной и Южной Америке; с 1948 г. она расселяется по Австралии и проникла в Новую Зеландию.

Проходящие на наших глазах изменения ареалов (и численности) многих видов определяют изменение фаун отдельных районов.,

В тропиках фауна птиц наиболее разнообразна: здесь встречается около 85 % ныне живущих видов и подвидов, тогда как в умеренных и холодных широтах — лишь 15. Многие семейства, характерные для тропических широт, либо совсем не проникают в умеренные широты, либо представлены там немногими видами.

Фауна птиц островов беднее фауны материков. Чем дальше расположены острова от ближайшего материка и чем меньше его площадь, тем меньше видовое многообразие населяющих его птиц, хотя помимо площади и расстояния от материка большое влияние на разнообразие птиц оказывает биотическая структура острова, его климат и т. п.

Каждому крупному географическому району — зоogeографической области — свойствен свой состав авифауны, включающей как эндемичные виды, так и виды, населяющие соседние области. В пределах каждой области выделяют более дробные группировки — подобласти, провинции и т. д. — фауны которых, сохраняя общие черты, все же различаются. Границы между зоogeографическими областями всегда нерезки и имеют вид переходных зон, где в значительном числе встречаются представители фаун соседних областей.

Палеарктическая зоogeографическая область охватывает умеренную и арктическую зоны, включая всю Европу, небольшую часть Северной Африки и всю Азию севернее тропиков. Здесь встречается свыше 1100 видов птиц (в том числе 580 воробышковых). Эндемично лишь одно семейство завирушковых *Prunellidae*, но довольно много эндемичных родов: глухарь. *Tetrao*, тетерев *Lyrurus*, рябчик *Teirastes*, улар *Tetraogallus*, дрофа *Otis*, стрепет *Tetraax*, чибис *Vaneltus*, серпоклюв *Ihidorhyncha*, мородунка *Xenus*, кулик-лопатень *Eurynorhynchus*, грязовик *Limicola*, гаршнеп *Lymnoscryptes*, полевой жаворонок *Alauda*, степной жаворонок *Melanocorypha*, саксаульная сойка *Podoces*, зарянка *Erythacus*, толстоклювая камышевка *Phragmaticola*, древесная трясогузка *Dendronanthus* и др. Довольно много и эндемичных видов.

Фауна тундровой и таежной зон северных районов Палеарктики имеет много общих черт с фауной Неоарктики (Северная Америка и Гренландия). Для них общие более 130 видов и много родов; пять семейств — гагаровые *Gaviidae*, тетеревиные *Tetraonidae*, плавунчиковые *Phalaropodidae*, чистиковые *Alcidae* и свиристелевые *Bombyciliidae* — встречаются только в этих областях, поэтому Палеарктику и Неоарктику нередко объединяют в единую Голарктическую область. В южных районах таежной зоны и южнее различия в фауне этих двух областей становятся очень резкими. Это результат проникновения сюда более южных элементов (в Неоарктику — из Неотропической области, в Палеарктику — из Эфиопской и Индо-Малайской), поэтому целесообразнее признавать самостоятельность этих областей.

Территория СССР занимает значительную часть Палеарктики. На ней встречаются представители 18 отрядов и 76 семейств (в том числе 28 семейств отряда воробышкообразных). Всего в СССР отмечено 734—764 вида (около 8,5 % от мировой фауны), из которых 650—655 видов (7,5 % мировой фауны) несомненно гнездятся. Воробышкообразные составляют менее половины видов птиц нашей фауны: встречается 317—329 видов, а достоверно гнездится 290—301 вид.

В северной полосе — в зоне тундр и примыкающих к ним лесотундрах — зимой встречаются лишь одиночные особи немногих видов (белая и тундряная куропатки, белая сова, ворон), но летнее население довольно многообразно и местами очень многочисленно. Преобладают виды, связанные с водоемами и их побережьями: гагары, гуси (гуменник, белолобый гусь, черная и краснозобая казарки и др.), утки (шилохвость, свиязь, морянка, по морским, побережьям — гаги и др.), кулики (ржанки, плавунчики, различные песочники,

песчанка и др.), поморники, чайки (бургомистр, вилохвостая, белая, розовая, серебристая, морская), полярная крачка. Местами многочисленны белая и тундряная куропатки. Из хищников здесь обычны сокол-сапсан и кречет, мохноногий канюк, белая сова, местами орлан-белохвост. Воробынных птиц относительно мало — белая трясогузка, краснозобый конек, рогатый жаворонок, лапландский подорожник, пуночка, чечетка и немногие другие виды. Некоторые из этих видов проникают далеко к югу, заселяя горные тундры (белая и тундряная куропатки, кулик-хрустян, рогатый жаворонок).

По морским побережьям этой зоны местами расположены крупные колонии морских птиц — «птичьи базары». Их составляют в основном глупыши, моевки, многие чистиковые (кайры, люрик, гагарка, тупик и ипатка, топорик, канюги и др.). Некоторые из этих видов гнездятся и по морским побережьям умеренных широт. Птичьи базары Тихоокеанского побережья имеют более разнообразный видовой состав, чем в Атлантике.

Тундру от тайги отделяет переходная зона — лесотундра. Здесь обычны многие виды тундровой зоны, но по участкам редколесья встречаются и проникающие сюда виды таежной зоны. Это рябчик и глухарь, обыкновенная и глухая кукушки, большой пестрый дятел, кукша, пеночки — весничка и таловка, свиристель, щур, юрок и некоторые другие виды. Численность большинства из них обычно бывает невысокой.

Таежная зона — широкая полоса хвойных лесов с примесью мелколиственных пород (преимущественно березы) — простирается от берегов Атлантического океана до побережий Тихого океана. Фауна птиц по сравнению с зоной тундр здесь более разнообразна и представлена преимущественно древесно-кустарниковыми видами; уже довольно много оседлых или кочующих видов, но все же преобладают виды перелетные. Для этой зоны особенно характерны глухарь и рябчик, черный коршун, обыкновенный канюк, ястребы — тетеревятник и перепелятник, вальдшнеп и кулик-черныш, различные совы (бородатая и длиннохвостая неясыти, ястребиная сова, мохноногий и воробыинный сычи), дятлы (желна, трехпалый, большой пестрый), обыкновенная и глухая кукушки. Весьма разнообразны и воробыинные: кукша, кедровка, синицы, некоторые мухоловки (касатка, ширококлювая, мугимаки, серая, местами — пеструшка), соловьи (синий, свистун, красношайка — в восточных районах), синехвостка, варакушка, дрозды (сибирский, пестрый, белобровик, рябинник, темнозобый, оливковый), пеночки (весничка, теньковка, таловка, зарничка и др.), славки (черноголовая, серая и др.), корольки, свиристели, серый сорокопут, юрок, клесты, чиж, снегирь, щур и др. На водоемах таежной зоны встречаются разнообразные водные и околоводные птицы, все они практически свойственны водоемам других зон.

К югу почти повсеместно таежная зона сменяется зоной смешанных и широколиственных лесов (дуб, липа, клен, граб и др.); лишь в Сибири эта зона практически не выражена, и тайга граничит со степями. Леса этой зоны обычно более светлые, с хорошо развитым подлеском, с большей мозаичностью экологических условий. Поэтому и население птиц этой зоны более многообразно и многочисленно, чем в таежной зоне. Также преобладают древесно-кустарниковые виды; возрастает число оседлых и кочующих видов, больше перелетных видов.

В этой зоне довольно много видов таежной зоны — рябчик, черный коршун и канюк, ястребы, сапсан, вальдшнеп и черныш, обыкновенная кукушка, большой пестрый дятел, корольки, зяблик и др. Но появляются и новые виды, не проникающие в таежную зону или заселяющие лишь ее измененные участки: тетерев, красный коршун (на западе), осоед, змеяд, подорлики, пустельга, чеглок, голуби (вяхирь, клинтух, горлица), обыкновенная неясыть, ушастая сова и сплюшка, зеленый, средний, белоспинный и малый пестрый дятлы, вертишейка, из воробыинных — лесной жаворонок (юла), иволга, сорока, грач, поползень, пищуха, крапивник, садовая горихвостка и горихвостка-чернушка, черный дрозд, обыкновенный и южный соловьи, зарянка, лесная завиушка, лесной конек, сорокопут-жулан, скворец обыкновенный, щегол, коноплянка, зеленушка, дубонос и др.; разнообразнее видовой состав синиц, мухоловок, пеночек и славок.

Разнообразнее и население водоемов и их побережий. Помимо речных и нырковых уток (кряква, широконоска, чирки, гоголь, красноголовый нырок, хохлатая чернеть, луток и др.) здесь встречаются серая, а в более южных районах и рыжая цапли, выпь, волчок, лысуха, камышница, пастушок, малая болотная курочка и курочка-крошка, чибис, травник, поручейник, большой кроншнеп, речная чайка, черные и белокрылые крачки зимородок, болотный лунь, различные камышевки и др.

От фауны широколиственных лесов западной части Палеарктики заметно отличается фауна птиц широколиственных лесов Амуро-Уссурийского края. Здесь также есть примесь, таежных элементов (рябчик, дикиша, мохноногий сыч, кукша, кедровка, клесты и многие другие), но много видов, проникших сюда из Юго-Восточной Азии и не распространявшихся в другие районы Палеарктики. Это хохлатый осоед, ястребиный сарыч, малая, индийская и ширококрылая кукушки, рыбный филин, иглоногая сова, восточноазиатская и ошейниковая совки, большой козодой, широкорот, колючехвостый стриж, большой и малый острокрылые дятлы, китайская иволга, голубая сорока, болынеклювая ворона, желтоспинная и синяя мухоловки, пестрый каменный и сизый дрозды, древесная трясогузка, японский свиристель, японский, длиннохвостый и клинохвостый сорокопуты, малый и серый скворцы, белоглазка и др.

Своебразна фауна водоемов и болот Амуро-Уссурийского края. Помимо широко распространенных видов здесь встречаются зеленая кваква, амурский волчок, черная кряква, мандаринка, нырок Бэра, чешуйчатый крохаль, пегий лунь, трехперстка, японский и даурский журавли, сутора и толстоклювая синица, ошейниковая, черногорлая овсянки (рыжешейная и Янковского), короткохвостая и короткокрылая камышевки и др.

Южнее широколиственных лесов идет степная зона (на большей части Сибири она граничит с южной тайгой). В поймах рек, на участках с высоким уровнем грунтовых, вод по степям разбросаны островные леса и куртины кустарниковых зарослей. По этим биотопам в степную зону проникают многие виды древесно-кустарниковых птиц зоны широколиственных лесов: черный коршун, сокол-балобан, кобчик, тетерев, вяхирь, клинтух и горлица, обыкновенная кукушка, обыкновенная неясыть и сплюшка, обыкновенный козодой, зеленый, седой, большой пестрый дятлы, сойка, сорока, грач, ворона, некоторые синицы, мухоловка-белощека, обыкновенный соловей, обыкновенный скворец, сорокопут-жулан, обыкновенная и садовая овсянки, зяблик, щегол и др.

Среди видов, населяющих собственно степи, нужно упомянуть могильника, степного орла, степного, полевого и, отчасти, лугового луней, канюка-курганника, степную пустельгу, серую, а от среднеазиатских степей на восток — бородатую куропатку, перепела, журавля-красавку, дрофу и стрепета, саджу. Из воробышковых здесь особенно характерны жаворонки (хохлатый, малый, серый, черный, белокрылый, монгольский, степной), черноголовый чекан, каменка-плясунья, розовый скворец и др.

В степных районах много озер, где, как и в поймах немногочисленных рек, формируется довольно разнообразная фауна, в которую входят поганки, большой баклан, пеликаны, серая, рыжая и большая белая цапли, кваква; каравайка, колпица, пеганка и огарь, мраморный чирок, красноносый нырок, черный коршун, болотный лунь, лысуха, морской зуек, кречетка, ходулочник, шилоклювка, тиркушки, различные чайки и крачки, болотная сова, ремез, усатая синица, желтая трясогузка, луговой конек, дроздовидная и индийская камышевки, овсянка-просянка, черногорлый воробей и др. Тут обычны виды водоемов более северных зон: кряква и чирки, хохлатая чернеть и красноголовый нырок, выпь, камышевая овсянка и др.

Отдельными участками или широкой полосой от Атлантического до Тихоокеанского побережья Палеарктики проходит пустынная зона. В ряде районов, например в Казахстане, между степями и пустынями лежит промежуточная зона полупустынь.

Во время сезонных миграций пустыни пересекают многие виды птиц, но гнездовая фауна этой зоны бедна. Так, в Кара-Кумах отмечено около 220 видов птиц, а в настоящих пустынных участках гнездится всего около 60 видов. Для пустынной зоны особенно характерны дрофа-красотка (джек), авdotka, каспийский и толстоклювый зуйки, бегунок,

рябки, булавый козодой, пустынныи и двупятнистый жаворонки, саксаульная сойка, пустынныи ворон, серая большая синица, пlesenка и пустыннаи каменки, бормотушки, широкохвостая камышевка, вертлявая и пустыннаи славки, саксаульный воробей, пустынныи снегири и др. Проникают сюда и птицы степной зоны — канюк-курганник и степная пустельга, дрофа, хохлатый и другие жаворонки и т. п. Птицы заселяют пустыню очень неравномерно: их больше на участках с развитой растительностью и практически нет в сыпучих грядовых песках. Хищники (стервятник, канюк-курганник, филин, домовый сыч и др.) чаще приурочены к обрывам.

В немногочисленных поймах рек, по берегам оросительных каналов и оазисам фауна значительно богаче. Здесь обычен фазан, лысуха, разные утки, в том числе и савка. Много богаче фауна воробынных (славки, камышевки, черногорлый, полевой и домовый воробьи и многие другие).

По югу Палеарктики прерывающейся чередой расположены крупные горные массивы (Альпы, Карпаты, Кавказ, Тянь-Шань, Памир, Гималаи и др.). Различия в географическом положении, вертикальной зональности (особенно в развитии лесной растительности), климате и других особенностях определяют различия в фауне птиц отдельных горных стран. Предгорья обычно имеют фауну, сходную с прилежащими равнинами. Лесные горные районы населяют виды ближайших равнинных лесов (часто — другие подвиды). Но есть группа горных видов, приуроченная преимущественно к выходам скал и высокогорьям. Это бородач, грифы, кеклики, улары, кавказский тетерев, серпоклюв и горный дупель, скалистый голубь, горная ласточка, клушица и альпийская галка, скалистые поползни, стенолаз, синий каменный дрозд, краснобрюхая и краснос спинная горихвостки, гималайская, альпийская и бледная завирушки, горная трясогузка, горный конек, горная и скалистая овсянки, арчевый и горный выюрки, горная коноплянка, краснокрылый чечевичник, арчевые дубоносы и др. В альпийской зоне местами встречаются типичные тундровые виды — белая и тундряная куропатки, кулик-хрустян, рогатый жаворонок. Некоторые горные виды местами проникают и на прилежащие равнинныи, придерживаясь обрывов и глубоких промоин,— стервятник, грифы, кеклик, скалистые поползни.

Наиболее разнообразна горная фауна Гималаев. Возможно, многие горные виды именно оттуда расселялись по горным странам всей Палеарктики.

Довольно много птиц населяет смежные природные зоны. Так, характерная для тундр белая куропатка встречается и по обширным болотам лесной зоны, и в лесостепных районах Западной Сибири и Казахстана, и в высокогорьях Алтая и Саян; большой пестрый дятел распространен в зоне тайги и широколиственных лесов, в горных, островных и пойменных лесах степной и пустынной зон; домовый сыч обычен в широколиственных лесах, в степях, пустынях, горах и т. п. Некоторые виды имеют еще более широкие ареалы, охватывающие всю или значительную часть Палеарктики. К ним можно отнести серую цаплю, чеглока, орлана-белохвоста, ястреба-перепелятника, малого зуйка, перевозчика, черныша, филина, ворона, ворону, галку, сорокопута-жулуна, домового и полевого воробьев, варакушку, городскую ласточку, камышевую овсянку, белую трясогузку, желтую трясогузку и ряд других видов. Часть видов распространены в пределах нескольких зоogeографических областей (чомга, сокол-сапсан, деревенская ласточка и др.).

Во всех природных зонах благодаря деятельности человека возникли антропогенные ландшафты: населенные пункты, примыкающие к ним сады, парки, сельскохозяйственные угодья («культурная степь»), в сухих районах — орошаемые территории (оазисы) и др. В антропогенных ландшафтах формируется своеобразная фауна птиц, включающая часть видов, характерных для данной природной зоны («вобранные» виды по терминологии Н. А. Гладкова), и виды, проникшие из других природных зон («приведенные» виды). В большинстве антропогенных ландшафтов разнообразие видов обычно значительно меньше, чем на окружающих территориях, но численность отдельных видов может быть заметно выше. Например, численность воробьев или скворцов по окраинам населенных пунктов обычно несопоставимо выше их численности в естественных ландшафтах. Но в некоторых местах —

особенно в оазисах засушливой зоны, в полезащитных полосах в степях, реже в таежной зоне — благодаря появлению новых экологических ниш видовое разнообразие в антропогенных ландшафтах резко возрастает преимущественно за счет приведенных видов.

Так, по вырубкам и сельскохозяйственным угодьям в таежную зону проникли серая и бородатая куропатки, перепел, тетерев, удод, обыкновенная овсянка и др.; но их численность здесь обычно бывает невысокой. При повышении мозаичности ландшафтов (сельскохозяйственные угодья на месте вырубок в сплошных лесных массивах и т. п.) возрастают численность некоторых местных, преимущественно опушечных видов (канюк, горлица, ворона, сорока, славки, некоторые дроздовые и др.), но снижается численность типично лесных видов (глухарь, рябчик, дятлы, кукша и др.).

Из типичных синантропных птиц, связанных с поселениями человека и широко распространенных в различных природных зонах, следует отметить сизого голубя, малую горлицу (Средняя Азия), черного и белобрюхого стрижей, городскую и деревенскую ласточек, ворону, грача, галку, сороку, обыкновенную горихвостку, обыкновенного скворца, домового и полевого воробьев, на севере — пурпурочку и др. Гнездится в населенных пунктах довольно много других видов. Например, в парках Лондона обычен вяхирь, во многих городах Западной Европы и в Алма-Ате возникли оседлые популяции черных дроздов, повсеместно в парках гнездятся зяблики, большие синицы, щеглы, зеленушки и другие виды.

Увеличение площадей и разнообразие антропогенных ландшафтов вместе с изменениями климата (потепление, похолодание, увлажнение, засухи) существенно сказываются на видовом разнообразии фауны отдельных районов, на соотношении видов и на их численности. Все это делает крайне актуальными непрерывные фаунистические исследования, чему, к сожалению, отечественные орнитологи уделяют недостаточное внимание.

Приведем краткие характеристики фаун птиц других зоogeографических областей. С юга к Палеарктике примыкают две области: Эфиопская и Индо-Малайская (Восточная).

Эфиопская область охватывает южную часть Аравийского п-ва, всю Африку южнее Сахары и Мадагаскар; Сахара и большая часть Аравийского п-ва — переходная зона между Палеарктической и Эфиопской областями. В Эфиопской области встречается около 1750 видов птиц (среди них довольно много зимующих здесь мигрантов из Палеарктики). Разнообразная и богатая фауна этой области весьма своеобразна. Для нее характерны два эндемичных отряда — африканских страусов *Struthioniformes* (1 вид; ранее встречался в южных частях Палеарктики) и птиц-мышей *Coliiformes* (6 видов) — и довольно много эндемичных семейств: китоглавовых *Balaenici-pitidae*, молотоглавовых *Scopidae*, птиц-секретарей *Sagittariidae*, цесарковых *Numididae*, тураковых *Musophagidae*, древесных удодов *Phoeniculidae*, лесных сорокопутов *Prionopidae*.

Здесь хорошо представлены широко распространенные группы (в том числе и в Палеарктике) — голенастые, гусеобразные, хищные птицы, дрофы, кукушки, совы, козодои, зимородки, личинкоеды, мухоловковые, дроздовые, славковые, трясогузковые, сорокопутовые, вьюрковые и др. В нескольких широко распространенных семействах — щурковых, жаворонковых, ласточковых, короткопалых дроздов, нектарицевых, ткачиковых — большая часть видов свойственна Африке, где, вероятно, был центр их возникновения. Относительно малочисленны в Эфиопской области фазановые, голуби, попугаи.

Отчетливые связи с Индо-Малайской областью проявляются не только в сходном наборе широко распространенных семейств, но и в наличии семейств, свойственных исключительно или преимущественно этим двум областям: это рачьи ржанки *Dromadidae*, настоящие ракши *Coraciidae*, птицы-носороги *Bucerotidae*, медоуказчиковые *Indicatoridae*, рогоклювые *Eurylaimidae*, тимелиевые *Timaliidae*, белоглазковые *Zosteropidae* и др.

Мадагаскар и прилегающие острова обычно включают в Эфиопскую область, но некоторые зоогеографы полагают, что этот район заслуживает выделения в самостоятельную Мадагаскарскую область. Фауна птиц этого района относительно бедна — немногим более 200 видов, но примерно 120 из них эндемичны. Это следствие длительной изоляции Мадагаскара от

Африканского континента. Давнюю изоляцию подчеркивает и наличие нескольких эндемичных семейств, включающих ограниченное число видов: мадагаскарские пастушки Mesitornithidae (3 вида), земляные ракши Brachypteracidae (5 видов), куроловые Leptosomatidae (1 вид), мадагаскарские питтовые Philepittidae (4 вида), красноклювые поползни Hyposittidae (1 вид) и своеобразное семейство ванговых Vangidae (14 видов), могущее быть примером очень резкой и широкой адаптивной радиации. В то же время здесь отсутствуют некоторые группы, обычные на Африканском континенте (цесарки, журавли, тураковые, птицы-мыши, птицы-носороги, медоуказчики, дятлы, рогоклювы, питты и др.).

Индо-Малайскую (Восточную) область составляют тропическая Азия и прилежащие острова; в ее состав входят Индия й Цейлон, Индокитай и юго-восточный Китай, Малайский архипелаг и Филиппины. Фауна птиц этой области включает около 1500 видов (тут зимует много мигрантов из Восточной Пале-арктики). Эндемично лишь одно небольшое семейство воробьиных птиц — листковые Chloropseidae (12 видов), но явное своеобразие фауны этой области придают большое число эндемичных родов и видов из семейств, либо широко распространенных, либо встречающихся в Эфиопской или Австралийской областях. Особенно много эндемичных видов и родов среди фазановых; разнообразны голуби, кукушки, дятлы, вороновые и др. В некоторых семействах большинство видов встречается лишь в Индо-Малайской области. Это рогоклювые Eurylaimidae (10 видов из 14), питтовые (20 из 25), иволговые Oriidae (20 из 40), тимелиевые, белоглазковые и др. В целом в фауне Индо-Малайской области явно выражены связи с Эфиопской областью.

Между Индо-Малайской и Австралийской областями расположена широкая переходная зона взаимного проникновения фаун. Довольно условная граница между этими областями проходит в районе Малых Зондских и Молуккских островов.

Австралийская область включает Новую Гвинею, Австралию, Тасманию и прилегающие более мелкие острова. Часть области лежит в зоне тропиков, а большая часть — в умеренной зоне. Здесь отмечено около 1100 видов птиц, крайне неравномерно распределенных между отдельными подобластями. Так, на Новой Гвинее встречается около 670 видов птиц, среди которых 320 эндемиков, и лишь 190 видов, общих с Австралией. На Австралийском континенте отмечено около 650 видов, среди них тоже много эндемиков. Несмотря на эти отличия, обе подобласти — Папуанская (Новая Гвинея) и собственно Австралийская — имеют много общих родов и семейств, свидетельствующих об единстве всей области. Несомненная связь фаун Австралийской и Индо-Малайской областей.

В целом для Австралийской области характерен очень высокий эндемизм. Только здесь встречаются двенадцать семейств: эму Dromaidae, казуаровые Casuariidae, сорные куры Megapodiidae, австралийские странники Pedionomidae, совиные лягушкороты Aegothelidae (из козодообразных), птицы-лиры Menuridae, кустарниковые птицы Atrichornithidae, флейтовые птицы Cracticidae, австралийские сорочьи жаворонки Grallinidae, беседковые птицы Ptilonorhynchidae, райские птицы Paradisaeidae и медососовые Meliphagidae (162 вида; лишь несколько видов проникает в Индо-Малайскую область). Эндемично подсемейство полулапчатых гусей Anseranatinae и подсемейство австралийских славок Malurinae (82 вида; из семейства славковых). Много эндемичных видов и родов голубей и попугаев (какаду и многие другие; здесь центр возникновения попугаев).

Имеется несколько семейств, общих для Австралийской и Индо-Малайской областей: совиные козодои Podargidae, древесные или хохлатые стрижи Hemiprocnidae, ласточковые сорокопуты Artamidae, цветоедовье Dicaeidae. Здесь встречаются представители широко распространенных семейств: цаплевых, утиных, соколиных, ястребиных и скопиных, пастушковых, куликов и чаек, кукушковых, сов, козодоевых, зимородковых, тимелиевых, личинкоедовых, ткачиковых и др. В то же время в отличие от Индо-Малайской области здесь крайне малочисленны фазановые (5 видов перепелов), отсутствуют трогоны, бородатки, дятлы, рогоклювы, короткопалые дрозды.

Лежащая в 1700 км от Австралии Новая Зеландия имеет обедненную, но очень своеобразную фауну птиц — немногим более 200 видов, около половины которых — эндемики.

Эндемичны два отряда — кивиобразных Apterygiformes (3 вида) и вымерших в историческое время моа Dinornithiformes, два семейства — новозеландских крапивников Acanthisittidae и новозеландских скворцов Callaeidae и три подсемейства попугаев: несторов Nestorinae, щетинкоголовых Psittrichasinae и совиных Strigopinae. Помимо нелетающих киви и моа здесь встречаются утратившие способность к полету виды и из других групп: несколько видов нелетающих пастушков, нелетающий совиный попугай, нелетающий крохаль Оклендских островов (вероятно, уже относится к вымершим видам) и единственный среди воробьиных нелетающий вид новозеландских крапивников *Tgaversia* (тоже, видимо, уже вымер). Такое обилие нелетающих и плохо летающих форм, видимо, — следствие отсутствия на Новой Зеландии аборигенных наземных хищников (сейчас акклиматизированы лисицы и др.). Новую Зеландию либо считают самостоятельной областью, либо включают как подобласть в Австралийскую область.

Неоарктическая область включает Гренландию и Северную Америку на юг до Мексики включительно. Здесь встречается около 750 видов птиц. Как уже указывалось, фауны северных районов Палеарктики и Неоарктики имеют довольно много общих родов и семейств. Однако общие роды чаще представлены в этих областях близкими, но самостоятельными видами; в пределах общих семейств обычно есть роды, встречающиеся только в одной из этих областей. Так, семейство тетеревиных представлено в Неоарктике шестью эндемичными родами (воротничковый рябчик *Bonasa*, американская дикуша *Canachites*, полынnyй тетерев *Centrocercus*, дымчатый тетерев *Dendragapus*, острохвостый тетерев *Podioecetes* и луговой тетерев *Tetrapuuchus*), в Палеарктике — четырьмя (глухарь *Tetrao*, дикуша *Fatcipennis*, тетерев *Lyrurus* и рябчик *Tetrastes*); лишь белая и тундряная куропатки (род *Lagopus*) встречаются в обеих областях. Из групп, хорошо представленных в обеих областях, следует отметить гагаровых, поганковых, веслоногих, цаплевых, утиных,, соколообразных, пастушковых, ржанкообразных, голубиных, кукушковых, сов, козодoeвых, дятловых, ласточковых, вороновых, синицевых, поползневых, пищуховых, свиристелевых, выюрковых (кроме овсянковых и настоящих выюрковых здесь довольно разнообразны не встречающиеся в Палеарктике кардиналовые). Крапивниковые в Палеарктике представлены одним, а в Неоарктике — десятью видами.

Из видов, широко распространенных по Палеарктике и Неоарктике, следует упомянуть все виды гагар, серощекую и красношнейную поганок, широконоску, крякву, шилохвость, серую утку, гоголя, большого и длинноносого крохалей, ястреба-тетеревятника, полевого луна, мохноногого канюка, беркута, скопу, сапсана, дербника, квакву, камышницу, тулеса, бекаса, серебристую чайку, речную и полярную крачек, белую, болотную и ушастую сов, трехпалого дятла, рогатого жаворонка, деревенскую и береговую ласточек, ворона, сороку, пищуху, крапивника, горного конька, свиристель, серого сорокопута, щура, обыкновенную и тундряную чечеток, белокрылого клеста и клеста-оловника, пурочку. Есть и другие общие виды, но с меньшими ареалами.

Эндемичны для Неоарктики лишь два семейства: индейковых *Meleagridae* (всего два вида) и монотипичное семейство крапивниковых синиц *Chamaeidae*. Из семейств, довольно хорошо представленных в Неоарктике и отсутствующих в Палеарктике, нужно отметить американских грифов *Cathartidae*, колибри *Trochilidae* (около 15 видов; один из них — красновато-коричневый колибри *Selasphorus rufus* — по юго-западу Аляски почти доходит до Полярного круга), тиранновых *Tyrannidae*, пересмешниковых *Mimidae*, виреоновых *Vireonidae*, американских славковых *Parulidae*, трупиаловых *Icteridae*, танагровых *Thraupidae*. Но все эти семейства значительно обильнее представлены в Южной Америке (Неотропическая область).

Неотропическая область включает Центральную (от южных районов Мексики) и Южную Америку и прилежащие острова Вест-Индии. Фауна Южной Мексики, Центральной Америки и островов Вест-Индии носит в известной степени переходный характер: сюда не проникают многие виды Южной Америки и в то же время встречаются виды, свойственные Неоарктике. В целом фауна птиц неотропической области необычайно богата — она включает около 2670 видов 89 семейств — и очень своеобразна. Для этой области эндемичны два отряда

— нандуобразных Rheiformes и тинамуобразных Tinamiformes — и 32 семейства: членоклювые Cochleariidae, паламедеевые Anhimidae, краковые Cracidae, гоациновые Opisthocomidae, трубачи Psophiidae, солнечные цапли Eurypygidae, кариамовые Cariamidae, зобатые бегунки Thinocoridae, гуахаро Steatornithidae, исполинские козодои Nyctibiidae, тодиевые Todidae, момотовые Momotidae, якамаровые Galbulidae, пуховковые Bucconidae, тукановые Ramphastidae, древолазовые Dendrocolaptidae, птицы-печники Furnariidae, муравьеволовковые Formicariidae, гусеницеедовые Conopophagidae, топаколовые Rhinocryptidae, котинговые Cotingidae, манакиновые Pipridae, остроклювые Oxyruncidae, траворезовые Phytotomidae, водяные дрозды Zelodoniidae, шелковистые мухоловки Ptilogonatidae, пожиратели пальмовых семян Dulidae, перцевые сорокопуты Cyclarhidae, сорокопутовые виреоны Vireolaniidae, американские цветочницы Coerebidae, ласточковые танагры Tersinidae, плюшевоголовые выюрки Catamblyrhynchidae. Все эндемичные семейства объединяют около 930 видов.

Ряд семейств, встречающихся в Неоарктике (колибри, тиранновые, пересмешниковые, виреоновые, американские славки, трупиаловые, танагровые и др.), в Неотропической области представлены большим числом видов, часто тоже эндемичных. Из широко распространенных семейств здесь разнообразен видовой состав фазановых (куропатки, перепела), утиных, пастушковых, ястребиных и соколиных, голубиных, попугаевых, кукушковых, совиных, козодоевых, трогоновых, стрижей, бородатковых и дятловых, ласточковых, выюрковых и некоторых других, более мелких семейств. Очень большое своеобразие Неотропической области — необычайное обилие кричащих воробьиных (983 вида), резко преобладающих над певчими воробьиными (643 вида), причем в другие зоogeографические области кричащие воробьиные проникают лишь очень небольшим числом видов: в Северной Америке встречается 38 видов кричащих воробьиных, в Юго-Восточной Азии — 20, в Австралии — 3, на Новой Зеландии — 4, на Мадагаскаре — 4 и в Африке — только 2 вида.

Большее, чем на других континентах, число видов и обилие среди них эндемиков дает основание некоторым зоогеографам называть Южную Америку «континентом птиц».

2. Распределение птиц внутри ареала

В пределах своего ареала каждый вид распространен неравномерно: он многочисленнее в более благоприятных для него биотопах, редок в менее благоприятных и совсем отсутствует в неблагоприятных биотопах (поэтому говорят о «кружеве ареала»).

3. Сезонное распределение птиц

Однако американские козодои впадают в настоящую спячку, продолжающуюся 2-2,5 месяца: у забившейся в расщелину птицы температура тела снижается до 18-19°, замедляются дыхание и пульс. Кратковременное оцепенение при резких падениях температуры воздуха отмечены и у других козодоев, у стрижей и ласточек. Ночное оцепенение характерно для многих видов колибри. За этими немногочисленными исключениями птицы не снижают активности при сезонных неблагоприятных изменениях и переживают их, сменяя местообитание и переходя на доступные, хотя и менее калорийные корма, изменяя поведение (ночевки в снегу тетеревиных птиц и синиц, групповые ночевки в убежищах воробьев, пищух и др.), либо, улетая на большие расстояния, в течение всего года живут при относительно благоприятных погодных и кормовых условиях.

По отношению к территории птиц можно разделить на три группы: 1) оседлых - остающихся в одном и том же районе в течение всего года; они могут весь год держаться на своем гнездовом участке или меняют местообитания, но протяженность перемещений обычно не превышает несколько десятков километров; 2) кочующих - совершающих после сезона размножения ненаправленные кочевки протяженностью в сотни километров, но обычно не вылетающих за пределы той природной зоны, в которой они гнездятся; 3) перелетных - улетающих на зимовки за тысячи километров от мест гнездования, в другие природные зоны.

Распределение видов по этим группам затруднено тем, что популяции одного вида из различных частей ареала могут вести себя неодинаково. Так, серые вороны в южных районах европейской части СССР оседлы, в центральных районах кочующие (часть уже размножавшихся особей оседлы), а в северных районах настоящие перелетные птицы. Сказываются на характере подвижности птиц и изменение погодных и кормовых условий по годам. Дрозды рябинники - перелетные птицы, но в годы урожая рябины и можжевельника в теплые зимы большие стаи всю зиму кочуют в средней полосе, не улетая на обычные зимовки. Чем резче сезонные изменения условий жизни, тем меньше общее число встречающихся здесь видов и тем больше среди них перелетных.

Оседлы или кочуют в небольших пределах куриные, кроме тундровых популяций белой куропатки, отлетающих на зиму в лесную зону, и перелетных, перепелов. Во многих районах СССР оседлы дятлы, синицы, многие вороновые, воробы, но в северных районах они кочующие и даже перелетные. К типично кочующим видам относятся свиристели, клесты, снегири, чечетки, многие совы и др. Большинство или все популяции, примерно 600 видов из 750, встречающихся на территории нашей страны, перелетные.

Относительно небольшое число видов и особей гусеобразных, поганок, голенастых, хищников, куликов, чаек, воробиных зимуют в южных районах СССР по берегам Черного моря, в Закавказье, на юге Каспия, в некоторых районах Средней Азии. Подавляющее большинство видов и особей наших птиц зимует за пределами страны на Британских островах и в Южной Европе, в Средиземноморье, во многих, районах Африки и Азии. Например, в Южной Африке зимуют многие мелкие птицы из европейской части СССР (пеночки, камышовки, ласточки и др.), пролетающие от мест зимовок до 9-10 тыс. км. Пролетные пути некоторых видов еще длиннее. Гнездящиеся по побережьям Баренцева моря полярные крачки зимуют у побережья Австралии, пролетая лишь в одну сторону до 16-18 тыс. км. Почти такой же пролетный путь у гнездящихся в тундрах Сибири бурокрылых ржанока, зимующих в Новой Зеландии, и у колючехвостых стрижей, из Восточной Сибири отлетающих в Австралию и Тасманию (12-14 тыс. км); часть пути они пролетают над морем.

Во время миграций птицы летят с обычными скоростями, чередуя перелет с остановками для отдыха и кормежки. Осенние миграции обычно совершаются с меньшей скоростью, чем весенние. Мелкие воробиные птицы при миграциях за сутки перемещаются в среднем на 50-100 км, утки - на 100-500 км и т. п. Таким образом, в среднем за сутки птицы тратят на перелет относительно небольшое время, иногда всего лишь 1-2 ч. Однако некоторые даже мелкие наземные птицы, например американские древесные славки, мигрируя над океаном, способны пролететь без остановки 3-4 тыс. км за 60-70 ч непрерывного полета. Но такие напряженные миграции выявлены лишь у небольшого числа видов.

Высота полета зависит от многих факторов: вида птицы и ее летных возможностей, погоды, скорости воздушных потоков на разной высоте и т. п. Наблюдениями с самолетов и с помощью радаров было установлено, что миграции большинства видов проходят на высоте 450-750 м; отдельные стаи могут пролетать и совсем низко над землей. Значительно реже пролетных журавлей, гусей, куликов, голубей отмечали на высотах до 1,5 км и выше. В горах стаи летящих куликов, гусей, журавлей отмечали даже на высоте 6-9 км над уровнем моря (на 9-м километре содержание кислорода на 70% меньше, чем на уровне моря). Водные птицы (гагары, поганки, чистиковые) часть пролетного пути проплывают, а коростель проходит пешком. Многие виды птиц, обычно активные только в дневное время, мигрируют ночью, а днем кормятся (многие воробиные, кулики и др.), другие и в период миграции сохраняют обычную суточную ритмику активности.

У перелетных птиц в период подготовки к миграциям изменяется характер обмена веществ, приводящий при усиленном питании к накоплению значительных жировых запасов. При окислении жиры выделяют почти вдвое больше энергии, чем углеводы и белки. Резервный жир по мере надобности поступает в кровь и доставляется в работающие мышцы. При окислении жиров образуется вода, чем компенсируется потеря влаги при дыхании. Особенно велики запасы жира у видов, вынужденных во время миграции длительное время лететь без остановок.

У уже упоминавшихся американских древесных славок перед полетом над морем запасы жира могут составлять до 30-35% их массы. После такого "броска" птицы усиленно кормятся, восстанавливая энергетические резервы, и опять продолжают перелет.

Изменение характера обмена, подготавливающего организм к перелету или к условиям зимовки, обеспечивается сочетанием внутренней годовой ритмики физиологических процессов и сезонных изменений условий жизни, в первую очередь изменением длины светового дня (удлинением - весной и укорочением - в конце лета); вероятно, определенное значение имеет, и сезонное изменение кормов. У накопивших энергетические ресурсы птиц под влиянием внешних стимулов (изменение длины дня, погода, недостаток кормов) наступает так называемое "перелетное беспокойство", когда поведение птицы резко меняется и возникает стремление к миграции.

У подавляющего большинства кочующих и перелетных птиц отчетливо выражен гнездовой консерватизм. Он проявляется в том, что размножавшиеся птицы на следующий год возвращаются с зимовки на место предыдущего гнездования и либо занимают старое гнездо, либо поблизости строят новое. Молодые, достигшие половой зрелости птицы возвращаются на свою родину, но чаще поселяются на каком-то расстоянии (сотни метров - десятки километров) от того места, где они вылупились. Менее отчетливо выраженный у молодых птиц гнездовой консерватизм позволяет виду заселять новые, пригодные для него территории и, обеспечивая перемешивание популяции, предотвращает инбридинг (близкородственное скрещивание). Гнездовой же консерватизм взрослых птиц позволяет им гнездиться в хорошо знакомом районе, что облегчает и поиски пищи, и спасение от врагов. Существует и постоянство мест зимовок.

Как птицы ориентируются во время миграций, как выбирают направление перелета, попадая в определенный район на зимовку и возвращаясь за тысячи километров на место гнездования? Несмотря на разнообразные исследования, ответа на этот вопрос пока нет. Очевидно, у перелетных птиц есть врожденный миграционный инстинкт, позволяющий им выбирать нужное общее направление миграции. Однако этот врожденный инстинкт под влиянием условий среды, видимо, может быстро изменяться. Яйца оседлых английских крякв были инкубированы в Финляндии. Выросшие молодые кряквы, как и местные утки, осенью улетели на зимовку, а следующей весной значительная их часть (36 из 66) вернулась в Финляндию в район выпуска и там загнездилась. В Англии ни одна из этих птиц не была обнаружена. Черные казарки перелетные. Их яйца инкубировались в Англии, и молодые птицы осенью вели себя на новом месте как оседлые птицы. Таким образом, объяснить и само стремление к миграции, и ориентировку во время перелета только врожденными рефлексами пока нельзя. Экспериментальные исследования и полевые наблюдения свидетельствуют, что мигрирующие птицы способны к астронавигации: к выбору нужного направления перелета по положению солнца, луны и звезд. При пасмурной погоде или при изменении картины звездного неба при опытах в планетарии способность к ориентации заметно ухудшалась.

Способность к астронавигации предполагает наличие "биологических часов", позволяющих учитывать изменение положения небесных ориентиров в течение суток. Эксперименты показали, что чувство времени у птиц имеет точность 10-15 мин. Этого достаточно, чтобы выбрать правильное направление полета. Ряд экспериментов и наблюдений позволяет предполагать, что птицам свойственно "компасное чувство" - способность определять правильное направление при перелетах или при завозе далеко от гнезда; оно может проявляться и в пасмурную погоду, - когда астронавигация затруднена. Широкое развитие исследований позволяет надеяться, что в ближайшее время будут вскрыты механизмы, определяющие высокие возможности птиц к ориентировке в пространстве и их навигационные способности.

Выбранное правильное общее направление полета корректируется зрительно, так как птицы при миграциях придерживаются привычных ландшафтов - русел рек, лесных массивов и т. п. При перелетах смешанными по возрасту стаями ориентировку облегчает опыт особей, уже совершивших миграции. Однако у большого числа видов молодые птицы летят не вместе со взрослыми, а самостоятельно, раньше (многие воробьиные, некоторые хищники и др.) или

позже (многие кулики, некоторые воробышные) старых птиц. Вероятно, последующее возвращение, на места гнездовий облегчается хорошим знакомством с местностью во время послегнездовых кочевок, которые в разной степени выражены у всех видов.

Видимо, у большинства птиц то или иное отношение к территории складывалось одновременно со становлением вида, так как смены времен года во многих районах земного шара были выражены уже в меловом - третичном периодах - времени становления современных групп. Захватившие обширные площади интенсивные процессы горообразования и усиление контрастности климата, несколько оледенений, формировавшихся во многих районах Северной Америки и Евразии в четвертичный период, вероятно, усилили подвижность птиц во внегнездовое время. После отступания ледников птицы интенсивно заселяли освободившиеся территории. Постепенно формировались современные зимовки и направления пролета к ним. Этот процесс продолжается и в настоящее время. Создание водохранилищ по трассе Каракумского канала сопровождалось возникновением новых зимовок водных птиц. С другой стороны, интенсивное хозяйственное использование многих районов юга Европы привело к нарушению естественных ландшафтов и к резкому снижению числа зимующих там птиц.

Изучению миграций птиц помогло массовое их кольцевание: оставляющим гнездо молодым или отловленным взрослым птицам на ногу одевают легкое металлическое кольцо с номером и условным обозначением учреждения, проводившего мечение. Кольцевание проводят многие научные учреждения. Все сведения об окольцованных животных поступают в Центр кольцевания Академии наук СССР (Москва). Туда же нужно посыпать кольца, снятые с добытых птиц. Ежегодно во всем мире кольцают около 1 млн. птиц, в том числе в СССР - примерно 100 тыс. Массовое кольцевание позволило выяснить для ряда видов степень гнездового консерватизма, направления и скорость миграций, места зимовок, продолжительность жизни и примерные размеры смертности, постоянство пар и т. п.

1.3. Лекция № 3

Тема: «Экологические аспекты поведения»

1.3.1. Вопросы лекции:

1. Гнездовое поведение.
2. Миграционное поведение.
3. Социальное поведение.

1.3.2. Краткое содержание вопросов

1. Гнездовое поведение

Гнездование в дуплах существенно изменяет гнездовое поведение вида. Сравнивая режимы насиживания у открытогнездящихся птиц и дуплогнездников, мы убеждаемся, что у последних режим приобрел некоторые особенности.

Для температурного режима гнезда характерны частые и довольно сильные колебания температуры, которые в течение длительного естественного отбора стали необходимыми для нормального развития эмбрионов. В открытых гнездах для охлаждения кладки самка на некоторое время оставляет гнездо либо при плотном насиживании охлаждается нижняя сторона яйца в хорошо вентилируемых гнездах (славки). Последний способ инкубации, по-видимому, наиболее совершенный, во всяком случае у этих птиц срок инкубации яиц сокращен более чем на 10% по сравнению с птицами, гнездящимися в теплых гнездах.

Температура тела насиживающих птиц более или менее одинакова, отдача тепла кладке зависит от ее массы по сравнению с размером наседки. У большой синицы масса кладки не меньше массы самой птицы, а в некоторых случаях она составляет 150% от массы птицы. По данным Л. И. Езерскаса, масса яиц лазоревки составляет от 121 до 166% от массы ее тела. Очевидно, при нагревании такой массы кладки птица охлаждается почти на 1,5°C, это требует

высокого уровня теплопродукции насекомых и хороших теплоизоляционных свойств гнезда. Последнему весьма содействует расположение гнезда в укрытии.

Совершенно естественна общеизвестная «прочность» насиживания, свойственная синицам и другим дуплогнездникам. По-видимому, в связи с напряженностью температурного режима насиживания именно у синиц гнездо выстилается толстым слоем шерсти — это наиболее теплый материал, который птицы могут найти в природе. При больших кладках птицы редко слетают с гнезда и температура в гнезде весьма высока и постоянна. Например, в гнезде лазоревки она достигает 40°C и колеблется всего в пределах 5°C.

Мухоловка-пеструшка сохранила многие черты поведения при насиживании, свойственные открытонаселяющимся птицам. Например, прерывистость насиживания, средняя суточная амплитуда колебаний температуры в ее гнезде (10,2°) очень близки к таковым у зяблика. По данным В. Кайля, эта амплитуда меньше, однако первые два автора не приводят сведения о числе яиц в гнездах пеструшек, в которых проводились наблюдения, а это весьма важные данные для сравнения режима насиживания не только у птиц разных видов, но и у одного вида.

Так, по нашим наблюдениям, самка мухоловки-пеструшки насиживала 6 яиц в среднем 42 мин в час. При уменьшении в том же гнезде числа яиц вдвое время насиживания сократилось до 32 мин в час (кладки с 3-мя яйцами в наших опытах пеструшки нередко бросали), а при увеличении числа яиц до 12-ти согревание кладки удлинялось в среднем до 52 мин в час, при этом самец начинал кормить самку в гнезде. Именно такое поведение свойственно птицам, у которых нормально в кладке много яиц, например большим синицам.

Режим насиживания без периодического охлаждения кладки приводит к медленному развитию эмбрионов и увеличению длительности инкубации. У больших синиц и мухоловок-пеструшек она достигает 14 дней. При длительном инкубационном периоде птенцы выплываются менее развитыми, чем при коротком. Кроме того, и число неразвившихся яиц у дуплогнездников, как правило, выше, чем у птиц, гнездящихся открыто. У всех дуплогнездников отношение массы кладки к массе птицы значительно более благоприятно для насиживания, чем у синиц. У мухоловки-пеструшки кладка составляет 91% от массы птицы, у горихвостки — 87, у вертишейки — 78, у скворца — 44%.

дна из морфологических адаптаций у синиц, связанная с большой величиной их кладки, — уменьшение относительной массы яйца и, следовательно, выплывающегося птенца. На эту закономерность обратила внимание М. Н. Денисова.

Менее понятно, чем определяется время отсутствия птицы на гнезде. У дуплогнездников температура остывшей (до возобновления обогрева) кладки бывает довольно высока за счет характерной для этой группы птиц непродолжительности однократного отсутствия самки, а также за счет терmostатических свойств дупла или искусственного гнездовья. У мухоловки-пеструшки минимальная температура кладки может быть 27° при максимальной — 38—39° (Keil). Обычно же разность температур остывшей и нагретой кладок меньше 12°. Мы видели, что длительность однократного отсутствия птицы мало зависит от размеров кладки. По В. Р. Дольнику, именно у дуплогнездников почти не меняется это время и с изменением температуры воздуха.

Следует принять во внимание два обстоятельства. Во-первых, остывание яиц идет со скоростью, почти независимой от числа яиц в кладке, так как практически тепло отдает вся поверхность каждого яйца. Совсем иные закономерности создаются у выводка птенцов, где с увеличением их числа в гнезде уменьшается относительная к объему поверхность теплоотдачи за счет прилегания птенцов друг к другу.

Во-вторых, колебания температуры воздуха сильно сглажены в гнезде за счет терmostатических свойств дупла. Таким образом, поскольку скорость остывания кладки у дуплогнездников относительно постоянна и время отсутствия самки постоянное, оно как раз такое, которое необходимо для умеренного охлаждения кладки и обеспечения прерывистости насиживания 10—11 яиц и больше, относительные размеры яиц соответствуют таковым у дроздов и других более или менее крупных птиц. У большой синицы масса однодневного

птенца составляет 7,3% от массы взрослой птицы, у вертишнейки — 6,4, в то время как у мухоловки-пеструшки она достигает 13,9, а у горихвостки — даже 16%.

Причины уменьшения размеров яиц у птиц с большой кладкой кажутся нам очевидными и связанными с режимом насиживания. Первая из них в том, что птица просто не в состоянии покрыть своим телом большое число яиц нормального размера, они не поместились бы в гнезде. Мы проверили это на мухоловке-пеструшке, имеющей предельное число яиц в кладке — 9. В опыте самка смогла уложить в гнезде не более 12 яиц, причем размещала их около получаса и разместила, по-видимому, самым экономным способом. В пяти гнездах мухоловок-пеструшек для экспериментальных работ дополнительно к естественной кладке число яиц было доведено до 12. В двух из этих гнезд самки выбросили из лотка на его край по одному яйцу и насиживали кладку только из 11 яиц.

При сочетании чрезмерно большой кладки и низких температур воздуха становится важным и другое: теплоотдача столь велика, что птица не может компенсировать ее теплопродукцией, но не может и непрерывно находиться на гнезде. Даже при кратковременной отлучке кладка успевает сильно остыть, разлаживается механизм управления ритмикой, насиживания, и птица бросает кладку.

2. Миграционное поведение

В настоящее время принято считать, что перелеты — миграции птиц вызываются как экзогенными, так и эндогенными факторами. Внешними факторами издавна считались понижение температуры среды, замерзание водоемов, уменьшение количества корма. Однако только этими факторами совершенно невозможно объяснить закономерные сдвиги в организме птиц и возникающие на их основе миграционные явления.

Само явление миграции у птиц по существу довольно четко разделяется на 2 ряда проявлений активности. Первое — это стимуляция и поддержание собственно миграционной активности, второе — ориентация птиц при перелете. Как те, так и другие явления имеют строго выраженный видовой характер, но в известной степени постоянно корректируются факторами внешней среды (погодой, картиной местности, наличием корма и т. д.).

Миграционные явления у птиц, их возникновение и зависимость от влияний внешней и внутренней среды организма довольно четко представлены на следующей схеме (рис. 31). Из этой схемы видно, что факторы внешней среды (сигнальные стимулы) оказывают непосредственное влияние на регулирующую систему. Последняя в равной мере зависит как от внешних стимулов, так и о г эндогенного (главным образом сезонного) ритма. Изменения этой системы вызывают появление предмиграционного состояния, которое ведет к образованию стай, усиленному питанию и жироотложению, изменению в поведении и т. д. Предмиграционное состояние на каком-то этапе его развития переходит в миграционное, характеризующееся своеобразным поведением птицы (перелетное беспокойство — *Zugunruhe*, немецк.), изменением суточной периодики, состоянием центральной нервной системы. Миграционное состояние при одновременном воздействии миграционного стимула (часто изменения погодного комплекса) приводит к осуществлению перелета — миграции.

Предложенная схема носит, конечно, общий и несколько отвлеченный характер, но достаточно четко отражает современные направления в изучении миграции птиц. Ассмотрение факторов внешней среды, оказывающих влияние на миграции, приводит к выводу, что для разных видов они оказываются весьма различными. Например, наличие незамерзающих водоемов может затормозить и сделать «соседлыми» отдельные популяции водоплавающих птиц. Большое влияние на возникновение миграции оказывает длина светового дня. Однако у тропических птиц сигналом к перелету являются изменения влажности. В соответствии с этим у разных птиц наблюдаются различия в сезонных изменениях нейросекреторной системы гипоталамуса.

Изучение состояния нейросекреторного аппарата гипоталамуса, оказывающего огромное влияние на синтез гормонов, представляет значительный интерес для понимания механизмов возникновения миграционных состояний вообще и миграции птиц в частности. Как известно,

нейросекреторный аппарат гипоталамуса имеет хорошо выраженный цикл сезонных изменений, которые в значительной мере зависят от длины светового дня. Освобождение секрета соответствует наступлению миграционной активности.

Чрезвычайно противоречивы данные о роли различных желез внутренней секреции в миграционных явлениях. Наиболее старые данные имеются в отношении половых желез. Они могут стимулироваться длинным световым днем, но увеличения их активности не наблюдалось в период миграции. В настоящее время эта так называемая гонадная гипотеза уже не является ведущей. Также не получила подтверждения довольно старая гипотеза о роли щитовидной железы. Поддержанная в свое время рядом физиологов эта теория предполагала, что осенне угнетение активности щитовидной железы приводит к ослаблению интенсивности теплообразования, нарушениям терморегуляции и вызывает перелетное беспокойство у птиц. Годовой цикл активности щитовидной железы с минимумом зимой и максимумом летом, однако, не может объяснить изменений физиологического состояния в весенний и осенний периоды, т. е. во время перелета.

Предложена гипотеза о значении периодических нарушений соотношений гормонов — синергистов и антагонистов. Имеется в виду годичный цикл половых гормонов с одной стороны, и годичный цикл гормона инсулярного аппарата поджелудочной железы — с другой. Эта гипотеза по существу всеобъемлющая, конечно, ничего не объясняет, так как не позволяет воспроизвести миграционное поведение в эксперименте. Таким образом, гормональные механизмы явлений миграции представляются еще в достаточной мере неопределенными, хотя они несомненно играют роль в природе.

Большое место в изучении миграции птиц заняло в последние годы исследование обмена веществ. Наиболее яркими в период миграции являются изменения жирового обмена. Они сводятся к тому, что в результате возросшего питания (гиперфагии) резко увеличивается отложение жира в организме птиц. Изучение дыхательного газообмена показывает в этот период высокие величины дыхательного коэффициента, свидетельствующие о переходе углеводов в жир. Нужно заметить, что накопление жира предшествует перелету не только птиц, но и летучих мышей (впрочем, как зимней спячке) и является итогом питания в летний период. При перелетах птиц жир расходуется и накапливается на остановках, когда они кормятся.

Отмечаются и сдвиги углеводного обмена. Последний возрастает во время линьки и угнетается при подготовке к перелету.

Весьма примечательны и следующие факты. Отощавшие во время перелета птицы имеют значительное количество гликогена в печени. При голодании он расходуется. Собственно миграционное поведение птиц представляет весьма сложное явление, включающее как врожденные, так и приобретенные элементы. Наиболее удобным объектом для изучения механизмов стимуляции перелета является перелетное беспокойство. Последнее может рассматриваться как своеобразный инстинкт, возбуждаемый как внутренними, так и наружными сигналами. Многими исследователями такие сигналы рассматриваются как «реализующий механизм» этой формы инстинктивного поведения.

3. Социальное поведение

Очень многие действия птиц относятся к социальному поведению, т.е. взаимоотношениям двух или более особей. Даже при одиночном образе жизни они контактируют со своими половыми партнерами во время сезона размножения или с другими особями своего вида, занимающими соседние территории.

Коммуникация. Птицы пользуются сложными системами коммуникации, включающими прежде всего зрительные и звуковые сигналы или демонстрации. Некоторые из них используются, чтобы запугать другую особь в ходе конфликта с ней. Птица, принявшая угрожающую позу, часто разворачивается навстречу противнику, вытягивает шею, раскрывает клюв и прижимает оперение. Иные демонстрации используются для умиротворения оппонента. При этом птица часто втягивает голову и распушает перья, как бы подчеркивая свою

пассивность и безопасность для окружающих. Демонстрации хорошо заметны в репродуктивном поведении птиц.

Оборонительное поведение. Все птицы особым оборонительным поведением реагируют на связанные с опасностью звуковые и зрительные стимулы. Вид летящего ястреба побуждает мелких пернатых устремляться к ближайшему укрытию. Оказавшись там, они обычно «замирают», прижав оперение, подогнув ноги и следя одним глазом за хищником. Птицы с криптической (маскировочной, или покровительственной) окраской просто приседают на месте, инстинктивно стремясь слиться с фоном.

Предостерегающие крики и окрикивание. Почти у всех птиц поведенческий репертуар включает тревожные и предостерегающие крики. Хотя исходно эти сигналы, по-видимому, не предназначались для вспугивания других особей своего вида, тем не менее они побуждают членов стаи, брачных партнеров или птенцов замирать, приседать или пускаться в бегство. При столкновении с хищником или иным опасным животным птицы иногда используют угрожающие действия, очень похожие на внутривидовые демонстрации угрозы, но более яркие по своему проявлению. На сидящего в поле зрения хищника, например ястреба или сову, группа мелких птиц реагирует т.н. окрикиванием, сходным с облавлением у собак. Оно позволяет предупредить о потенциальной опасности всех птиц на ближайшей территории, а во время сезона размножения – отвлечь внимание врага от затаившихся птенцов.

Стайное поведение. Даже вне сезона размножения большинство видов птиц тяготеет к объединению в стаи, обычно одновидовые. Если не считать скучивания в местах ночлега, члены стаи сохраняют между собой определенную дистанцию. Например, горные ласточки рассаживаются на провода с промежутками между особями примерно в 10 см. Особь, пытающаяся сократить эту дистанцию, немедленно сталкивается с угрожающей демонстрацией соседа. Многочисленные звуковые сигналы, издаваемые всеми членами стаи, помогают удерживать ее от рассеяния.

Внутри стаи наблюдается т.н. социальное облегчение: если одна особь начинает чиститься, есть, купаться и т.д., находящиеся рядом вскоре начинают делать то же самое. Кроме того, в стае часто существует социальная иерархия: каждая особь имеет свой ранг, или «общественное положение», определяемое полом, размером, силой, окраской, здоровьем и другими факторами.

1.4. Лекция № 4 (2 часа)

Тема: «Сигнализация и общение»

1.4.1. Вопросы лекции:

1. Акустическая и визуальная сигнализация.
2. Маркировка гнездовой, пищевой и т.д. территорий.

1.4.2. Краткое содержание вопросов

1. Акустическая и визуальная сигнализация

Поддержание сложной системы внутривидовых группировок, от семей и гаремов, популяционных парцелл и колоний, до популяций и надпопуляционных комплексов, а также управление их динамикой обеспечивается с помощью комплексной системы связей, осуществляемых по оптическому, акустическому, химическому, механическому и электрическому (электромагнитному) каналам. Вносимые жизнедеятельностью организмов изменения в окружающую среду в связи с этим приобретают информативное значение и служат не только основой пространственной ориентации, но становятся путями направленной передачи информации в пределах популяции и межвидовых связей в пределах биогеоценоза. Таким образом, трансформированная организмами среда становится частью надорганизменных систем популяций и биоценозов, образуя своеобразное сигнальное "биологическое поле".

Многосторонний интерес к изучению поведения организмов, их сигнализации, общения и связей позволяет глубже понять механизм структурирования видового населения и наметить пути и способы управления его динамикой. Все же степень изученности природы сигналов и способов кодирования в них информации остается пока невысокой.

Изучение химической сигнализации показало ее высокую специфичность. Для позвоночных и беспозвоночных животных установлено существование "видовых запахов", запахов, присущих "семейным", "колониальным" и другим группировкам, индивидуальных и половых запахов. Индивидуальный запах может зависеть не только от химизма выделений потовых или сальных желез, но и от состава микрофлоры поверхности кожи, разлагающей выделенные жирные кислоты.

Широкое использование различных выделений, включая мочу и кал, для маркирования территории и оставления пахучих следов укрепляет связи особей в группе и координирует их поведение, изолируя группу от ее соседей. Химические маркеры (феромоны или телергоны) могут иметь и более широкое значение, синхронизируя биологические явления в популяции и влияя на состояние особей.

Видоспецифичность, популяционная и впутрипопуляционная (групповая) специфика характерна и для других средств связи. Песни и позывы птиц, млекопитающих, амфибий, рыб, насекомых и других животных содержат информацию не только видового назначения, но обслуживают и межвидовые связи. С этим связано включение в видовой репертуар голосов (сигналов) других видов, а иногда - звуков неживого окружения. В акустической сигнализации животных существуют местные особенности разного масштаба. Отличаются пение и даже некоторые позывы групп птиц, живущих на расстоянии в 1-2 км. Значительное и постоянное особенности "диалектов-наречий" местных и географических популяций. То же зарегистрировано у млекопитающих, амфибий и насекомых.

Оптические связи и визуальная сигнализация подчиняются тем же общим закономерностям. Важное сигнальное значение имеют не только форма тела или его частей, цвет и рисунок раскраски, но и ритуальные движения, жесты и мимика. Выработка стереотипа поведения в группе сопровождается установлением характерных для нее типов движений, что становится изолирующим группу механизмом. Визуальное общение приобретает особенно важное значение у стадных и стайных животных (обезьян, копытных, ластоногих, китообразных, многих птиц и насекомых).

Биологическое (сигнальное) поле возникает в результате трансформации исходной среды и ее приспособления к потребностям обитателей. Оно имеет комплексный характер, так как поля разной физико-химической природы совмещаются, налегая друг на друга. При этом может возникать пространственная сисПЗ пунктов, где концентрируется обмен информацией. Таковы упоминавшиеся "мочевые точки" хищных млекопитающих (особенно псовых), места токовищ и колониальные поселения и лежбища. В них визуальные марки (метки) могут комбинироваться с химическими и дополняться акустической сигнализацией, превращая "поселение" или колонию в организованное единство. Такая сисПЗ связей регулирует территориальное размещение, поддерживает постоянное общение соседей и предупреждает о появлении врагов или другой опасности

Акустическая коммуникация по своим возможностям занимает промежуточное положение между оптической и химической. Подобно зрительным сигналам издаваемые животными звуки являются средством для передачи экстренной информации. Их действие ограничено временем текущей активности животного, передающего сообщение. Видимо, не случайно в очень многих случаях выразительные движения у животных сопровождаются соответствующими звуками. Но, в отличие от визуальных, акустические сигналы могут быть переданы на расстоянии в отсутствие зрительного, тактильного или ольфакторного контакта между партнерами. Акустические сигналы, подобно химическим, могут действовать на большом расстоянии или в полной темноте. Но одновременно они являются антиподом химических сигналов, так как не обладают долговременным действием. Таким образом, звуковые сигналы животных - средство экстренной связи для передачи сообщений как при непосредственном зрительном, тактильном

контакте между партнерами, так и при его отсутствии. Дальность передачи акустической информации определяется четырьмя основными факторами: 1) интенсивностью звука; 2) частотой сигнала; 3) акустическими свойствами среды, через которую передается сообщение и 4) порогами слуха животного, принимающего сигнал. Звуковые сигналы, передаваемые на большие расстояния, известны у насекомых, земноводных, птиц и многих видов млекопитающих средних и крупных размеров.

Распространение звука представляет собой волновой процесс. Источник звука передает колебания частицам окружающей среды, а они в свою очередь - соседним частицам, создавая таким образом серию чередующихся сжатий и разрежений с усилением и ослаблением давления воздуха. Эти движения частиц графически изображаются в виде последовательности волн, вершины которых соответствуют сжатиям, а впадины между ними - разрежениям. Скорость движения этих волн в данной среде и есть скорость звука. Число волн, проходящих в секунду через какую-либо точку пространства, называется частотой звуковых колебаний. Ухо того или иного вида животных воспринимает звук лишь в ограниченном диапазоне частот, или длин, волн. Волны с частотой ниже 20 Гц не воспринимаются как звуки, а ощущаются как вибрации. Вместе с тем, колебания с частотой выше 20 000 Гц (так называемые ультразвуковые) также недоступны уху человека, однако воспринимаются ушами целого ряда животных. Другой характеристикой звуковых волн является интенсивность, или громкость, звука, которую определяют по расстоянию от пика или впадины волны до средней линии. Интенсивность служит мерой энергии звука.

У птиц акустическая коммуникация исследована лучше, чем у каких-либо других животных. Птицы общаются с особями своего вида, а также других видов, в том числе с млекопитающими и даже с человеком. Для этого они используют звуковые (не только голосовые), а также зрительные сигналы. Благодаря развитому слуховому аппарату, состоящему из наружного, среднего и внутреннего уха, птицы хорошо слышат. Голосовой аппарат птиц, т.н. нижняя гортань, или сиринкс, располагается в нижнем отделе трахеи.

Стайные птицы используют более разнообразные звуковые и зрительные сигналы, чем птицы одиночные, которые знают иногда всего одну песню и повторяют ее вновь и вновь. У стайных птиц есть сигналы, собирающие стаю, извещающие об опасности, сигналы "все спокойно" и даже призывы к трапезе.

У птиц поют преимущественно самцы, но чаще не для того, чтобы привлечь самок (как обычно считается), а для предупреждения, что данная территория находится под охраной. Многие песни весьма затейливы и спровоцированы выделением в весеннюю пору мужского полового гормона - тестостерона. Большая часть "разговоров" у птиц происходит между матерью и птенцами, которые выпрашивают пищу, а мать их кормит, предупреждает или успокаивает.

Птичье пение формируется и генами, и обучением. Песня птицы, выросшей в изоляции, оказывается неполной, т.е. лишенной отдельных "фраз", входящих в состав песни данного вида.

Неголосовой звуковой сигнал - крыловой барабанный стук - используется воротничковым рябчиком в период спаривания для привлечения самки и предупреждения самцов-конкурентов о необходимости держаться подальше. Один из тропических манакинов во время ухаживания щелкает хвостовыми перьями, как кастаньетами. По крайней мере, одна птица, африканский медоуказчик, прямо общается с человеком. Медоуказчик питается пчелиным воском, но не может извлечь его из дуплистых деревьев, где пчелы устраивают свои гнезда. Неоднократно приближаясь к человеку, громко крича и, затем, направляясь к дереву с пчелами, медоуказчик приводит человека к их гнезду; после того, как мед взят, он поедает оставшийся воск.

Наземные млекопитающие. Звуки, производимые мартышкообразными и человекообразными обезьянами, сравнительно просты. Например, шимпанзе часто кричат и визжат, когда напуганы или рассержены, и это действительно элементарные сигналы. Однако у них также есть и удивительный шумовой ритуал: периодически они собираются в лесу и

барабанят руками по торчащим корням деревьев, сопровождая эти действия криками, визгом и воем. Этот барабанно-певческий фестиваль может длиться часами и слышен, по крайней мере, за полтора километра. Есть основания считать, что таким способом шимпанзе созывают своих собратьев к местам, изобилующим пищей.

Давно известно, что гориллы бьют себя в грудь. На самом деле это не удары кулаком, а шлепки полусогнутыми ладонями по раздутой груди, поскольку предварительно горилла набирает полную грудь воздуха. Шлепки информируют членов группы, что поблизости посторонний, а возможно и враг; в то же время они служат предупреждением и угрозой чужаку. Биение в грудь - лишь одно из целой серии подобных действий, включающих также сидение в выпрямленном положении, боковой наклон головы, крики, ворчание, вставание на ноги, срывание и разбрасывание растений. Полностью такие действия вправе осуществлять только доминирующий самец - вожак группы; подчиненные самцы и даже самки исполняют части репертуара. Гориллы, шимпанзе и павианы ворчат и издают лающие звуки, а гориллы еще и ревут в знак предупреждения и угрозы.

Среди приматов широко распространена межвидовая коммуникация. Лангurs, например, внимательно следят за тревожными криками и перемещениями павлинов и оленей. Пастищные животные и павианы реагируют на предупреждающие крики друг друга, так что у хищников мало шансов на внезапное нападение.

2. Маркировка гнездовой, пищевой и т.д. территории

Территорией в биологии называют определённую зону, более или менее обширную в зависимости от размеров или образа жизни животного, контролируемую и охраняющую им (или ими). Территориальное поведение подразумевает способность создавать и распознавать границы владений. Территориальное поведение основано на напряжённой внутривидовой конкуренции, обеспечивающей пропитание особи или семьи. А физиологический механизм борьбы за территорию идеально решает задачу «справедливого», точнее наиболее выгодного для всего вида, распределения особей по ареалу, где данный вид может жить. Территория крупных хищных млекопитающих может составлять многие квадратные километры. Таким образом, территориальное поведение обычно понимают как механизм активного саморазобщения в пространстве отдельных особей (индивидуальное пространство) или групп особей (семейное, гнездовое пространство). Границы территории хорошо известны её законному владельцу и отмечены выделениями особых пахучих желёз. Некоторые антилопы, например, отмечают веточки деревьев и кустов, растущих на границах их территории, выделениями предглазничной железы.

Территориальное поведение животных включает два типа активности:
1) направленную на обеспечение собственного существования (поиск пищи, исследование территории, рытье нор и т. п.)
2) на установление отношений с соседними особями (охрана участков, сигнализация, мечение и др.).

Занимаемые участки не бывают больше тех пределов, при которых связь между соседними особями нарушается. Минимальные же размеры индивидуальной территории зависят от кормовых ресурсов среды. При такой системе размещения каждая оседлая особь не встречает конкуренции на своем участке, это повышает шансы на выживание и оставление потомства.
«Закрепление участка» достигается разными способами:

- 1) охраной границ занимаемого пространства и прямой агрессией по отношению к чужаку;
- 2) особым ритуальным поведением, демонстрирующим угрозу;
- 3) системой специальных сигналов и меток, свидетельствующих о занятости территории.

Территориальное поведение животных особенно ярко выражено в период размножения. Оно тесно связано с их физиологическим состоянием и регулируется гормональным путем. Вне сезона размножения у многих видов распределение по индивидуальным участкам сменяется групповым образом жизни с иным типом поведения. Большинство воробышных птиц после

вылета птенцов объединяются в стаи, совершающие кочевки. У ряда перелетных птиц территориальное поведение проявляется и на местах зимовок.

1.5. Лекция № 5 (2 часа)

Тема: «Анализаторные системы и ориентация»

1.5.1. Вопросы лекции:

1. Зрение, слух - основные анализаторы птиц.
2. Ориентация птиц по ландшафтам, солнцу, звездам, магнитному полю Земли.

1.5.1. Краткое содержание вопросов

1. Зрение, слух - основные анализаторы птиц

Зрение играет огромную роль в жизни животных. Это один из важных сенсорных каналов, связывающих с внешним миром. В то время как звуковые сигналы могут восприниматься животными на достаточно большом расстоянии, а обонятельные оказываются вполне информативными и в отсутствие в поле зрения или слуха других особей, зрительные сигналы могут действовать лишь на относительно коротком расстоянии. Ключевую роль в зрительной коммуникации играют позы и телодвижения, при помощи которых животные сообщают о своих намерениях. Во многих случаях такие позы дополняются звуковыми сигналами. На относительно большом расстоянии могут действовать сигналы тревоги в виде мелькающих пятачков белого цвета: хвост или пятно на заду у оленей, хвосты кроликов, увидев которые, представители того же вида кидаются в бегство, даже не видя самого источника опасности. Связь при помощи зрительных сигналов особенно характерна для позвоночных, головоногих моллюсков и насекомых, т.е. для животных с хорошо развитыми глазами. Интересно отметить, что цветовое зрение практически универсально для всех групп, за исключением большинства млекопитающих.

Поскольку зрительная коммуникация для птиц является ведущей, они имеют прекрасно развитые глаза. Птицы обладают исключительной зоркостью и способны хорошо различать цвета и оттенки, а также зрительные раздражения с разной длиной волны. Аккомодация глаза достигается изменением формы хрусталика и его перемещением. Острота зрения некоторых хищных птиц представляет собой мировой рекорд среди прочих представителей животного мира. Так, например, сокол способен при благоприятных условиях увидеть сидящего голубя на расстоянии полутора километров. Хорошо известна способность грифов на огромном удалении замечать трупы животных. Поскольку у птиц хорошо развито цветовое зрение, для них имеют большое значение разнообразные цветовые сигналы. Так, птицы хорошо запоминают укусы ос и в дальнейшем избегают иметь дело с насекомыми, окрашенными в желто-черный цвет. Самцы зарянок проявляют агрессию по отношению к любому изображению птицы с красной грудкой. Самцы птицы-беседочки, обитающей в Австралии и Новой Гвинее, для того, чтобы привлечь самок, строят и украшают особые беседки. Обычно, чем тусклее окрашена птица, тем богаче и изысканней украшена ее беседка. Некоторые птицы подбирают раковины улиток, побелевшие от времени кости, а также все, что окрашено в синий цвет: цветы, перья, ягоды. Птицы, главным образом самцы, используют яркую внешность, чтобы отпугнуть самцов-соперников и привлечь к себе самок. Однако яркое оперение привлекает хищников, поэтому самки и молодые птицы имеют маскировочную окраску. Яркую окраску имеет внутренняя часть ротовой полости у птенцов, что срабатывает в качестве ключевого раздражителя для процедуры их кормления.

Самцы многих видов птиц в период размножения принимают сложные сигнальные позы, чистят перья, исполняют брачные танцы и совершают различные другие действия, сопровождаемые звуковыми сигналами. Головное и хвостовое оперение, короны и гребни, даже подобное переднику расположение грудных перьев используются самцами для демонстрации готовности к спариванию. Обязательный любовный ритуал у странствующего альбатроса - сложный брачный танец, исполняемый совместно самцом и самкой.

Брачное поведение самцов птиц иногда напоминает акробатические трюки. Так, самец одного из видов райских птиц проделывает самый настоящий кульбит: сидя на ветке на виду у самки, плотно прижимает крылья к телу, падает с ветки, совершая полный кувырок в воздухе и приземляется в исходном положении. Широко распространены в мире птиц и разнообразные ритуализированные движения, связанные с оборонительным поведением.

Особое значение приобретает зрение при дальнейшей ориентации мигрирующих птиц. Так, хорошо изучена ориентация птиц по топографическим признакам, например по береговой линии, поляризированному освещению небосвода и астрономическим ориентирам - солнцу, звездам.

2. Ориентация птиц по ландшафтам, солнцу, звездам, магнитному полю Земли

Эта проблема изучалась специалистами орнитологами на протяжении последнего столетия, но физиологические механизмы ориентации еще очень мало выявлены. Существует два основных метода изучения ориентации птиц. Первый — давно использованный метод завозов. При этом птицы завозились в отдаленные места в темных ящиках без возможности воспринимать какие-либо ориентиры на местности и затем изучались пути и скорость их возвращения. Другой метод — ориентация в клетках во время перелетного беспокойства. При этом птица в своих движениях ориентируется по направлению к зимовке.

Сейчас уже широко применяются методы радиотелеметрии, когда птица, снабженная миниатюрным радиопередатчиком, «сообщает» о пути, проделываемом ею при перелете. Довольно широко используется и радарная техника, позволяющая регистрировать движение стаи в целом.

Представления о механизмах ориентации птиц при перелетах еще далеко не сформировались, несмотря на большие работы в этом направлении. Наиболее старые взгляды опираются на роль наземных ориентиров при перелетах — очертаниях материков, гор и т. д. Эти представления, однако, совершенно не объясняют механизмов перелетов над морем.

В настоящее время подверглась значительной критике и почти оставлена магнитная теория ориентации птиц. Создавая различные условия распределения магнитных сил вокруг птицы в эксперименте, в условиях природной магнитной аномалии, исследователи не могли, однако, обнаружить отклонения птиц от нормального направления к зимовке. Также не подтвердились предположения о значении сочетания магнитных сил с силами вращения земли (Кариолисовыми силами).

Большое место в современных представлениях об ориентации птиц занимают вопросы ориентировки по положению Солнца и по времени суток, а также и положению звезд (так как многие виды птиц летят преимущественно ночью). Имеются даже данные, что существует врожденная ориентация птиц по звездам, так как птицы — ночные мигранты, выращенные в неволе при полной изоляции (никогда не видевшие неба), точно ориентируются в направлении перелета.

Все это позволяет предполагать и наличие у птиц способности к навигации, т. е. к сопоставлению координат местности и координат направления (цели) перелета. Исследования в этом направлении не могут считаться сколько-нибудь законченными.

1.6. Лекция № 6 (2 часа)

Тема: «Суточные и сезонные ритмы. Размножение и развитие»

1.6.1. Вопросы лекции:

1. Суточные ритмы жизнедеятельности птиц (утренние, дневные, вечерние,очные).
2. Сезонные ритмы жизнедеятельности птиц (гнездовая жизнь, миграции, зимовки).
3. Размножение и развитие. Моногамия и полигамия

1.6.2. Краткое содержание вопросов.

1. Суточные ритмы жизнедеятельности птиц (утренние, дневные, вечерние, ночные)

Для класса птиц характерен высокий уровень биологической активности и четкое распределение ее по часам суток. В отличие от млекопитающих среди птиц относительно мало форм с круглосуточной активностью (например, утки); такой тип активности может проявляться в особых условиях (например, во время миграций).

Главные факторы, определяющие эволюционное формирование специфики суточных ритмов различных видов птиц, можно объединить в следующие группы: 1) характер активности пищевых объектов; 2) комплекс условий, наиболее удобных для добывания пищи; 3) пищевая конкуренция в пределах класса.

Факторы первой группы объясняют появление дневного типа активности у насекомоядных и рыбоядных птиц, а также у дневных хищников. Ведущее значение в пищедобывающей деятельности зрительного анализатора определяет приуроченность активности к светлому времени суток у многих других птиц (зерноядные, плотоядные, потребители нектара и другие). Пищевая конкуренция привела к возникновению ночных форм, охотящихся тогда, когда большинство конкурирующих видов не активны. Переход к ночному образу жизни вызвал существенное изменение как в строении и функционировании органов зрения, так и в относительной роли различных анализаторов в поведении птиц.

В течение активной части суток интенсивность деятельности птиц не остается постоянной и обычно имеет пульсирующий характер: «вспышки» активности чередуются с периодами отдыха. Так, у многих дневных птиц из отряда воробьинообразных летом, в период выкармливания птенцов, активность отчетливо повышена в утренние часы, снижается в середине дня и вновь повышается перед заходом солнца. Подобный тип активности сохраняется и после вылета птенцов: передвижение выводков, сопровождаемые кормлением птенцов, наиболее активны утром и перед сном, прерываясь в середине дня несколькими периодами отдыха. В колониях пингвинов выявлена та же закономерность. Птенцы в возрасте двух-четырех недель также проявляют два пика активности – в утренние и вечерние часы. Повидимому, повышение активности, связанное главным образом с питанием, утром вызвано биологической необходимостью восстановления истраченных за ночь энергетических резервов, а вечером – запасанием этих резервов на период, когда птица не питается.

Зимой у птиц, не мигрирующих к югу, активность в светлое время суток более интенсивна и равномерна, что объясняется необходимостью добывания большого количества корма в течение короткого дня. Спады активности отмечаются и в это время, но они не имеют столь ритмического характера и вызываются, главным образом, влиянием неблагоприятных условий (снегопады, ветры и т. д.).

У ночных видов (например, у сов или козодоев) активность приурочена к темному времени суток. И в этом случае нередко наблюдается фазовый характер ее проявления. Так, серая неясыть наиболее активна в начале и в конце ночи; наблюдается третий пик активности в середине ночи.

Разные формы деятельности птиц связаны с повышенной мускульной активностью. Поэтому уровень мышечной деятельности в активное время суток значительно превышает таковой в период покоя. Большие синицы, например, днем совершают в среднем 3-5 тыс. (максимально до 10-11 тыс.) движений в час, тогда как ночь они проводят практически в неподвижном состоянии. В соответствии с этим меняется и уровень энергетических процессов в организме: среднее потребление кислорода большой синицей составляет днем 11-16 см на 1 г массы в час, а ночью – только 6-8 см /г в час.

Снижение уровня обмена в ночное время свойственно всем дневным птицам. Соответственно в ночное время регистрируется небольшое понижение температуры тела. Обнаружены и суточные изменения температуры мозга.

У видов с ночной активностью суточная ритмика физиологических процессов имеет обратный характер. У сов, например, уровень газообмена и температуры тела ночью заметно выше, чем днем.

Снижение интенсивности обменных процессов, температуры тела и др. физиологических показателей в неактивное время суток не есть прямое следствие уменьшения мышечной активности и снятия эффекта специфического динамического действия пищи. Переход в активную fazu суточного цикла знаменуется повышением обмена веществ и температуры тела до того, как началась активная деятельность, притом на фоне полного отсутствия специфического действия пищи. Все эти и многие другие факты говорят о том, что различные функциональные системы организма птиц подвержены самостоятельной суточной ритмике; в обычных условиях периоды отдельных физиологических циклов синхронизированы, что и проявляется в виде периодичности общей жизнедеятельности животного.

В настоящее время известно, что в основе суточной ритмики активности птиц лежат наследственно закрепленные эндогенные циклы физиологических процессов с периодом, близким к 24 ч. Циклические процессы такого рода получили название циркадных ритмов. Циркадные ритмы в «чистом» виде выявляются лишь при содержании животных в строго постоянных условиях внешней среды, т. е. при снятии контроля со стороны периодически меняющихся ее факторов. Так, при содержании дневных птиц в полной темноте или в условиях очень слабого постоянного освещения, суточная циклическая активности и газообмена сохраняется в течение длительного (до 2-3 месяцев) времени, хотя общий уровень этих процессов оказывается несколько сниженным.

При содержании дневных птиц в условиях постоянного освещения («круглосуточный день») у многих видов происходит укорочение циркадного цикла («правило Ашоффа»), а подчас монофазный характер активности постепенно сменяется полифазным, при котором короткие периоды активности чередуются с короткими же периодами покоя на протяжении всех суток. Тем не менее, следы исходной суточной ритмики сохранялись и в этих опытах: суммарная активность в часы, соответствующие естественному дню, была выше, чем вочные часы; иногда исходный тип суточной активности проявлялся вновь. У ночных птиц десинхронизация суточного ритма может быть вызвана искажением светового режима.

Как уже говорилось, важнейшая роль в качестве природного периодического фактора принадлежит суточным изменениям светового режима. Для птиц значение этого фактора особенно велико, поскольку у большинства видов в различных формах деятельности огромное значение имеет зрительная рецепция. Смена дня и ночи играет роль сигнального фактора, определяющего начало и конец активного периода, как у дневных, так и у ночных видов птиц. Непосредственным раздражителем, вызывающим начало активности у дневных птиц, служит определенная пороговая сила освещения, названная в начале нашего века «пробуждающей яркостью». Пробуждающая яркость различна для разных видов. Так, для черного дрозда она составляет 0,1 лк, для обыкновенной кукушки – 1,0, большой синицы – 1,8, славки-черноголовки – 4,0, зяблика – 12,0, домового воробья – 20,0 лк. Различия в величине пробуждающей яркости приводят к тому, что в начало утренней активности различные виды птиц вовлекаются в определенной последовательности. Полевые наблюдения показывают, что примерно та же картина, но в обратном порядке, проявляется вечером, в период окончания активности.

Время достижения пороговых величин освещенности определяется не только временем восхода и захода солнца. В реальной природной обстановке оно зависит также и от погоды (в частности, от облачности), типа растительности (степени затемнения биотопа) и других причин. Поэтому конкретное время начала и окончания активности птиц испытывает некоторые колебания. Сезонные изменения длины дня и ночи влекут за собой соответствующие смещения начала и окончания активности птиц, в связи с чем в неакваториальных зонах земного шара длительность активного периода птиц имеет сезонную динамику, накладывающую заметный отпечаток на многие стороны распространения и биологии птиц.

В природе можно наблюдать, что в месяцы с более коротким днем кормовая активность птиц начинается (относительно времени восхода солнца) раньше, чем в сезоны с более длинным днем. По-видимому, реакция птиц на степень освещения (порог «пробуждающей

яркости») не остается постоянной в течение года. Биологически это явление объясняется необходимостью компенсации высоких энергозатрат организма при укороченном зимнем дне.

Таким образом, значение режима освещения в регуляции суточных циклов активности в природе проявляется в первую очередь в определении начала и окончания активного периода и, таким образом, его длительности. Такова роль светового фактора в регуляции суточных циклов многих физиологических процессов.

Температура воздуха также оказывает воздействие на суточную активность птиц, хотя влияние этого фактора имеет преимущественно косвенный характер, действуя через изменения доступности пищи или других условий проявления активной деятельности. Влияние температуры на ритмику активности прослеживается и в экспериментальных условиях; при этом обнаруживается взаимосвязанное действие температуры и фотопериода.

Другие внешние факторы оказывают менее заметное влияние на периодику активности, однако исследование их в «чистом виде» в условиях эксперимента показывает, что в принципе они тоже могут выступать в роли синхронизаторов эндогенных ритмов. В частности, показана возможная регулирующая роль изменений атмосферного давления. Интересно, что в роли фактора-синхронизатора могут выступать и специфические звуковые сигналы, исходящие от птиц того же вида; важность такой координации циклов на уровне популяции очевидна.

2. Сезонные ритмы жизнедеятельности птиц (гнездовая жизнь, миграции, зимовки)

Среди разнообразных форм приспособлений, выработавшихся чтобы пережить этот сезон, широкое распространение получило перемещение в места с благоприятной обстановкой, иначе говоря сезонные миграции.

Сезонные миграции в той или иной форме свойственны почти всем птицам холодных и умеренных широт, значительному числу обитателей субтропиков и некоторой части тропиков. Миграции у птиц – основной способ избежать неблагоприятных воздействий сезонных изменений среды, возникающих в гнездовой области.

Сезонные миграции дали птицам возможность заселить такие территории земного шара, которые пригодны для жизни в одни сезоны года и непригодны в другие. Такие миграции – один из очень распространённых способов расширения ареалов у птиц.

Избранный птицами путь миграций не случаен. Из всех животных птицы обладают наиболее высокой температурой тела и интенсивным обменом веществ, большой активностью и подвижностью и самым совершенным способом передвижения – полётом. Способность летать позволяет птицам совершать быстрые и дальние перемещения в благоприятные для жизни части ареала и преодолевать при этом различные преграды, недоступные остальным животным.

Сезонные миграции птиц наблюдаются во всех географических широтах и областях земного шара, где происходят сколько-нибудь заметные сезонные изменения условий жизни. Наиболее резки эти изменения в северных и умеренных широтах, в пределах которых лежит почти вся Европа и большая часть Азии и Северной Америки. Здесь суровая зима с глубоким снежным покровом сменяется весной, а тёплое, с пышной растительностью лето – осенью. Каждый сезон года резко отличен от других сезонов условиями жизни и в первую очередь условиями питания птиц. Именно в этих широтах ярко выражены и их сезонные миграции.

По характеру сезонных миграций всех птиц можно разбить на три категории: осёдлых, кочующих, перелётных.

Осёдлые – это птицы, которые в течение всего года живут в одной и той же местности и каких-либо регулярных перемещений по местности не совершают. Некоторые из этих птиц всю жизнь проводят в пределах небольшой гнездовой территории, не выходя за её границы даже в зимнее время. Таких птиц можно назвать строго осёдлыми. В высоких и умеренных широтах их крайне мало, и все они почти исключительно синантропы, то есть живут исключительно вблизи поселений человека. К синантропным видам можно отнести

домового воробья, сизого голубя, а местами полевого воробья, галку и некоторых других птиц. Вблизи жилья человека они находят достаточно пищи в течение всего года.

Другие представители этой категории птиц после размножения выходят в поисках пищи и других благоприятных условий за пределы гнездовых территорий и проводят зиму в ближайших её окрестностях. Непрерывных кочёвок такие виды птиц не совершают, а живут всю зиму более или менее осёдло, в одном или нескольких пунктах. Этим птиц можно назвать полуосёдлыми. К ним принадлежат рябчик, глухарь, тетерев, часть популяций сороки, вороны, обыкновенной овсянки и другие. Полуосёдлость свойственна птицам, хорошо обеспеченным зимними кормами.

Категорию кочующих составляют птицы, которые после размножения покидают освоенную гнездовую территорию и до весны перемещаются, удаляясь на десятки, сотни и даже тысячи километров. Для кочующих птиц характерна беспрерывность передвижений, которые они совершают в поисках пищи. Если они и задерживаются в местах концентрации пищи, то недолго, так как естественные запасы кормов у них зимой бывают не столь обильными и устойчивыми, как у категории осёдлых птиц.

В категорию перелётных входят те птицы, которые после размножения покидают гнездовую территорию и на зиму перелетают в другие, сравнительно удалённые районы, лежащие как в пределах гнездовой области, так и далеко за её границами. Для перелётных птиц характерны не только фиксированные направления и сроки перелёта, но и достаточно определённо очерченные области зимовок, в которых они живут более или менее осёдло или предпринимают незначительные кочёвки в поисках корма.

Все птицы, гнездящиеся в пределах холодных широт нашей страны, совершают те или иные сезонные перемещения. Исключения редки и относятся к немногим, строго осёдлым птицам. Только около одной трети их видов ограничивается небольшими сезонными перемещениями или кочёвками в пределах тех же широт, а две трети совершает регулярные перелёты. При этом около половины летит зимовать в самые южные части субтропиков, тропики и даже в умеренные широты южного полушария. Многие птицы при перелётах от родины до зимовок преодолевают расстояние в 10 – 12 тыс. км. Наши птицы высоких и умеренных широт разлетаются зимовать по всем материкам Земного шара: в Европу, Азию, Африку, Австралию, Северную и Южную Америку, а также на многие острова Атлантического и Тихого океанов, расположенные за тысячи км от ближайшего материка.

Большинство птиц нашей страны относится к перелётным, в том числе такие, как грач, дрозды, утки, гуси, зяблик, полевой жаворонок, кулики, цапли, славки, пеночки и многие другие. Все эти птицы не могут в зимнее время найти обычные для себя корма в местах летнего обитания.

3. Размножение и развитие. Моногамия и полигамия

У самца птицы органы размножения представлены двумя семенниками; в них развиваются сперматозоиды.

У самки есть только один левый яичник. Правый яичник не развит в связи с крупными размерами птичьих яиц: при существовании двух яичников большой вес нескольких яиц затруднял бы полет птицы. От яичника тянется трубка яйцевода, нижний конец которой открывается в клоаку.

Оплодотворение и образование яйца. В период размножения яичник напоминает маленькую гроздь винограда. Каждая «ягода» грозди – это тонкостенный пузырек, заключающий в себе яйцевую клетку. Созревая, она увеличивается в размерах, в ней накапливаются питательные вещества, и она превращается в желток птичьего яйца. Оболочка пузырька разрывается, и яйцо выходит из яичника в яйцевод, где происходит его оплодотворение.

Сперматозоиды вводятся самцом в клоаку самки, поднимаются по яйцеводу и проникают в яйцо. После этого начинается развитие зародыша и яйцо медленно продвигается по яйцеводу к

клоаке. Во время этого продвижения оно одевается белком, кожистой подскорлуповой оболочкой и известковой скорлупой.

К моменту откладки яйца развитие зародыша достигает стадии зародышевого диска – скопления клеток, образовавшихся путем деления ядра оплодотворенного яйца. Весь процесс от времени выхода яйцевой клетки из яичника и до откладки яйца в гнезде продолжается около 40 часов. Птицы откладывают сразу лишь одно яйцо.

Строение яйца птицы. Внутреннюю часть отложенного яйца образует желток с находящимся на его поверхности зародышевым диском. Желток имеет тонкую прозрачную оболочку и окружен несколькими слоями жидкого и более густого белка. Белок заключен в подскорлуповую оболочку, состоящую из двух слоев – внутреннего и наружного. К наружному слою примыкает скорлупа. На тупом конце яйца оба слоя расходятся и образуют небольшую воздушную камеру. Желток поддерживается в жидком белке двумя скрученными белковыми канатиками – халазами. Подвешенный на халазах желток подвижен и располагается так, что зародышевый диск, независимо от положения яйца в гнезде, находится всегда наверху – ближе к теплому телу насижающей птицы.

Скорлупа яйца пронизана мелкими порами, через которые внутрь яйца проникает воздух, а наружу выделяются газообразные продукты жизнедеятельности зародыша. Снаружи скорлупа одета тонкой оболочкой, защищающей яйцо от проникновения в него микробов. Поэтому птичьи яйца, предназначенные для хранения, не следует мыть, чтобы не повредить эту оболочку.

Развитие зародыша в яйцеводе только начинается. Быстрый рост и важные изменения происходят в организме зародыша лишь после того, как яйцо отложено и родители приступают к насиживанию, то есть к его согреванию. При этом зародышевый диск сильно увеличивается в размерах. В его центральной части обособляется тело зародыша. Возникают зачатки центральной нервной системы и органов чувств, скелета и мускулатуры. Краевые части диска, разрастаясь, образуют в дальнейшем зародышевые оболочки.

Кровеносная система формируется не только в теле зародыша, но и в его оболочках. По кровеносным сосудам, расположенным в оболочке, одевающей желток, кровь приносит зародышу из желтка питательные вещества. Воздух, необходимый для дыхания зародыша, поступает через поры скорлупы яйца. Газообмен совершается в капиллярах кровеносных сосудов зародышевой оболочки, прилегающей к скорлупе.

На ранних стадиях развития зародыш непохож на взрослую птицу: голова его очень большая, в области среднего мозга заметна выпуклость, клюв намечен крошечным бугорком, рот расположен поперек переднего края головы. На шее хорошо выражено несколько пар жаберных щелей. Передние конечности по форме не отличаются от задних. Хвост длинный. Все эти особенности зародыша птиц мы можем увидеть и у зародышей ящериц, крокодилов и черепах. Это сходство указывает на родство между птицами и пресмыкающимися.

Присутствие жаберных щелей у зародышей птиц, пресмыкающихся, а также, как увидим дальше, у млекопитающих позволяет предполагать, что древние предки всех позвоночных животных были рыбообразными животными. При дальнейшем развитии зародыш с каждым днем становится все больше похожим на птицу: у него появляются зачатки пуха, потом увеличиваются размеры клюва, а рост хвоста резко замедляется.

За два дня до вылупления птенец прорывает клювом внутреннюю оболочку воздушной камеры и впервые начинает дышать легкими. В этот период в яйце бывает слышен писк птенца. Затем он пробивает роговым бугорком своего клюва (яйцевым зубом) отверстие в скорлупе и через некоторое время выходит наружу.

1. Моногамия, при которой животные образуют более или менее стойкие супружеские пары.
2. Полигамия, при которой один самец спаривается с несколькими, иногда с несколькими десятками самок.

3. Полиандрия, при которой одна самка спаривается с несколькими самцами.

Моногамия. Чаще всего моногамия встречается у птенцовых птиц, чьи птенцы рождаются голыми и слепыми, с несовершенной терморегуляцией и поэтому первое время нуждаются в

постоянном обогреве и практически непрерывном кормлении. Выжить такие птенцы, особенно в суровых климатических условиях, могут только тогда, когда один из родителей согревает их своим телом, а другой доставляет пищу. Таким образом, эволюция моногамии основана на выгодае заботы о потомстве со стороны обоих родителей. Встречается моногамия и среди выводковых птиц, то есть среди таких, у которых птенцы выходят из яиц зрячими, покрытыми густым пухом и способными почти сразу же следовать за родителями, постепенно обучаясь добывать пищу. Таковы, например, гуси, лебеди или куропатки. Несмотря на то, что пары некоторых видов птиц сохраняются в течение нескольких лет, совместную жизнь они ведут только в период гнездования. После распада выводков птицы практически перестают узнавать друг друга. Восстановление пары происходит только на следующий сезон размножения. Это связано с тем, что птицы имеют обыкновение из года в год возвращаться на место прежнего гнездования. Устойчивые пары, сохраняющиеся вне сезона размножения, известны у очень малого числа видов птиц, например, у некоторых видов гусей и врановых.

Как показывает статистика, склонность к моногамии преобладает примерно в 150 семействах птиц и отсутствует или выражена в слабой степени только у представителей 20 семейств. Причина столь резких различий между этими классами заключается в том, что мамаша-одиночка вынуждена одновременно обогревать яйца и добывать пропитание, что зачастую оказывается задачей невыполнимой.

Полигамия . "Полигамия является наиболее распространенной формой половых отношений у животных. Различают полигамию общую, самочную и самцовую. Под общей принято понимать склонность самцов и самок вступать во время периода размножения в бессистемные копуляции, которые повышают вероятность удачного оплодотворения. Самочная полигамия встречается относительно редко, она состоит в том, что самцы предпочитают одну самку, а самка стремится спариваться со многими самцами. Эта форма полигамии встречается у креветок, самки которых вынуждены спариваться с доминантными самцами с маленькими сперматофорами. После копуляции они спариваются повторно с молодыми самцами, имеющими сперматофоры больших размеров. Отмечена способность к самочной полигамии у жука-чернотелки. У коралловых рыб найдена полная полигамия с доминированием самочной полигамии. Исследование нерестового поведения меченых самок (*Amblyglyphidodon leucogaster*) показало, что 84% самок откладывают икру с одним самцом. Однако некоторые самки (16%) нерестятся одновременно с 2-3 самцами. При этом большинство самок нерестятся каждый день и за нерестовый сезон меняют от 3 до 15 самцов." Самочья полигамия не так уж редко наблюдается и у млекопитающих. Это явление характерно для летучих мышей, некоторых видов обезьян, копытных и др. У птиц довольно широкое распространение имеет похожее явление, получившее название полиандрии.

При самцовой полигамии один самец за период размножения оплодотворяет несколько самок. Явление, названное С.А. Савельевым общей полигамией, обычно принято обозначать термином промискуитет. Характер брачных отношений у животных, принадлежащих к полигамам и моногамам, имеет существенные отличия. Число полигамных видов у всех групп животных значительно выше, чем представителей других биологических групп.

Самцы основной массы полигамных видов млекопитающих после спаривания недерживают самок возле себя; таким образом, у них не образуются постоянные пары или существование их ограничивается немногими днями. В некоторых случаях оплодотворенная самка, начиная строить семейное гнездо или расширять нору, где она принесет детенышей, сама настойчиво и решительно отгоняет самца. Он ищет другое пристанище, используя следы, и обычно находит другую неоплодотворенную самку. Во многих случаях это не может помешать ему через некоторое время вернуться к первой самке, успевшей выкормить детенышей и готовой к новому спариванию

Полиандрия . Как уже отмечалось, при полиандрии, также как при самочьей полигамии одна самка спаривается с несколькими самцами. Однако при полигамии самка рожает детенышей или насиживает яйца от разных отцов, а при полиандрии, характерной для птиц, самка откладывает яйца в несколько гнезд, построенных разными самцами. Высиживание яиц и

дальнейшая забота о птенцах производится самцами. У видов, обладающих полиандрией, роли самок и самцов изначально перемещены. Самки этих видов имеют более яркую окраску и другие вторичные половые признаки, обычно характерные для самцов. Половое поведение подобных самок также с самого начала в корне отличается от обычных. Они устраивают брачные турниры за обладание самцами, занимают и охраняют гнездовые участки и т.д. Так, самки тропических птиц-якан, отвоевывают от посягательств других самок того же вида, и удерживают за собой площадь, на которой располагаются гнездовые участки 2-4 самцов. Каждый из этих самцов строит свое собственное гнездо, в которое откладывает яйца самка. Если какая-нибудь из кладок погибает, хозяйка территории откладывает в пострадавшее гнездо новую порцию яиц. Полиандрия описана и у некоторых видов куликов, обитающих на территории России, например куликов-плаунчиков. Их повадки во многом сходны с повадками яканы, однако самки не занимаются ни охраной территории, ни гнезд насиживающих яйца самцов. Самки этих куликов выбирают себе самцов и соблазняют их с помощью брачного танца. После спаривания самец, под защитой активно охраняющей его самки, приступает к строительству весьма простого гнезда. После откладки яиц самка отправляется на поиски нового самца. После выполнения своей миссии продолжения рода, самки плавунчиков собираются в стаи и кочуют по тундре в поисках мест кормежки. Реверсия половых ролей у плавунчиков сопровождается и соответствующими физиологическими изменениями. Так, у самок отмечается повышенное содержание мужского полового гормона - тестостерона, способствующего возникновению у них соответствующего поведения. У самцов же в крови накапливается гормон пролактин, способствующий насиживанию яиц и дальнейшему "материнскому" поведению.

1.7. Лекция № 7 (2 часа)

Тема: «Водно-солевой обмен»

1.7.1. Вопросы лекции:

1. Органы выделения птиц и водно-солевой обмен у птиц
2. Солевые железы птиц

1.7.2. Краткое содержание вопросов.

1. Органы выделения птиц и водно-солевой обмен у птиц

Выделение продуктов распада и регуляция водного обмена осуществляются преимущественно почками. Крупные (до 1-2% от массы тела) метанефрические почки, лежат в углублениях тазового пояса. От каждой почки отходит мочеточник, открывающийся в клоаку. Мочевого пузыря у птиц нет.

У птиц, как и у большинства пресмыкающихся, в качестве выделяемого из организма конечного продукта белкового обмена образуется не мочевина, а мочевая кислота, легко выпадающая из раствора кристалликами, образующими белую кашицеобразную массу. Такая консистенция выделяемой мочи, видимо, обусловила редукцию мочевого пузыря у птиц. Размеры почечных клубочков в почках птиц относительно невелики, что снижает интенсивность фильтрации и уменьшает потери воды. Основная масса мочевой кислоты попадает в просвет почечных канальцев не столько путем фильтрации из клубочков, сколько путем секреции специальными железистыми клетками стенок почечных канальцев, оплетенных капиллярами воротной системы почек. Одновременно почечные канальцы (нефроны) выполняют и осморегуляторную функцию.

В нефронах птиц появляется отсутствующий у амниот и у пресмыкающихся U-образноизогнутый средний отдел - петля Генле, густо оплетенная капиллярами и функционирующая как своеобразная -умножительная противоточная система-, использующая осмотический градиент - разное содержание солей в тканях почки и в просвете почечных канальцев. Проницаемость стенок петли Генле создает возможность пассивной реабсорбции воды из первичной мочи в зонах повышенной солености, а ионы натрия активно реабсорбируются в восходящей части петли и в концевой части канальцев. Этот механизм

обеспечивает образование концентрированной мочи. Дополнительно всасывание воды проходит в клоаке. Все это позволяет удалять из организма продукты распада при минимальной потере воды.

2. Солевые железы птиц

У большинства птиц есть носовые железы, расположенные на лобных костях над орбитой. Особенно сильно они развиты у морских птиц (трубоносые, веслоногие и др.) и у некоторых пустынных птиц, которые вынуждены пить соленую воду. В секрете носовых желез, капельками стекающем через ноздри наружу, концентрация поваренной соли в 4-5 раз выше, чем в крови, и примерно вдвое выше, чем в морской воде. Выделение столь концентрированного раствора позволяет птицам пить воду соленых водоемов. Избыток других солей выделяется через почки с мочой.

2. МЕТОДИЧЕСКИЕ МАТЕРИАЛЫ ПО ВЫПОЛНЕНИЮ ЛАБОРАТОРНЫХ РАБОТ (не предусмотрено РУП)

3. МЕТОДИЧЕСКИЕ МАТЕРИАЛЫ ПО ПРОВЕДЕНИЮ ПРАКТИЧЕСКИХ ЗАНЯТИЙ

Практическое занятие № 1

Тема: «Опорно-мускульная система и оперение птиц»

2.1.1 Цель работы: изучить особенности организации скелета и покровов тела птиц

2.1.2 Перечень приборов, материалов, используемых в лабораторной работе: скелет голубя, тематические плакаты

2.1.3 Описание (ход) работы:

1. Скелет птиц.

2. Особенности мускулатуры птиц.

3. Оперение птиц.

Практическое занятие № 2

Тема: «Пищеварительная дыхательная, кровеносная, выделительная, нервная, половая системы птиц. Обмен веществ.»

2.2.1 Цель работы: изучить особенности внутреннего строения птиц

2.2.2 Перечень приборов, материалов, используемых в лабораторной работе: тематические плакаты

2.2.3 Описание (ход) работы:

1. Особенности пищеварительная дыхательная, кровеносная, выделительная, нервная, половая системы птиц.

2. Особенности обмена веществ птиц: высокий уровень метаболизма, газообмена, температуры тела и т.д.

Практическое занятие № 3

Тема: «Особенности движения птиц»

2.4.1 Цель работы: изучить особенности передвижения птиц

2.4.2 Перечень приборов, материалов, используемых в лабораторной работе: мультимедийное оборудование (проектор, компьютер, экран).

2.4.3 Описание (ход) работы:

1. Пневматичность конечностей птиц. Строение костей

2. Плавание и ныряние.

3. Полет, бег, ходьба.

Практическое занятие № 4

Тема: «Итоговое занятие»

2.3.1 Цель работы: контроль знаний по пройденным темам

2.3.2 Описание (ход) работы:

Контрольные вопросы:

1. Строение покровов тела птицы. Кожа. Перо как производное эпидермиса. Птерилии и аптерии

2. Скелет птиц. Череп. Конечности и пояса конечностей. Позвоночник, грудина.

3. Мускулатура.

4. Нервная система. Строение головного мозга. Органы чувств

5. Органы пищеварения.

6. Органы дыхания.

7. Кровеносная система.

8. Органы выделения.

9. Органы размножения

Практическое занятие № 5

Тема: «Питание и энергетика птиц»

2.5.1 Цель работы: изучить особенности питания и особенности энергетического обмена птиц

2.5.2 Перечень приборов, материалов, используемых в лабораторной работе: мультимедийное оборудование (проектор, компьютер, экран).

2.5.3 Описание (ход) работы:

1. Особенности строения пищеварительной системы
2. Спектр питания у птиц. Классификация птиц по типу питания
3. Пищевая сигнализация у птиц
4. Энергетический баланс организма птиц.

Практическое занятие № 6

Тема: «Дыхание и газообмен птиц»

2.7.1 Цель работы: изучить особенности дыхания птиц

2.7.2 Перечень приборов, материалов, используемых в лабораторной работе: мультимедийное оборудование (проектор, компьютер, экран).

2.7.3 Описание (ход) работы:

1. Особенности дыхания птиц: газообмен в легких и воздушных мешках.
2. Задержка дыхания при нырянии.
3. Дыхание птиц на больших высотах.

Практическое занятие № 7

Терморегуляция птиц

Тема: «Терморегуляция птиц»

2.5.1 Цель работы: изучить особенности терморегуляции птиц

2.5.2 Перечень приборов, материалов, используемых в лабораторной работе: мультимедийное оборудование (проектор, компьютер, экран).

2.5.3 Описание (ход) работы:

1. Терморегуляция, температура тела птиц.
2. Терморегуляция птиц в полете, при плавании и нырянии.
3. Адаптации птиц.

Практическое занятие № 8

Тема: «Итоговое занятие»

2.10.1 Цель работы: контроль знаний студентов по пройденным темам

2.10.2 Описание (ход) работы:

Контрольные вопросы:

1. Класс Птицы. Общая характеристика.
2. Экология птиц.
3. Питание птиц. Особенности энергетического обмена
4. Годовая периодичность жизни птиц. Размножение, линька.

Практическое занятие № 9

Тема: «Водно-солевой обмен. Особенности водно-солевого обмена птиц (лесных, степных, пустынных, морских).»

2.8.1 Цель работы: изучить особенности водно-солевого обмена птиц

2.8.2 Перечень приборов, материалов, используемых в лабораторной работе: мультимедийное оборудование (проектор, компьютер, экран).

2.8.3 Описание (ход) работы:

1. Органы выделения птиц.
2. Специфика водно-солевого обмена.
3. Солевые железы птиц

Практическое занятие № 10

Тема: «Деятельность птиц и охрана птиц» (4 часа)

2.8.1 Цель работы: охарактеризовать биоценотическую роль птиц и методы их охраны

2.8.2 Перечень приборов, материалов, используемых в лабораторной работе: мультимедийное оборудование (проектор, компьютер, экран).

2.8.3 Описание (ход) работы:

1. Роль птиц в экосистемах.
2. Медицинская орнитология.
3. Охрана птиц в Оренбургской области, России.

Практическое занятие № 11

Тема: «Практическое значение птиц. Управление поведением»

2.8.1 Цель работы: охарактеризовать практическое значение птиц

2.8.2 Перечень приборов, материалов, используемых в лабораторной работе: мультимедийное оборудование (проектор, компьютер, экран).

2.8.3 Описание (ход) работы:

1. Значение птиц в сельском хозяйстве.
2. Значение птиц в лесном хозяйстве.
3. Значение птиц в авиации.
4. Управление поведением птиц для нужд научного хозяйства.

4. МЕТОДИЧЕСКИЕ МАТЕРИАЛЫ

ПО ПРОВЕДЕНИЮ СЕМИНАРСКИХ ЗАНЯТИЙ (не предусмотрено РУП)