

Учреждение образования
«Витебский государственный университет им. П.М. Машерова»

ОРНИТОЛОГИЯ

для специальности: 1-31 01 01 «Биология»

Учебно-методическое объединение вузов Республики Беларусь
по естественнонаучному образованию

Учреждение образования
«Витебский государственный университет им. П.М. Машерова»

УТВЕРЖДАЮ

Ректор УО «ВГУ им. П.М. Машерова»

_____ А.В. Русецкий

« _____ » _____ 2008 г.

Регистрационный № УД-_____/уч.

ОРНИТОЛОГИЯ

**Базовая учебная программа для специальности:
1-31 01 01 «Биология»**

Срок действия учебной программы – до 2012 г.

СОГЛАСОВАНО

Председатель УМО вузов Республики
Беларусь по естественнонаучному
образованию

_____ В.В. Самохвал

« _____ » _____ 2008 г.

2008 г.

СОСТАВИТЕЛЬ:

С.А. Дорофеев, кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии

РЕЦЕНЗЕНТЫ:

Н.И. Олехнович, кандидат ветеринарных наук, доцент кафедры зоологии УО «Витебская ордена «Знак почета» академия ветеринарной медицины»

З.С. Гаврильчик, кандидат биологических наук, доцент кафедры географии УО «ВГУ им. П.М. Машерова»

РЕКОМЕНДОВАНА К УТВЕРЖДЕНИЮ:

Кафедрой зоологии УО «ВГУ им. П.М. Машерова»

(протокол № ____ от _____);

Научно-методическим советом УО «ВГУ им. П.М. Машерова»

(протокол № ____ от _____);

Научно-методическим советом по _____

(название научно-методического совета)

Учебно-методического объединения _____ естественного образования _____

(название учебно-методического объединения)

(протокол № ____ от _____)

Ответственный за выпуск: А.А. Лешко

ПОЯСНИТЕЛЬНАЯ ЗАПИСКА

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, граничащие 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. Во многом интерес эволюционистов к птицам как своеобразной модели определяется обособленным их положением 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 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 биоценологическими отношениями. Значительная часть пограничных областей орнитологии занята прикладными направлениями – медицинская, авиационная, охотопромысловая орнитология. 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: пополняют общие знания о птицах, решают на орнитологическом материале общебиологические и эволюционные проблемы и обеспечивают использование птиц в практических целях.

Изучение курса «Орнитология» осуществляется на протяжении VI семестра в объеме 40 аудиторных часов (22 часа – лекций и 18 часов – лабораторных занятий).

ТЕМАТИЧЕСКИЙ ПЛАН

№ п/п	Темы занятий	лекции	лаборат.
1.	Орнитология как наука о птицах. Основные этапы развития орнитологии.	2	
2.	Общая характеристика птиц, их географическое распространение, численности и ее динамика.	2	2
3.	Особенности движения, водно-солевого обмена, дыхания и терморегуляции у птиц.	2	2
4.	Экологические аспекты поведения птиц.	2	2
5.	Сигнализация и общение у птиц.	2	2
6.	Анализаторные системы птиц и ориентация в пространстве.	2	2
7.	Суточные и сезонные ритмы птиц.	2	2
8.	Размножение и развитие. Линька у птиц.	2	2
9.	Миграции птиц как адаптивное явление. Методы изучения миграций птиц.	2	2
10.	Практическое значение и управление поведением птиц.	2	2
11.	Особенности орнитофауны Беларуси. Охрана редких и исчезающих видов. Международное сотрудничество в области изучения и охраны птиц.	2	
ИТОГО:		22	18

ВВЕДЕНИЕ

Орнитология – наука о птицах. Основные этапы развития орнитологии. Орнитология в СНГ и Беларуси.

Раздел № 1

Характеристика класса птиц

Общая характеристика птиц. Система и эволюция класса. Происхождение птиц. Адаптивная радиация в классе птиц. Географическое распространение и численность птиц.

Раздел № 2

Эколого–физиологические особенности

Особенности движения. Питание и энергетика. Водно-солевой обмен. Дыхание и газообмен. Терморегуляция. Экологические аспекты поведения. Сигнализация и общение. Анализаторные системы и ориентация в пространстве.

Раздел № 3

Периодические явления в жизни птиц

Суточные и сезонные ритмы. Суточные ритмы физиологических функций и общей активности. Закономерности протекания сезонных циклов. Регуляция размножения. Физиология и регуляция линьки. Миграции птиц как адаптивное явление. Методы изучения миграций. Характеристики и общая картина миграций.

Раздел № 4

Прикладная орнитология

Практическое значение птиц. Птицы и авиация. Птицы и медицина. Птицы и охотничье хозяйство. Птицы и сельское хозяйство. Управление поведением птиц. Деятельность человека и охрана птиц. Охрана редких и исчезающих видов. Охрана местообитаний. Международное сотрудничество в области охраны птиц.

ЛИТЕРАТУРА

1. Ильичев В.Д., Карташев Н.Н., Шилов И.А. Общая орнитология. М., Высшая школа., 1982.
2. Карташев Н.Н. Систематика птиц., М., Высшая школа., 1972.
3. Никифоров М.Е., Яминский Б.В., Шкляров Л.П. Птицы Белоруссии. М., Высшая школа., 1989.
4. Питерсон С. Птицы. М., Мир., 1973
5. Фауна мира. Птицы. Под. ред. Ильичева В.Д. Справочник. М., Агропромиздат., 1991
6. Федюшин А.В., Долбик М.С. Птицы Белоруссии. М., Наука и техника., 1967
7. Чельцов-Бебутов А.М. Экология птиц. М., Изд-во МГУ., 1980.
8. Никифоров М.Е., Козулин А.В., Гричик В.В., Тишечкин А.К. Птицы Беларуси на рубеже XXI века. Минск., 1997
9. Птушкі Еўропы. Пад. рэд. Нікіфарова Н.Е. Навуковае выдавецтва ПВН. Варшава, 2000

Учреждение образования «Витебский государственный университет
им.П.М.Машерова»
(название высшего учебного заведения)

УТВЕРЖДАЮ

Ректор УО «ВГУ им. П.М. Машерова»

_____ А.В. Русецкий

« ____ » _____ 200 ____ г.

Регистрационный № УД-_____/р.

ОРНИТОЛОГИЯ

(название дисциплины)

УЧЕБНАЯ ПРОГРАММА ДЛЯ СПЕЦИАЛЬНОСТИ:

1-31 01 01

(код специальности)

Биология

(наименование специальности)

Факультет биологический

Кафедра зоологии

Курс (курсы) 3

Семестр (семестры) 6

Лекции 22

(количество часов)

Экзамен _____

(семестр)

Практические (семинарские)

занятия _____

(количество часов)

Зачет 6

(семестр)

Лабораторные

занятия 18

(количество часов)

Курсовой проект (работа) _____

(семестр)

Всего аудиторных

часов по дисциплине 40

(количество часов)

Всего часов

по дисциплине _____

Форма получения

высшего образования _____

(количество часов)

2008 г.

Учебная программа составлена на основе учебной программы “Орнитология” для
(название типовой учебной
специальности 1-31 01 01 , утверждена 25.04.2008 Рег.№ УД-20-004/уч.
программы (учебной программы), дата утверждения, регистрационный номер)

Рассмотрена и рекомендована к утверждению на заседании кафедры

зоологии
(название кафедры)

06.12.2007 Протокол № 5
(дата, номер протокола)

Заведующий кафедрой

(подпись) А.А.Лешко .
(И.О.Фамилия)

Одобрена и рекомендована к утверждению Научно-методическим советом
Учреждения Образования “Витебский государственный университет имени
П.М. Машерова”

(дата, номер протокола)

Председатель

(подпись) _____
(И.О.Фамилия)

1. Пояснительная записка

1.1. Цель преподавания дисциплины

сформировать у студентов стройную систему научных знаний о морфо-функциональной организации птиц, путях их эволюции, закономерностях индивидуального и исторического развития, разнообразий и классификаций, приспособлениях к среде обитания, роли в природных экосистемах и в экономике современного общества

1.2. Задачи изучения дисциплины

- изучение морфо-функциональной организации птиц, ее прогрессивных преобразований в процессе эволюции, сравнительно-анатомических различий отрядов;
- овладение простейшими методами исследования птиц, умениями и навыками их вскрытия и препаровки;
- ознакомление с основными эколого-фаунистическими комплексами птиц, многообразием видов, их экологическими связями и ролью в биоценозах

1.3. Перечень дисциплин с указанием разделов (тем), усвоение которых студентами необходимо для изучения дисциплины

[illegible]

2. Содержание учебного материала

2.1. Наименование тем, их содержание, объем в часах лекционных занятий

№ п/п	Наименование тем	Содержание	Объем в часах
1	2	3	4
1	Введение	1. Орнитология как наука о птицах. 2. Основные этапы развития орнитологии.	2
2	Общая характеристика птиц.	1. Система и эволюция класса птиц. 2. Адаптивная радиация в классе птиц. 3. Географическое распространение, численность птиц и ее динамика	2
3	Особенности движения, водно-солевого обмена, дыхания и терморегуляции у птиц.	1. Питание и энергетика. 2. Общие принципы строения и функции почек, регуляция солевого обмена. 3. Принципы строения и функции дыхательной системы. 4. Физическая и химическая терморегуляция. Терморегуляция в полете.	2
4	Экологические аспекты поведения птиц	1. Особенности строения мозга и зачатки рассудочной деятельности. 2. Обучаемость в поведении. 3. Экологические формы поведения.	2
5	Сигнализация и общение у птиц	1. Компоненты общения и методы их изучения. 2. Популяционное и биоценотическое общение. 3. Маркировочно-опознавательные и дивергентные функции общения.	2

6	Анализаторные системы птиц и ориентация в пространстве	1. Компоненты и этапы ориентации: основные гипотезы и концепции. 2. Анализаторы и ориентация. 3. Методы изучения ориентации.	2
7	Суточные и сезонные ритмы птиц	1. Суточные ритмы физиологических функций и общей активности. 2. Общие закономерности протекания сезонных циклов.	2
8	Размножение и развитие. Линька у птиц.	1. Периодичность размножения и определяющие ее факторы. 2. Онтогенез линьки. 3. Сезонные, брачные и возрастные линьки.	2
9	Миграции птиц.	1. Миграции птиц как адаптивное явление. 2. Характеристика и общая картина миграций. 3. Методы изучения миграций.	2
10	Практическое значение и управление поведением птиц	1. Птицы и авиация. 2. Птицы и медицина. 3. Птицы и охотничье хозяйство. 4. Птицы и сельское хозяйство. 5. Деятельность человека и охрана птиц.	2
11	Особенности орнитофауны Беларуси. Охрана редких и исчезающих видов.	1. Зоогеографическая характеристика орнитофауны Беларуси. 2. Птицы в Красной книге Беларуси. 3. Международное сотрудничество в области изучения и охраны птиц.	2

2.2. Практические и семинарские занятия, их содержание и объем в часах

[illegible]

2.3. Лабораторные занятия, их наименование и объем в часах

№ п/п	Наименование	Содержание	Объем в часах
1	2	3	4
1	Лабораторная работа № 1	Общая характеристика птиц, их географическое распространение, численность и ее динамика.	2
2	Лабораторная работа № 2	Особенности движения, водно-солевого обмена, дыхания и терморегуляции у птиц.	2
3	Лабораторная работа № 3	Экологические аспекты поведения птиц	2
4	Лабораторная работа № 4	Сигнализация и общение у птиц	2
5	Лабораторная работа № 5	Анализаторные системы птиц и ориентация в пространстве	2
6	Лабораторная работа № 6	Суточные и сезонные ритмы птиц	2
7	Лабораторная работа № 7	Размножение и развитие. Линька у птиц.	2
8	Лабораторная работа № 8	Миграции птиц как адаптивное явление. Методы изучения миграций птиц.	2
9	Лабораторная работа № 9	Практическое значение и управление поведением птиц	2

2.4. Курсовая работа, ее характеристика

3. Учебно-методическая карта дисциплины

Номер раздела, темы, занятия	Название раздела, темы, занятия; перечень изучаемых вопросов	Количество аудиторных часов				Материальное обеспечение занятия (наглядные, методические пособия и др.)	Литература	Формы контроля знаний
		лекции	практические (семинарские) занятия	лабораторные занятия	управляемая самостоятельная работа студента			
1	2	3	4	5	6	7	8	9
	ОРНИТОЛОГИЯ	22		18	2			
1	Введение	2				Таблицы	[1,2,4]	
2	Общая характеристика птиц.	2		2		Влажные препараты	[1,4,5]	Сдача темы
3	Особенности движения, водно-солевого обмена, дыхания и терморегуляции у птиц.	2		2		Коллекции скелетов, таблица	[1,7]	Сдача темы
4	Экологические аспекты поведения птиц	2		2			[1,7,9]	Сдача темы
5	Сигнализация и общение у птиц	2		2		Мультимедиапрезентации	[1,4]	Сдача темы

						тация (записи голосов птиц)		
6	Анализаторные системы птиц и ориентация в пространстве	2		2		Таблицы, муляжи	[1,7]	Сдача темы
7	Суточные и сезонные ритмы птиц	2		2			[1,7]	Сдача темы
8	Размножение и развитие. Линька у птиц	2		2			[1,8,9]	Сдача темы
9	Миграции птиц.	2		2		Карты перелетов, кольца	[1,3]	Сдача темы
10	Практическое значение и управление поведением птиц	2		2		Тушки, чучела	[1]	Сдача темы
11	Особенности орнитофауны Беларуси.	2			2	Тушки,	[3,6,8,	Рефер

	Охрана редких и исчезающих видов.					чучела	9]	ат
--	-----------------------------------	--	--	--	--	--------	----	----

Репозиторий ВГУ

4. Информационная (информационно-методическая) часть

4.1. Основная и дополнительная литература

№п/п	Перечень литературы	Год издания
1	2	3
Основная		
1	Ильичев В.Д., Карташев Н.Н., Шилов И.А. Общая орнитология. М., Высшая школа	1982
2	Карташев Н.Н. Систематика птиц., М., Высшая школа	1972
3	Никифоров М.Е., Яминский Б.В., Шкляров Л.П. Птицы Белоруссии. М., Высшая школа	1989
4	Питерсон С. Птицы. М., Мир	1973
5	Фауна мира. Птицы. Под. ред. Ильичева В.Д. Справочник. М., Агропромиздат	1991
Дополнительная		
6	Федюшин А.В., Долбик М.С. Птицы Белоруссии. М., Наука и техника	1967
7	Чельцов-Бебутов А.М. Экология птиц. М., Изд-во МГУ	1980
8	Никифоров М.Е., Козулин А.В., Гричик В.В., Тишечкин А.К. Птицы Беларуси на рубеже XXI века. Минск	1997
9	Птушкі Еўропы. Пад. рэд. Нікіфарава Н.Е. Навуковае выдавецтва ПВН. Варшава	2000

4.2 а). Перечень наглядных и других пособий, методических указаний по проведению конкретных видов учебных занятий, а также методических материалов к используемым в учебном процессе техническим средствам

№№ п/п	Перечень пособий
1	2
1	Влажные препараты, муляжи, натуральные объекты для вскрытия
2	Наборы таблиц и цветных рисунков
3	Коллекции скелетов птиц и их отдельных частей
4	Тушки и фиксированные объекты для определения на занятиях
5	Чучела в экспозиции биологического музея
6	Мультимедиапрезентации по отдельным темам

б) Методические материалы, раскрывающие методику использования ЭВМ в учебном процессе

**ПРОТОКОЛ СОГЛАСОВАНИЯ УЧЕБНОЙ ПРОГРАММЫ ПО ИЗУЧАЕМОЙ УЧЕБНОЙ ДИСЦИПЛИНЕ
С ДРУГИМИ СПЕЦИАЛЬНОСТЯМИ**

Название дисциплины, с которой требуется согласование	Название кафедры	Предложения об изменениях в содержании учебной программы по изучаемой учебной дисциплине	Решение, принятое кафедрой, разработавшей учебную программу (с указанием даты и номера протокола)
1	2	3	4
Анатомия и физиология животных Биохимия Экология	Анатомии, физиологии и валеологии Химии Экологии и охраны природы		

**ДОПОЛНЕНИЯ И ИЗМЕНЕНИЯ К УЧЕБНОЙ ПРОГРАММЕ
ПО ИЗУЧАЕМОЙ УЧЕБНОЙ ДИСЦИПЛИНЕ**

на ____ / ____ учебный год

№ п/п	Дополнения и изменения	Основание

Учебная программа пересмотрена и одобрена на заседании кафедры
(протокол № ____ от _____ 200_ г.)

Заведующий кафедрой

(степень, звание) (подпись) (И.О.Фамилия)

УТВЕРЖДАЮ
Декан факультета

(степень, звание) (подпись) (И.О.Фамилия)

**Курс лекций по дисциплине специализации «Орнитология»
для специальности 01-31 01 01 «Биология»**

Лекция 1.

**Орнитология как наука о птицах.
Основные этапы развития орнитологии.**

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 обособленным 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 биоценологическими 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.

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 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 десяти томной «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.

Систематико-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 рас-

пространения 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 общеэкологических 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 систематике 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 экологических и этологических 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. Кювье (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. Менз-бира, позднее Г. П. Дементьева. Развитие систематики открыло широкие возможности для изучения региональных фаун. Начало фаунистическим исследованиям было положено в XVIII в., однако их расцвет приходится на XIX в., когда для большинства континентов были завершены крупные фаунистические сводки. Европа в те годы была наиболее изученным континентом — в 1827 г. было опубликовано руководство Х. Л. Брема (1786—

1864), несколько позднее, в 1839 г. «Каталог европейских птиц» Деглана (1811—1856), а в 1871—1896 гг.— подробная сводка в 8 томах Г. Дрессера (1837—1915) «История птиц Европы». Наряду с этим публиковалось большое число работ, касающихся отдельных европейских стран, авторами которых были многие крупные орнитологи.

По фауне Северной Америки первое крупное руководство выполнил Д. Одюбон в 1827—1839 гг., Южной Америки — д'Асэр в 1802—1805 гг., Африки — Ж. Левайлен в 1799—1808 гг., Австралии — Д. Гульд в 1840—1847 гг., Новой Зеландии — Д. Грэй в 1843 г. В 1844—1862 гг. была опубликована первая крупная монография по птицам Индии, написанная Д. Джердоном (1811—1872); в 1877 г.— первая сводка по птицам Китая, написанная А. Дэвидом (1826—1900). Первой крупной сводкой для северной части Азии была монография П. С. Палласа (1811).

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 следований. 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. Нэринг, В. Пайкрафт), фауны высокогорья Азии и Европы (П. П. Сушкин, Э. Штреземанн), арктической фауны (А. Я. Тугаринов), фауны палеарктической тайги (Б. 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 это-логических 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. Тин-берген изучал сложное поведение колониальных птиц на примере чаек.

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 кольцуют 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 кольцуют 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.

Огромный фактический материал, непрерывно поступающий в результате этологических и экологических исследований начала XX в., в 1927—1934 гг. обобщил З. Штреземани в капитальном труде «Птицы». Вместе с руководством Г. П. Дементьева «Птицы» (1940) это последние сводки, охватывающие все знания о птицах.

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 общеэкологических 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 аэродромов 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. Орнитология доминировала на I Международном биоакустическом конгрессе 1956 г. (США, Итака). В 1972 г. появляется первая сводка по биоакустике птиц В. Д. Ильичева. Быстро пополняются фонотеки, в том числе крупнейшая из них — Корнельского университета (США), в СССР — в Московском и Ленинградском университетах, Пушино-на-Оке (Б. Н. Вепринцев).

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 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 (Шюц, 1954; Кумари, 1975; Дорст, 1956), миграционному состоянию (Дольник, 1975).

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 таинственного «органа ориентации» и ориентира и сходятся в мнении о сложности системы ориентации, основанной на использовании нескольких ориентиров и органов чувств. Возникают новые гипотезы (гипотеза карты-компас и др.), предусматривающие взаимодействие многих механизмов.

Экологическая морфология и экологическая физиология оказали существенное влияние на развитие филогенетических и систематических исследований. На помощь орнитологу, выясняющему родственные отношения групп и видов, приходят методы кариосистематики, серологии, иммунологии, биохимии, биоакустики, этологии; возникает и развивается нумерическая систематика. В этих условиях становится особенно важной оценка методов, разработка основных подходов и стратегии филогенетических исследований, произведенная К. А. Юдиным (1974).

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 (Якоби, 1974; Блэкпул, 1976). 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 природоохранный 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 (В. Е. Флинт). Интенсивно изучаются биология и распространение редких видов (И. А. Нейфельдт, Ю. Б. Пукинский).

Развитие прикладных областей орнитологии наложило отпечаток на эколого-фаунистические сводки. Под редакцией Блэцгейма и Бауэра с 1966 г. издается

«Руководство по птицам Средней Европы», под редакцией С. Крампа — многотомное издание «Птицы Западной Палеарктики». Большое внимание в этих сводках уделяется численности и распространению птиц, их экологии, поведению, миграциям, вопросам охраны.

По общей орнитологии выпущена новейшая 4-томная сводка в 1971—1975 гг. под редакцией Д. Фарнера и Д. Кинга, подготовленная коллективом специалистов в различных областях орнитологии.

Лекция 2.

Система, эволюция и адаптивная радиация в классе птиц.

Птицы — это покрытые перьями гомойотермные амниоты, передние конечности которых превратились в крылья. По многим морфологическим признакам они сходны с пресмыкающимися. Это сходство выражено в наличии роговых чешуи хотя бы на пальцах задних конечностей и в роговом покрове клюва, в почти полном отсутствии кожных желез. Череп диапсидного типа, но с редуцированной верхней дугой; есть лишь один затылочный мыщелок и сходный с пресмыкающимися набор костей. В конечностях образуются интеркарпальное и интер-тарзальное сочленения. Ребра несут крючковидные отростки. Артериальная кровь из сердца идет по правой дуге аорты, а схема периферической кровеносной сети близка к таковой рептилий. Сходно строение мочеполовой системы и характер эмбрионального развития.

Однако благодаря многим, но зачастую небольшим морфологическим преобразованиям, затронувшим практически все системы органов и обеспечившим значительную интенсификацию физиологических процессов, был существенно повышен общий уровень жизнедеятельности и создана возможность полета при сохранении способности передвигаться и по суше, и в кронах деревьев, а у части видов — в воде и по ее поверхности. Стали значительно сложнее и разнообразнее поведение, внутривидовые отношения и связи с окружающей средой.

Специфические черты организации птиц, отличающие их от пресмыкающихся, многообразны. Тело покрыто перьями, выполняющими теплоизоляционную функцию и обеспечивающими обтекаемость тела; перья образуют несущие плоскости в полете (крылья, хвост). Превращение передних конечностей в крылья сопровождалось перестройкой скелета и мускулатуры конечностей и плечевого пояса. Одновременные преобразования скелета и мускулатуры задних конечностей и тазового пояса обеспечили возможность двуногого хождения по твердому субстрату и плавания. Пневматизация костей увеличила их прочность. Гетероцельный тип позвонков резко увеличил подвижность шеи и головы. Интенсификация зрения и слуха, прогрессивное развитие головного мозга расширили возможности ориентировки в пространстве, улучшили координацию сложных движений, обеспечили усложнение поведения, в том числе и резкого возрастания роли индивидуального опыта, приводящего к выработке сложных условных рефлексов. Формирование способного к сложным

движениям клюва, несмотря на редукцию зубов, способствовало разнообразной пищевой специализации и расширило спектр используемых кормов, а перестройки в пищеварительной трубке (обособление мускульного желудка, удлинение кишечника) улучшили усвоение пищи. Образование связанной с легкими системы воздушных мешков интенсифицировало дыхание. Полное разделение большого и малого кругов кровообращения способствовало лучшему снабжению тканей кислородом и питательными веществами и удалению углекислоты и продуктов распада.

Интенсификация дыхания, кровообращения и пищеварения обеспечили возрастание уровня обмена веществ, что вместе с появлением теплоизолирующего покрова привело к становлению гомойотермии: повысилась устойчивость птиц к колебаниям температуры внешней среды и расширились их возможности к расселению. Насиживание яиц и выкармливание птенцов родителями сократило продолжительность ранних этапов онтогенеза и снизило эмбриональную и постэмбриональную смертность.

Гомойотермия, высокая подвижность, сложное и разнообразное поведение — все это позволило птицам широко расселиться по земному шару и заселить практически все наземные местообитания. Часть видов успешно освоила и наземно-водный образ жизни. Однако глубокая специализация к полету привела к ограничению адаптивной радиации класса птиц. Среди них нет видов с подземным и чисто водным образом жизни. Относительно невелики различия в размерах. Отсутствие такой узкой специализации позволило млекопитающим освоить все типы местообитаний, занимаемых птицами (они не всегда могут заселять мелкие океанические острова), и помимо этого заселять почву (подземные виды) и воду; чисто водные формы (китообразные, сирены) полностью утрачивают связи с сушей.

Палеонтологические материалы по птицам очень скудны. Несомненно, что птицы обособились от архозавров — Archosauria — господствовавшей в мезозойскую эру многочисленной и разнообразной группы диапсидных пресмыкающихся. Непосредственных предков птиц нужно искать не среди летающих ящеров, а среди наиболее древней группы архозавров — псевдозухий, или текодонтов (*Pseudosuchia*, ieu *Thecodontia*), которые дали начало и остальным группам архозавров. Псевдозухий по внешнему виду напоминали ящериц и вели наземный образ жизни. У части видов задние конечности были несколько длиннее передних, и при быстром беге животные, вероятно, опирались о землю только задними конечностями. В некоторых особенностях скелета псевдозухий можно усмотреть черты сходства с птицами (детали строения черепа, таза, задних конечностей).

Промежуточные формы между псевдозухиями и птицами, которые показывали бы последовательные стадии развития оперения и преобразования скелета, пока не обнаружены. Предполагают, что некоторые псевдозухий постепенно переходили к древесному образу жизни. Разрастание роговых чешуи по бокам тела и хвоста, по заднему краю конечностей позволяло удлинить прыжки с ветки на ветку. Дальнейшая специализация и отбор привели к формированию скелетно-мышечной структуры и оперения крыла (и соответствующих преобразований в других системах органов), обеспечившего возможность сначала

планирующего, а затем и активного полета. Оперение тела, возможно, развивалось сначала как приспособление к термоизоляции, а уже потом приобрело и добавочную функцию обеспечения обтекаемости тела; оно сформировалось еще до приобретения способности к полету. У некоторых псевдозухий на теле были удлиненные чешуи с продольным гребнем и мелкими поперечными ребрышками. Видимо, из них путем расчленения и образовалось перо.

Обособление птиц от пресмыкающихся, вероятно, произошло уже в конце триаса — начале юры (190—170 млн. лет назад), но ископаемых остатков древнейших птиц этого периода пока не найдено. В сланцевых песчаниках — отложениях мелководного залива юрского моря (возраст около 150 млн. лет) — были найдены отпечатки перьев и пять разной сохранности отпечатков скелета и оперения наиболее древней из известных нам птиц — археоптерикса — *Archaeopteryx Lithographica*, по размерам примерно равного сороке. Его относят к особому подклассу ящерохвостых птиц — *Archaeornithes*, так как в отличие от современных птиц он имел длинный хвост примерно из 20 позвонков; к боковым поверхностям каждого позвонка крепились парные рулевые перья. Хорошо развито оперение крыла, оперено и все тело. Плечо похоже на птичье, пряжка еще не образовалась, а три хорошо развитых, свободных пальца оканчиваются острыми когтями. Ключицы срослись в вилочку, а лопатка саблевидна; грудина, видимо, еще не имела киля. Задняя конечность птичьего типа, но с примитивными чертами (развита малая берцовая кость, не завершено образование цевки). Как и у многих пресмыкающихся, у археоптерикса были брюшные ребра. Череп рептильного типа, но уже с некоторым подобием клюва, с утонченными костями и увеличенными глазницами. На верхней и нижней челюстях в альвеолах сидят зубы. Вероятно, археоптериксы были способны лишь перепархивать с ветки на ветку или планирующим полетом перелетать от дерева к дереву. При перемещениях в кронах они, видимо, использовали хорошо развитые подвижные пальцы крыльев. Несмотря на многие черты сходства с пресмыкающимися, — это, несомненно, птицы. Археоптерикс представляет примитивную, но специализированную боковую ветвь древних птиц. Предками современных птиц, вероятно, были какие-то еще более примитивные ящерохвостые птицы.

Современные и все остальные ныне известные ископаемые птицы относятся к подклассу настоящих, или веерохвостых, птиц *Neornithes*: у них хвостовой отдел позвоночного столба резко укорочен, а последние хвостовые позвонки сливаются в единую косточку — пигостиль, к которой веером прикрепляются рулевые перья. Формируется типичный птичий скелет крыла, на груди образуется киль, завершается образование цевки, исчезают брюшные ребра и т. д. Примитивных веерохвостых птиц юрского периода пока не обнаружено, хотя несомненно, что в этот период они уже существовали. Наиболее древние остатки веерохвостых птиц обнаружены в отложениях мелового периода (возраст примерно 80—90 млн. лет). Их относят к двум надотрядам. Гесперорнисы — *Hesperornis* sp. были крупные, длиной до метра плававшие и нырявшие птицы, по внешнему облику напоминавшие гагар или поганок. Они утратили способность к полету: передние конечности и пояс сильно редуцированы, а грудина без киля. Ихтиорнисы — *Ichthyornis* sp. и другие были размерами с голубя. Скелет крыла у них типично птичий, а на груди хорошо

развит киль; несомненно, они были способны летать. От современных эти меловые птицы отличаются наличием мелких зубов на верхней и нижней челюстях и очень маленьким объемом мозговой полости. Вероятно, это боковые специализированные ветви примитивных веерохвостых птиц. В конце мела — в третичном периоде кайнозойской эры, примерно 70—40 млн. лет назад, идет интенсивная адаптивная радиация веерохвостых птиц и возникает большинство современных отрядов. К сожалению, палеонтологические остатки этого времени малочисленны и не дают представления о характере и темпах эволюции птиц. Резкое увеличение числа видов птиц и формирование современных отрядов по времени совпадает с бурной эволюцией покрытосеменных растений и насекомых: возрастание потенциальных пищевых ресурсов способствовало выработке новых пищевых связей и тем самым обеспечивало интенсивное видообразование птиц.

Система класса и обзор современных групп

Класс птицы — Aves

+ Подкласс I. Ящерохвостые, или древние птицы, — Archaeornithes.

Сюда входит только археоптерикс — ископаемая птица.

Подкласс II. Веерохвостые, или настоящие, птицы — Neornithes

+ Надотряд Зубастые птицы — Odontognathae

Включает ископаемых нелетающих зубастых птиц мелового периода — гесперорнисов и близкие к ним формы.

+ Надотряд Ихтиорнисы — Ichthyornithes

Ископаемые зубастые летающие птицы мелового периода.

Надотряд Плавающие — Impennes

Отряд Пингвинообразные — Sphenisciformes

Надотряд Типичные, или новонебные, птицы — Neognathae

Отряд Африканские страусы — Struthioniformes

Отряд Нандуобразные — Rheiformes

Отряд Казуарообразные — Casuariiformes

+ Отряд Эпюрнисообразные — Aepyornithiformes

Страусоподобные крупные птицы Мадагаскара, полностью вымершие в историческое время

+ Отряд Моаобразные — Dinornithiformes

Крупные (масса до 400 кг) и более мелкие страусоподобные птицы Новой Зеландии, полностью вымершие уже в историческое время.

Отряд Кивиобразные — Apterygiformes

Отряд Тинамуобразные — Tinamiformes

Отряд Гагарообразные — Gaviiformes

Отряд Поганкообразные — Podicipediformes

Отряд Трубноносые, или буреветникообразные, — Procellariiformes

Отряд Пеликанообразные, или веслоногие, — Pelecaniformes

Отряд Листообразные, или голенастые, — Ciconiiformes

Отряд Гусеобразные — Anseriformes

Отряд Соколообразные, или дневные, хищники — Falconiformes

Отряд Курообразные — Galliformes

Отряд Журавлеобразные — Gruiformes

+ Отряд Диатримообразные — Diatrymiformes
Отряд Ржанкообразные — Charadriiformes
Отряд Голубеобразные — Columbiformes
Отряд Попугаеобразные — Psittaciformes
Отряд Кукушкообразные — Cuculiformes
Отряд Совеобразные — Strigiformes
Отряд Козодоеобразные — Caprimulgiformes
Отряд Стрижеобразные — Apodiformes
Отряд Птицы-мыши — Coliiformes
Отряд Трогонообразные — Trogoniformes
Отряд Ракшеобразные — Caraciiformes
Отряд Дятлообразные — Piciformes
Отряд Воробьинообразные — Passeriformes

Птицы — наиболее многочисленный класс наземных позвоночных животных, объединяющий около 8600 ныне живущих видов. На территории СНГ встречается примерно 750 видов из 18 отрядов — около 8,5% видов мировой фауны.

Лекция 3.

Особенности движения, водно-солевого обмена, дыхания у птиц

Из мышц передней конечности в первую очередь заслуживают упоминания две. Подключичная мышца (*musculus subclavius*) прикрепляется на коракоиде, теле и гребне грудины, а ее сухожилие оканчивается на головке плеча; сокращение этой мышцы поднимает крыло. Над ней лежит, прикрепляясь к груди и ее килю, к коракоиду и кора-коидно-ключичной связке, большая грудная мышца (*m. pectoralis major*), опускающая в полете крыло; ее сухожилие прикрепляется тоже к головке плеча. Обе большие грудные мышцы составляют от 10 до 25% от общей массы птицы и превышают массу подключичных мышц в 3—20 раз. Особенно велики эти мышцы у птиц, летающих стремительным, маневренным полетом. Кроме этого, работой крыла в полете управляют еще несколько десятков более мелких мышц, располагающихся на туловище, плече и предплечье.

Движения задних конечностей осуществляют более 30 мышц. Более крупные из них широкими основаниями прикрепляются к костям таза, мелкие мышцы расположены на бедре и голени. Расположенный на задней поверхности голени глубокий сгибатель пальцев (*m. flexor digitorum perforans*) образует сухожилие, проходящее по задней стороне интертарзального сустава и цевки, а затем разделяющееся на четыре ветви и заканчивающееся на нижней поверхности концевых фаланг пальцев. Поверхность концевых сухожилий и дно широких, соединительнотканых влагалищ, по которым они двигаются, имеют поперечную ребристость. Когда птица садится на ветку и сжимает пальцы, под давлением ее массы сухожилия прижимаются к стенке влагалищ, и их ребрышки сцепляются: пальцы остаются в сжатом состоянии и при расслаблении мускула. Чтобы разошелся этот «автоматический замок», нужно сокращение мышц — разгибателей пальцев. Это дает возможность птицам спать, сидя на ветви, с расслабленной

мускулатурой.

Дыхательные движения грудной клетки осуществляются при помощи межреберных и других мышц стенок тела. Несколькими мышцами осуществляется движение хвоста. По сравнению с пресмыкающимися, у птиц лучше развита подкожная мускулатура, позволяющая менять положение перьев на больших участках тела. Мелкие мускульные пучки кориума меняют положение отдельных перьев.

Для птиц характерно накопление в мышцах миоглобина, позволяющего создавать резервный запас кислорода, утилизируемый в период интенсивной работы. Наивысшая концентрация миоглобина отмечена в большой грудной мышце, мускулатуре мускульного желудка и сердца. Концентрация мышечного гемоглобина выше у птиц, летающих активным полетом, у ныряющих птиц и птиц высокогорий. Во всех случаях, однако, концентрация гемоглобина в крови выше, чем в мышцах.

Лазанье и прыжки в ветвях при помощи задних и отчасти передних конечностей и использование крыльев для планирования — таковы, видимо, основные способы движения примитивных древних птиц. И сейчас большинство видов в той или иной степени связаны с кронами деревьев и кустов. В ветвях птицы обычно передвигаются прыжками, иногда помогая одиночными взмахами крыльев. Обычный для них тип строения лапы — три пальца вперед, один назад — позволяет прочно охватывать ветки. Дальнейшая специализация к древесному образу жизни часто сопровождается изменением строения лапы — два пальца направлены вперед, два назад, что, вероятно, еще более облегчает удерживание на ветвях. Прекрасно лазающие в кронах попугаи используют для хватания и мощный клюв. За счет резкого усиления мускулатуры ног, развития сильных пальцев с острыми когтями многие, особенно мелкие, виды птиц освоили лазанье по вертикальным стволам (поползни, пищухи и др.) и по скалам. Сильные лапы с мощными пальцами и острыми когтями и прочный хвост, служащий добавочной опорой, позволяют дятлам не только лазить по вертикальным стволам, но, удерживаясь на одном месте, долбить кору и древесину.

Многие виды древесных птиц собирают корм и на земле. Мелкие виды при этом, как и в ветвях, прыгают (воробьи и др.), а другие ходят и бегают, попеременно переставляя ноги (белая трясогузка, грач, ворона и др.). Приспособление к наземному образу жизни часто сопровождается укорочением пальцев, особенно направленного назад (иногда он редуцируется), удлинением цевки. Лучшие бегуны среди птиц — потерявшие способность к полету страусоподобные птицы. Трехпалый южноамериканский нанду и двухпалый африканский страус могут бежать со скоростью более 50 км/ч. У обитателей болот и берегов водоемов (цапли, пастушки, кулики и др.) удлинение цевки и голени позволяет бродить по мелководью, не смачивая оперение, а длинные тонкие пальцы не дают проваливаться на вязком грунте. У глухаря, рябчика и других тетеревиных во время осенней линьки по бокам пальцев вырастают роговые шипики, увеличивающие площадь опоры и уменьшающие проваливание в снег, а у белых куропаток на пальцах вырастают длинные перья, превращающие лапу в лыжу — снегоступ. Многие плавающие птицы хорошо ходят по суше (чайки и др.); у некоторых хороших ныряльщиков ноги далеко отнесены назад и по суше они передвигаются почти не

могут (гагары, поганки). Мало и плохо ходят некоторые хорошо летающие виды (ласточки, щурки, стрижи).

Плавание и ныряние. Благодаря малой плотности (оперение, воздушные мешки), могут присаживаться на воду и взлетать с нее и наземные птицы, например дрозды. Способность к настоящему плаванию, когда птица находится на воде, кормясь и отдыхая, выработалась у представителей разных отрядов. У хороших пловцов тело несколько сплющено в спинно-брюшном направлении, что придает большую устойчивость на воде, сильно развита пневматичность скелета, оперение более плотное, чем у наземных птиц, обильнее пух. При плавании ноги несколько относятся назад, а сила гребка увеличивается тем, что пальцы соединены плавательной перепонкой (все четыре — у пеликанообразных и только три, направленные вперед, — у трубконосых, гагар, чаек, гусеобразных) или каждый палец окаймляет кожистая оторочка (логанки, лысухи, кулики плавунчики).

Ныряние для птиц затруднено из-за их низкой плотности. Несмотря на это некоторые виды успешно добывают пищу в толще воды. Ныряющих птиц можно разделить на две группы.

К первой относятся виды, ныряющие с пикирования, когда за счет инерции птица погружается в воду на небольшую глубину (на 1—2 длины тела), схватывая в этот момент добычу, а затем выбрасывается, как пробка, наружу. Так ныряют как хорошо плавающие птицы (некоторые пеликанообразные, трубконосые, чайки), так и птицы, не умеющие плавать, например скопа и орлан белохвост из соколообразных, зимородки из ракшеобразных и др. Приспособлений к нырянию у них мало: немного плотнее оперение, высокая скорость пикирования и т. п.

Вторая группа — настоящие ныряющие птицы, ныряя, погружаются на большую глубину (некоторые виды — на несколько десятков метров) и активно двигаются в толще воды, отыскивая и преследуя добычу. У таких видов отчетливее выражены приспособления к нырянию. Уменьшается пневматичность костей. Повышается плотность (до 0,7—0,8); прижимая оперение и произвольно уменьшая объем воздушных мешков в момент ныряния, птицы способны повысить плотность почти до 1,0. Укорочение крыльев улучшает обтекаемость тела в воде, но сопровождается ухудшением полета. Бедренный сустав сдвигается назад. Поэтому на суше тело приобретает более или менее вертикальное положение (бакланы, чистиковые, особенно пингвины), походка делается неуклюжей. Движение в толще воды совершается с помощью гребных движений ног, делающих резкие толчки назад. Чистиковые птицы в толще воды работают полурасправленными крыльями («подводный полет»), а вытянутые назад ноги с расправленными пальцами-выполняют лишь роль рулей. У пингвинов при плавании на поверхности воды и при нырянии функцию двигателя выполняют преобразованные в ласты крылья, а ноги работают лишь как рули.

Продолжительность ныряния не превышает 2—3 мин, лишь у немногих видов (пингвины) — до 5—7 мин. У ныряющих птиц выше резервы кислорода: больше гемоглобина в крови и в мышцах. В момент погружения уменьшается число сердечных сокращений, а кровью продолжает интенсивно снабжаться лишь головной мозг и некоторые внутренние органы (кишечник, почки). Работающие мышцы используют кислород, связанный мышечным гемоглобином, и переходят на

анаэробные процессы (гликолиз), о чем свидетельствует резкое повышение концентрации молочной кислоты после ныряния в мышцах и в крови. В толще воды обычно двигаются со скоростью 1—2 м/с; пингвины способны развивать скорость до 8—10 м/с (до 36 км/ч).

Наиболее специфическая форма движения птиц, определившая основные черты организации этого класса, — полет. Аэродинамика полета птиц сложна и до сих пор известна лишь в общих чертах. Связано это с тем, что в полете меняется положение маховых и площадь крыла, с разной скоростью и под разными углами к горизонту двигаются кистевая и основная части крыла и т. п. Грубо схематично физическую основу полета можно характеризовать так. Крыло всегда сверху более или менее выпукло, а снизу вогнуто, передний край крыла более толстый (здесь лежит скелет, мышцы и несколько слоев перьев), задний — тонкий и эластичный (образован лишь вершинами маховых). Обтекая верхнюю выпуклую поверхность крыла, встречный поток воздуха ускоряет движение, и над крылом образуется область пониженного давления. Создается подъемная сила, подсасывающая (поднимающая) крыло вверх. Когда в полете птица опускает крыло, одновременно протекают два процесса. Отгибающиеся под давлением воздуха первостепенные маховые концевой части крыла создают пропеллирующий эффект, в результате чего возникает тяговая сила, толкающая крыло (и птицу) вперед. Одновременно воздух обтекает основную часть крыла (область второстепенных маховых) и здесь создается, за счет разности давлений над крылом и под крылом, подъемная сила, преодолевающая силу тяжести птицы. При подъеме крыла вверх маховые несколько поворачиваются, пропуская воздух (см. рис. 40), и поэтому подъем совершается с меньшим усилием. Двигающаяся вверх и назад вершина крыла создает некоторую дополнительную силу тяги, а основная часть крыла по-прежнему создает подъемную силу. Подъемная сила возникает и при обтекании воздухом тела и хвоста летящей птицы.

Такой полет, когда птица ритмично поднимает и опускает крылья, называется машущим. Изменяя площадь крыла и его наклон («угол атаки»), варьируя частоту взмахов, птица изменяет величину тяги и подъемной силы, меняя тем самым скорость и высоту полета. Различия в размерах и форме тела, размерах и форме крыльев и хвоста, в интенсивности и амплитуде взмахов крыла определяют свойственный каждому виду характер полета. Медленный, со спокойными и редкими взмахами крыльев полет цапли отличен от стремительного и маневренного полета ласточек и стрижей и от быстрого, но прямолинейного полета уток. Но все эти птицы летают машущим полетом. Одна из форм машущего полета — трепещущий полет, когда птица, усиленно работая крыльями, на короткое время «повисает» в воздухе на одном месте. Так делают чайки, крачки, мелкие хищники, высматривающие добычу. Сходным образом «повисают» в воздухе около цветка высасывающие нектар колибри; при этом крыло совершает 50—80 взмахов в секунду.

Второй тип полета — парящий; птица с распростертыми практически неподвижными крыльями перемещается, используя энергию потоков воздуха. Различают статическое и динамическое парение. Статическое парение возможно над материками, где устойчивые восходящие токи воздуха возникают на стыках

ландшафтов (лес и поле и т.п.) или при обтекании воздухом препятствий — обрывов, горных вершин. Для птиц, использующих устойчивые токи воздуха, характерны большие, широкие, закругленные крылья с расходящимися на концах вершинами первостепенных маховых. Такой полет используют хищные птицы, аисты, пеликаны. Широкими кругами птицы постепенно набирают высоту и затем кружат, высматривая добычу, или, планируя с потерей высоты, перемещаются в нужном направлении. Динамическое парение свойственно морским птицам (альбатросы, буревестники, чайки), имеющим длинные, но узкие, с заостренной вершиной крылья. Используя завихрения воздуха над волнами или разную скорость воздушных потоков, птица по ветру планирует вниз, набирая скорость, и у самой воды, где скорость ветра замедлена трением о воду, поворачивается против ветра и взмывает вверх, где воздух движется быстрее. Так птица может парить часами, высматривая добычу и хватая ее с пикирования. При отсутствии ветра эти птицы парить не могут и, плавая, пережидают безветрие.

Летающие планирующим полетом птицы способны и к машущему полету. К нему они прибегают, чтобы найти восходящий термический поток, подлететь к гнезду, увернуться от опасности и т. п. Однако долго летать машущим полетом они не могут. С другой стороны, птицы, летающие машущим полетом, временами переходят на скольжение или планирование. В общем, каждый вид пользуется характерным для него полетом, но при необходимости способен менять как характер полета, так и его скорость. Лесные мелкие воробьиные птицы летают со скоростью 25—40 км/ч, голуби — 30—60, утки и многие кулики — 65—80 км/ч; ловящие насекомых в воздухе ласточки обычно летают со скоростью 40—60 км/ч, а стрижи — даже до 100—120 км/ч. Самый быстрый летун нашей фауны — живущий в Приморье колочехвостый стриж — *Hirundapus caudatus* — развивает скорость до 170 км в час. Таковы скорости, с которыми птицы могут летать длительное время. Например, почтовый голубь, летя со скоростью 50—60 км/ч, способен пролететь без остановок около 600 км. На короткое время птицы способны развивать и большие скорости. Крупные соколы летают со скоростью 60—70 км/ч, но при броске за добычей развивают скорость более 100 км/ч, а бросаясь на нее с высоты, за счет инерции пикирования — и до 300—350 км/ч. Такую же скорость, но на очень короткое время — на десятки секунд — способны развивать увертывающиеся от хищника стрижи, голуби, утки.

Лётные возможности и характер полета каждого вида тесно связаны, со всеми особенностями его жизни: предпочитаемыми местообитаниями, набором кормов и способами его добывания, приемами избегания опасности, дальностью сезонных перемещений и т. п. Виды, кормящиеся в воде и при опасности прячущиеся в зарослях или ныряющие, обладают быстрым, но не маневренным полетом (утки, гадгары и др.). Кормящиеся на земле и при опасности старающиеся сначала затаиться куриные птицы имеют короткие и широкие крылья, позволяющие им с шумом стремительно взлетать под носом ошеломленного хищника и, пролетев небольшое расстояние, скрыться в зарослях; громкое хлопанье крыльев при взлете предупреждает об опасности соседей. Быстрый полет рябков позволяет им гнездиться вдали от водоемов и ежедневно летать на водопой за десятки километров. Разыскивая добычу, орлы, канюки, коршуны часами парят в воздухе над

открытыми пространствами. Подстерегающие добычу и преследующие ее в лесу ястребы обладают маневренным полетом, позволяющим преследовать добычу в кронах деревьев. Разыскивающие добычу на земле и в поверхностных слоях воды чайки и крачки чередуют маневренный машущий полет с динамическим парением и кратковременным «зависанием». Часами носятся в воздухе, ловя мелких насекомых, стрижи; они чередуют быстрый машущий полет со скольжением. Эти быстрые и неутомимые летуны пьют на лету, спариваются в воздухе и даже способны ночью спать, медленно, со скоростью 30—40 км/ч, летая кругами на большой высоте.

Органы дыхания и газообмен. Дыхательная система птиц резко отличается от дыхательных систем других наземных позвоночных рядом особенностей, интенсифицирующих дыхание и тем самым обеспечивающих высокий уровень потребления кислорода.

Через парные ноздри воздух засасывается в носовую полость и через хоаны переходит в ротовую полость. Сюда узкой щелью открывается гортань, поддерживаемая тремя гортанными хрящами. В отличие от млекопитающих верхняя гортань птиц не имеет голосовых складок и не служит источником звуков. За гортанью идет трахея — гибкая трубка, просвет которой поддерживают расположенные в ее стенках хрящевые трахейные кольца. В полости тела трахея распадается на два бронха, каждый из которых входит в соответствующее легкое и там ветвится. Нижняя часть трахеи и начальные участки бронхов формируют характерную только для птиц нижнюю гортань (syrinx) — голосовой аппарат, детали строения которого сильно варьируют. Источником звуков служат вибрирующие при прохождении воздуха перепонки, расположенные между последними кольцами трахеи и полукольцами бронхов. Специальная мускулатура меняет натяжение голосовых перепонки, изменяя характер издаваемых звуков. Нередко нижние кольца трахеи разрастаются, образуя тонкостенный костный барабан, усиливающий звуки и меняющий их модуляцию, других видов резонатором может служить удлинённая трахея, образующая петли, лежащие под кожей в области зоба или даже вдающиеся в киль грудины (журавли и др.).

Парные легкие относительно невелики по размерам, довольно плотны и мало растяжимы; они прирастают к ребрам по бокам позвоночного столба. Войдя в легкое, бронх распадается на 15—20 вторичных бронхов, большинство которых кончается слепо, а часть сообщается с воздушными мешками. Вторичные бронхи сообщаются друг другом многочисленными более мелкими парабронхами, от которых отходит множество бронхиол — радиально расположенных ячеистых выростов, густо оплетенных легочными кровеносными капиллярами. Именно здесь идет насыщение крови кислородом. Общая дыхательная поверхность легких птиц значительно превышает дыхательную поверхность легких пресмыкающихся и вполне сопоставима с дыхательной поверхностью легких млекопитающих. С легкими птиц связаны воздушные мешки — прозрачные эластичные тонкостенные выросты слизистой оболочки вторичных бронхов. Объем воздушных мешков примерно в 10 раз превышает объем легких. Один из воздушных мешков — межключичный — непарный, четыре парных — шейные, переднее и заднегрудные, брюшные. Воздушные мешки расположены между внутренними органами, а их отростки проникают под кожу и в полости крупных костей (плечо, бедро и др.). Акт

дыхания осуществляется благодаря расширению и сужению грудной клетки. При вдохе, когда грудина отодвигается от позвоночного столба, увеличивается объем полости тела и эластичные воздушные мешки расширяются, засасывая воздух. При этом воздух из легких насасывается в передние воздушные мешки, а воздух из внешней среды по трахее, бронхам и их разветвлениям идет в легкие и в задние воздушные мешки — заднегрудные и брюшные. При выдохе грудина смещается к позвоночному столбу, объем полости тела уменьшается и под давлением внутренних органов воздух выдавливается из воздушных мешков. Содержащий много кислорода воздух из задних воздушных мешков нагнетается в легкие, а воздух из передних мешков — межключичного, шейных и переднегрудных, содержащий уже мало кислорода, но много углекислого газа проталкивается в трахею и выводится наружу.

Таким образом, насыщенный кислородом воздух практически непрерывно, и при вдохе и при выдохе, проходит через легкие, обогащая кровь кислородом (так называемое двойное дыхание). Более полному насыщению крови кислородом способствует и движение крови в легких навстречу току воздуха (принцип противотока). При интенсивном движении, особенно в полете, частота дыхательных движений возрастает. Так, у утки кряквы в покое совершается 10—16 дыханий в 1 мин, а при взлете 90—120. У мелких птиц дыхание учащено — до 60—100 дыханий в 1 мин в покое.

Помимо интенсификации дыхания воздушные мешки предотвращают перегрев организма при интенсивном движении, так как избыток тепла удаляется постоянно сменяющимся воздухом. Повышение внутрибрюшного давления при выдохе способствует дефекации. ныряющие птицы, увеличивая давление в воздушных мешках, могут уменьшать объем и тем самым увеличивать плотность, что облегчает погружение в воду.

Органы выделения и водно-солевой обмен. 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 мочева 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 нефроне птиц появляется отсутствующий у амфибий и у пресмыкающихся U-образно изогнутый средний отдел — петля Генле, густо оплетенная капиллярами и функционирующая как своеобразная «умножительная противоточная система», использующая

осмотический градиент — разное содержание солей 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 реасорбируются 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.

У большинства птиц есть носовые железы, расположенные на лобных костях над орбитой. Особенно сильно они развиты у морских птиц (трубноносые, веслоногие и др.) и у некоторых пустынных птиц, которые вынуждены пить соленую воду. В секрете носовых желез, капляками 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.

Лекция 4.

Экологические аспекты поведения птиц

Инстинкт наряду с элементарной рассудочной деятельностью и обучением является третьим основным компонентом поведения птиц. Все три компонента тесно взаимодействуют между собой. В отличие от двух первых инстинктивные акты, хотя и являются адаптивными по своей природе, проявляются, проявляются, в известном смысле, шаблонно в ответ на бездействие специфических раздражителей.

Эти раздражители получили название ключевых или релизеров. Предполагают, что появление релизера вызывает более или менее стандартный ответ со стороны животного. Роль релизеров в поведении чаек исследовал Н. Тинберген. Птенцы чаек, требуя пищу у родителей, клюют их в клюв, окрашенный в желтый цвет с красным пятном на конце. Предлагая птицам силуэты головы взрослых чаек, окрашенные в разные цвета, подсчитывали количество клевков со стороны птенцов. Оказалось, что интенсивность реакции (количество клевков) птенцов достигает максимума, когда клюв макета имеет красное пятно или весь клюв окрашен в красное. Ни форма, ни другие компоненты окраски значения не имеют.

Функции релизеров — пусковых механизмов поведения — могут выполнять не только оптические, но и другие раздражители. Так, курица реагирует на писк замерзшего цыпленка, но не реагирует на его движения, в свою очередь цыпленок меняет характер своего поведения, если рядом появляется источник тепла, даже если внешне он мало похож на курицу, и т. д.

Исследования этологов выявили огромную роль релизеров в осуществлении поведенческих актов различной степени сложности, их стыковке между собой. Е. Н. Панов справедливо считает концепцию релизеров одной из основных концепций в науке о поведении животных.

Сложные взаимоотношения инстинктивных, рассудочных и заученных

компонентов конкретно осуществляются в виде экологических комплексов поведения, обслуживающих основные ситуации в жизни птиц — размножение и воспроизведение потомства, миграции, поиск и добывание пищи, защиту от врагов и т. д. Каждый из экологических комплексов представлен последовательностями поведенческих актов, запускаемых релизерами.

При исследовании пищедобывательных и гнездостроительных комплексов поведения у птиц в природных условиях и эксперименте А. Н. Промптов установил значение обучения в тех поведенческих актах, которые ранее рассматривали как чисто врожденные, и описал сезонные циклы жизни птиц как последовательные взаимоотношения и смену экологических комплексов. В его представлении эти взаимоотношения выглядели следующим образом.

Конец зимы характеризуется нарастанием активности оседлых и перелетных птиц, которая позднее перерастает в сложный комплекс токовых явлений. Характерные движения токующего самца сопровождаются разнообразными позами и звуками, выполняющими роль релизеров и вызывающими соответствующее ответное поведение самки. Бормочут токующие тетерева, издают скрежещущие звуки глухари, блеют бекасы, барабанят дятлы. Селезни токут на воде — приподнимают туловище, двигают головой, хлопают по воде крыльями, нырки и крохали ныряют, топорщат оперение головы и шеи, расправляют хвост, время от времени кричат. Поднимаясь в воздух, селезни преследуют уток, делают крутые повороты, падают на крыло и т. д. Лесные коньки токут, поднимаясь с вершины деревца в воздух и спускаясь по пологой кривой, издают протяжные свисты. Ухаживая за самкой, лесной конек качает хвостом, встряхивает и распускает крылья, разворачивает хвост и пригибает его к земле. Готовые к размножению самцы задерживаются на удобных местах, занимая гнездовые участки. По меткому выражению Х. Говарда, выбранный самцом участок — это «потенциальная самка». Самец, занявший участок, интенсивно поет и демонстрирует себя, привлекая половозрелую, готовую к размножению самку. У глухарей, тетеревов, уток и других полигамов место для гнезда выбирает самка, создающая* гнездовой участок. С выбором гнездового участка разворачивается сложный комплекс территориального поведения, связанного с защитой гнездовой территории и привлечением самки. Соперники — особи того же вида — при залете на территорию немедленно изгоняются хозяином. Победа оказывается на стороне законного владельца участка. Конкуренция самцов приводит к закреплению участков за более активными и сильным» производителями. С образованием гнездовых участков разворачивается комплекс поведенческих актов, связанных с гнездостроением. Птица многократно повторяет один и тот же прием — отыскивает гнездовой материал и относит его к месту постройки. Гнезда, устраиваемые в дуплах и норах, наиболее просты. Наиболее сложные гнезда подвешиваются к ветвям. У большинства птиц строительство гнезда сопровождают характерные «формовочные» движения. С откладкой яиц самка задерживается на гнезде все дольше и постепенно переходит на попечение самца, который приносит корм и защищает ее от врагов. Поведение птенцов выводковых — маторонатных птиц характеризуется ранним проявлением биологически полноценных реакций и ранней самостоятельностью в питании. Заботы о потомстве у птенцовых — имматоронатных птиц выражены сильнее. Здесь

более тесен и длителен контакт птенцов с родителями. Одни виды кормят птенцов малоподготовленной пищей, Другие — содержимым глоточного мешка, третьи — зобной кашицей, четвертые отрыгивают из желудка полупереваренную пищу. Выводок, покинув гнездо, начинает кочевать. Складываются новые отношения с родителями и другими выводками, постепенно формируется стая, в которой птицы проводят осенне-зимний период, дожидаясь весны и повторяя весь цикл поведения вновь.

Поведение и образ жизни

Общие особенности поведения. Прогрессивное развитие центральной нервной системы и органов чувств, высокий уровень обмена веществ и теплокровность обеспечили птицам по сравнению с пресмыкающимися значительно большую подвижность, расширили восприятие окружающего мира и усложнили поведение. Отчетливее проявляются элементы активного приспособления среды к своим потребностям — гнездование, запасание пищи, групповые ночевки и т. п.

Основу поведения птиц составляют сложные комплексы наследственно закрепленных врожденных (безусловных) рефлексов, определяющие важнейшие элементы их жизни: встречу полов, гнездование, насиживание и выкармливание молодняка, приемы добычи пищи, миграции и многое другое. В качестве безусловных раздражителей выступают отдельные элементы среды (место для гнезда и подходящий строительный материал при гнездовании, укорочение дня и ухудшение кормовых возможностей при миграциях и т. п.) и другие особи своего вида (их позы, движения и крики, открытый клюв выпрашивающего корм птенца и т. д.). Но поведение каждой птицы существенно обогащается и совершенствуется путем приобретения индивидуального опыта (т. е. выработки условных рефлексов). Подражание поведению родителей или партнерам стаи облегчает выработку временных связей и увеличивает возможности целесообразного поведения при изменениях внешней обстановки — появлении новых кормов, новых источников опасности и т. п. Благодаря этому опыт одной особи становится опытом популяции. Все это увеличивает выживаемость.

У птиц установлено наличие «экстраполяционных рефлексов» — способности предугадывать ближайшее развитие событий (Л. В. Крушинский). Так, при приближении автомобиля многие птицы слетают с дороги на обочину и после этого не реагируют на проезжающую машину; таким образом, птица оценивает, где пройдет машина. Юркнувшую в куст добычу хищник нередко ожидает у противоположной стороны куста. Такое поведение может рассматриваться как проявление элементов рассудочной деятельности, не выраженной у пресмыкающихся. Экстраполяционные рефлексы лучше развиты у видов, питающихся подвижной добычей, — вороновых, хищников и др.

Птицам свойственны, аффекты — состояние страха, злобы, радости, покоя, которым соответствует и определенное внешнее выражение: позы, положение оперения и издаваемые звуки. Несомненно, наличие длительной памяти (попугай узнал свою хозяйку через 19 лет). Способны птицы и к ассоциациям. Например, вороны отличают охотника с ружьем от человека с палкой и т. д.

Популяционная организация птиц значительно сложнее и разнообразнее, чем у пресмыкающихся. Она меняется по сезонам года. Привязанность к определенной

территории особенно отчетливо выражена в сезон размножения. Обычно одиночно гнездящиеся птицы занимают определенный участок, непосредственно примыкающий к гнезду (гнездовая территория), на который не допускаются другие особи своего вида. Если корм собирается вдали от гнезда, то площадь охраняемой территории будет невелика. У многих видов, особенно мелких воробьиных птиц, гнездовая территория совпадает с кормовым участком и энергично защищается. Стычки на границе охраняемой территории носят в значительной степени турнирный характер. Практически всегда побеждают хозяева участка (осуществляется право первого, а не более сильного). Благодаря этому популяция более или менее равномерно заселяет пригодную территорию, эффективно используя ее пищевые ресурсы.

Часть птиц, способных добывать корм вдали от гнезда, гнездятся колониями (трубконосые, веслоногие, голенастые, из воробьиных — грачи, скворцы, ласточки и др.). При этом размеры территории, охраняемой от соседних особей, часто равны лишь тому расстоянию, на которое насиживающая птица может вытянуть клюв. Размеры колоний варьируют от немногих десятков пар до десятков тысяч гнездящихся пар (например, у некоторых пингвинов или африканского красноклювого ткачика — *Q. quelea*). Часто образуются смешанные колонии, в которых каждый вид занимает наиболее для него удобные участки. Расположенные по северным морским побережьям так называемые птичьи базары обычно образованы несколькими видами. На широких скалистых уступах плотными группами гнездятся кайры, откладывая свои яйца на скалу без всякого гнезда. На мелких уступах из гниющих водорослей строят объемистые гнезда чайки моевки. В узких расщелинах, чаще в нижней части обрыва гнездятся чистики, а в торфе, покрывающем скалы, роют гнездовые норы тупики. Эти виды составляют основное население птичьих базаров Европейского Севера.

Колониальное гнездование позволяет с предельной эффективностью использовать имеющиеся пищевые ресурсы и пригодные для гнездования участки, а также обеспечивает большую безопасность членов колонии, так как некоторые хищники не осмеливаются приближаться к таким скоплениям, а других активно отгоняют совместными атаками члены колонии. Например, чайки и крачки успешно отгоняют от колонии даже таких хищников, как лиса и песец. По отношению друг к другу члены колонии проявляют пониженную агрессивность, реагируют на тревожные сигналы особей своего и других видов.

После окончания периода размножения лишь немногие взрослые птицы остаются на своих гнездовых участках до следующего периода размножения (вороны, большие пестрые дятлы и др.). Большинство видов сменяет оседлый образ жизни на кочевой. У части видов, которых называют оседлыми, эти кочевки ограничиваются небольшой территорией (перемещения на километры, реже десятки километров), у остальных протяженность кочевков может составлять сотни и тысячи километров (последнюю группу видов называют перелетными). Перемещения позволяют птицам выбирать более кормные участки, использовать лучшие укрытия от непогоды при ночевках.

Вне периода размножения относительно немногие, виды держатся поодиночке или парами, большая часть видов, даже одиночно гнездящихся, объединяется в

группы или стаи, включающие десятки и сотни особей (утки, грачи, скворцы и многие другие). У части видов семьи (молодые с родителями) сохраняют в стаях известную обособленность (гуси, журавли), у остальных при образовании стай семьи распадаются. В стаях обычно возникает определенная организация, основанная на отношениях доминирования — подчинения, что предотвращает стычки между членами стаи и обеспечивает их согласованное поведение. Иногда образуются смешанные стаи, состоящие из особей нескольких видов. Например, осенью и зимой в наших лесах нередко можно встретить кочующие смешанные стайки из нескольких видов синиц, которых сопровождают 1—3 поползня, 1—2 больших пестрых дятла. Стайный образ жизни облегчает поиск пищи (одновременно обследуется большая территория) и позволяет легче и быстрее обнаружить опасность.

Лекция 5.

Сигнализация и общение птиц

Детальное изучение сигнализации и общения животных справедливо считается одним из главных направлений науки XX в. Применительно к птицам это достижение было особенно впечатляющим и значительным прежде всего потому, что именно птицы, обладающие развитым и сложным общением, послужили той отправной точкой, которая позволила сформулировать проблему и наметить перспективы ее решения. Человек издавна использовал представления о сигналах птиц в своих нуждах. Так, уже древние египтяне знали о том, что, заставив подраненную птицу кричать, можно подманить других птиц, сделать охоту более добычливой. Многочисленные манки, применяемые древними охотниками, имитировали сигналы птенцов или самки и тоже использовались для подманивания добычи. Сокольники XII в. демонстрировали голубиные крылья в качестве сигнала к возвращению улетевшему кречету. Исследователи XIV в. придавали сигнальное значение песне птиц, связывая ее с охраной территории и другими экологическими ситуациями. В первой четверти XX в. ученые энергично исследовали сигнализацию птиц, еще не располагая в сущности никакими специальными приборами, кроме собственных глаз и ушей. И тем не менее именно в эти годы были установлены такие функции общения, как участие в размножении и воспитании молодняка, передаче опыта в популяции, групповых действиях, поисках пищи, защите от врагов и т. д. Многие из предположений, высказанных в те годы, нашли свое подтверждение в наступившем позднее «приборном веке» биологии, вооружившем орнитолога совершенной экспериментальной техникой и точными количественными методиками.

По сравнению с другими группами животных птицы обладают высокоразвитым и сложным общением, в ряде отношений достигающим уровня высших приматов. В отличие от млекопитающих, ведущим каналом общения которых являются запахи, и обоняние (ольфакторное общение), в сигнализации птиц ведущими каналами являются акустический и оптический.

Общий объем сигнализации птиц значителен. По данным Г. Н. Симкина

звуковой словарь серой вороны составляет 150—200 четко различимых сигналов, грача —100—120 сигналов. В общении птиц используются и врожденные, и приобретенные сигналы, сложные композиции сигналов, включающие наследственно закрепленные и заученные элементы. Разнообразные сигналы сопровождают все жизненные ситуации, обеспечивая успешное осуществление важных для птицы поведенческих реакций, связывая их в сложные последовательности, следующие друг за другом.

Различные формы активности птицы имеют сигнальное значение для окружающих ее популяционных и биоценотических партнеров. В процессе своей жизнедеятельности птица излучает в окружающее пространство множество сигналов, является источником важной информации.

Значительная часть этих сигналов излучается как бы независимо от желания птицы, как побочное сопровождение ее действий. Так, неожиданный взлет стаи воробьев, кормившихся на дороге, имеет сигнальное значение, с одной стороны, для ястреба-перепелятника, который за ними охотится, а с другой — для других мелких птиц, кормящихся поблизости и ожидающих опасности. Воробьи, взлетая, естественно, не имели в виду сигнализировать хищнику о своем появлении и не собирались предупреждать партнеров об опасности, однако их взлет для тех и других сыграл роль важного сигнала.

В других случаях сигналы излучаются птицей целенаправленно и, главное, адресованы конкретному популяционному или биоценотическому партнеру. Крики тревоги дрозда-рябинника предназначены для других дроздов — обитателей колонии. Эти крики призывают к коллективным действиям для отпора врагу и защиты своих гнезд. В свою очередь источниками сигналов могут быть самые разнообразные органы тела: одни из них предназначены для этого специально, другие — выполняют иные функции и излучение сигналов — их побочная и далеко не главная задача. Например, важный для дятлов сигнал — барабанная дробь, выполняющая территориально-защитные и брачные функции, издается с помощью клюва, который, естественно, предназначен для других целей, а сигнальную функцию выполняет попутно. Петухи издают звуки с помощью лапы, проводя ею по раскрытому крылу. Токовые звуки — блеяние бекаса — издаются с помощью хвоста (некоторые орнитологи считают, что в этом участвуют и крылья), перья которого в этом случае претерпевают некоторые изменения. Еще более меняются перья в хвосте самцов тропической птицы — вдовушки *Steganura*, самцы которой издают жужжащие звуки за счет трения, смещая хвостовые перья относительно друг друга. В этих случаях сигнальные функции выполняются за счет специальных приспособлений, нагружающих предназначенный для другого, орган.

Большое сигнальное значение имеют оптические сигналы, проявляющиеся у птиц в различных позах. «Язык поз» у большинства птиц сложно сочетается с «языком цвета». Принимая различные позы, птицы демонстрируют яркие участки оперения, рисунок окраски, отдельные цветовые пятна и т.д. Используя оптическую сигнализацию, птицы часто сопровождают ее звуковыми сигналами, что еще более усложняет картину и детализирует общение. Специализированные органы, обеспечивающие сигнализацию, у птиц достигают высокой степени развития.

Помимо звуков, издаваемых птицами с помощью клюва, лап, оперения и т. д.

(такие звуки называются механическими или инструментальными), птицы обладают дыхательным голосом, источником которого является нижняя гортань. О сложном строении нижней гортани птиц, о ее широких функциональных возможностях свидетельствуют особенности воспроизводимых ею звуков. По современным представлениям в нижней гортани птиц действуют не один, а целых четыре источника голосообразования, каждый из которых вносит свой вклад в излучаемый сигнал. В голосообразовании птиц принимает участие верхняя гортань, петли трахеи и барабаны, имеющие резонансное значение. Именно благодаря этим образованиям сигналы птиц модулируются по частоте и амплитуде, приобретают сложный временной рисунок, значительно увеличивая объем и дробность закладываемой в них информации.

Большое сигнальное значение в жизни птиц имеет окраска. Об этом свидетельствует удивительное разнообразие окрасок оперения, придатков головы, клюва и т. д., которое не встречается у других позвоночных. Разнообразно окрашены яйца птиц. С помощью окраски передается сложная биологическая информация, маркируются видовые, популяционные, половые и возрастные различия, что имеет большое значение в популяционных отношениях. Все разнообразие окрасок у птиц (по окраске различаются даже части одного и того же пера) достигается сочетанием немногих пигментов-меланинов, дающих черные, красно-бурые и желтые цвета, и липохромов — красные, синие, зеленые, а также структурами, преломляющими свет. Подвижность оперения (каждое перо обладает автономной подвижностью за счет сокращения специальных мышц) вносит необходимые коррективы в форму, расположение и размеры цветового рисунка, уточняя или меняя характер передаваемой информации.

Благодаря линьке (или обнашиванию) меняется характер окраски, и это в свою очередь приводит к изменению сигнальных функций оперения. Яркие весенние наряды самцов, появляющиеся в результате линьки или обнашивания старого оперения, имеют большое сигнальное значение в брачном поведении, токований, ритуальных взаимоотношениях пар и т. д.

Несмотря на большое разнообразие, все ситуации, связанные с излучением и восприятием сигналов, имеют общую основу. Они представлены двумя основными компонентами — источником сигнала (донором) и приемником сигнала (реципиентом). Сигнал связывает донора и реципиента в единую систему, систему общения. В качестве доноров и реципиентов могут выступать не только популяционные, но и биоценотические партнеры, связанные между собой отношениями хищник — жертва, пищевой или территориальной конкуренцией, коллективной защитой от врагов и т. д. Сигнал как бы перекидывает мостик между ними. Донор излучает сигнал адресно или безадресно (ведая или не ведая об этом), реципиент этот сигнал воспринимает и, оценив его биологическое значение, реагирует или не реагирует на него.

Связывая сигналом донора и реципиента, общение выполняет три функции: с его помощью осуществляется передача биологической информации (коммуникативная функция); реципиент получает сведения о том, где располагается донор в пространстве относительно его самого и других предметов и явлений окружающего мира (локационная функция), и реципиент определяет видовую,

популяционную, индивидуальную и т. д. принадлежность донора (опознавательномаркировочная функция). В разных сигналах доля участия коммуникативной, локационной и маркировочной функций неодинакова. В зависимости от случая акцентируется одна или другая а иногда — две и даже три с паритетными отношениями между собой.

Специальные приспособления акцентируют одни функции общения и депрессируют другие. В биоценотических отношениях жертве крайне важно депрессировать локационные функции излучаемых ею сигналов. Поэтому в криках мелких птиц, как показали исследования П. Марлера, заложены такие параметры, которые затрудняют их локацию хищником. В то же время хищник заинтересован уменьшить производимые им при полете шумы, так как они сигнализируют жертве о его приближении. Этим объясняется мягкость оперения совы, снижающая уровень производимых при полете «шумов обтекания». В общении ряда видов имеются специализированные сигналы, ведущей функцией которых является опознавание. В голосе совенка-слетка усилены локационные функции, облегчающие его поиск родителями в темном ночном лесу (Воронецкий).

Общение осуществляется в реальной природной среде, оказывающей влияние на излучение, распространение и восприятие сигнала. Так, звуковая среда ландшафта может изменить взаимоотношения каждой из функций, сместить акценты, деформировать сигнал, нагрузить его дополнительными шумами. Условия распространения сигнала в пустыне, лесу и горах различны, и это не может не оказывать влияния на процесс общения обитающих там животных. В то же время в каждой природной зоне и в каждом биотопе существует своя звуковая среда, которая оказывает влияние на сигнализацию ее обитателей.

Создавая определенные помехи излучению, распространению восприятию сигнала, звуковая среда вносит в сигнал новую дополнительную информацию, которая детализирует сведения о погоде и ее изменениях, характере растительности, близости проточной воды, рельефе местности, присутствии биоценотических партнеров и другие экологически важные особенности сложившейся ситуации.

Будучи «озвученными», эти факторы влияют на звуковую среду ландшафта, а через нее — на общение птиц. Так, журчание ручья, создавая акустические помехи общению, свидетельствует о близости воды — важном экологическом факторе. Сильный ветер и дождь создают шумы, препятствующие сове лоцировать грызунов, но в то же время информируют ее об изменении погоды и т. д.

Благодаря развитым способностям птиц к подражанию, сигналы, используемые в общении, нагружаются заимствованными элементами или целиком оказываются заимствованными. В качестве источника заимствованных сигналов выступают не только биоценотические партнеры, но и неживая природа, и результаты деятельности человека (индустриальные шумы и т. д.).

Зашумление сигнала заимствованными элементами в одних случаях приводит к ослаблению тех или иных его функций, тогда как в других существенно расширяет возможности общения. Заимствованные элементы, если они воспроизводятся имитантом достаточно точно, сохраняют свое сигнальное значение и позволяют общаться с биоценотическими партнерами, у кого они заимствованы. Благодаря этому в общении происходит как бы подмена одного донора другим,

принадлежащим к другому виду и даже другой систематической группе.

Так, вдовушки, обитающие в Африке и паразитирующие на определенных видах птиц, в гнезда которых они откладывают яйца, имеют сходство со своими хозяевами в окраске яиц, полости рта птенцов и поведении. Эти признаки имеют сигнальное значение для хозяев и тем самым обеспечивают необходимый для вида-паразита коммуникативный контакт с хозяином.

Наконец, благодаря эхолокации, слабо развитой у птиц, они могут «общаться» с окружающей природой, излучая звуковые импульсы и воспринимая отражение от окружающих, достаточно крупных предметов. Эхолокация известна у южноамериканских козодоев-гуахаро и южноазиатских стрижей-саланганов, есть предположение о ее существовании у пингвинов. С известной натяжкой эхолокационную схему можно рассматривать как общение, при котором донор попеременно становится реципиентом и затем опять донором. В отличие от млекопитающих, у которых эхолокационное общение носит явный характер (летучая мышь «общается» с ночными бабочками, за которыми охотится, а дельфин — с рыбой, которую лоцирует с помощью эха), его значение у птиц не так существенно и представляет скорее исключение, чем правило.

В современное понятие сигнализации включаются не только возможности "донора воспроизводить сигнал, но и способности реципиента воспринимать его. В этом отношении между возможностями донора и реципиента нет строгого соответствия, поскольку воспринимающие системы выполняют значительно более широкий круг обязанностей, чем восприятие сигналов, исходящих от популяционных и биоценотических партнеров. Другой важной их задачей является восприятие неживой природы — еще одного «донора», продуцирующего значительную по своему объему и биологически очень важную информацию. Так, диапазон звукового восприятия птиц охватывает частоты до 18—20 кГц (в отдельных случаях 30 кГц), при этом их голосовые частоты не превышают 2—3, реже 8 кГц (в редких случаях слух и голос птиц заходят в ультразвуковой диапазон, но это представляет собой исключение).

Хотя птицы способны воспринимать запахи, их обоняние, видимо, вообще не используется в сигнализации и общении. В то же время большие возможности зрительной системы к восприятию оптических ориентиров реализуются в общении птиц всесторонне и полно, ибо птицы хорошо воспринимают форму, цвет и количество предметов, а цвет и телодвижения в различных сочетаниях и комбинациях наряду с разнообразными и сложными звуками являются главными источниками сигнализации птиц.

Для выявления сигнального значения окраски, поз, различных звуков, издаваемых птицами, применяются различные методы.

Прежде всего, орнитологи сопоставляют в естественных условиях поведение донора и реципиента с наличием или отсутствием потенциального сигнала. Для регистрации сигналов используют магнитофон и киносъемочную аппаратуру, цветные кино- и фотоматериалы, позволяющие точно регистрировать детали ситуации. Многократно повторяя наблюдения и анализируя сигналы, исследователь выявляет изменчивые параметры, стабильно сопровождающие ситуации общения.

Для экспериментальной проверки полученных данных исследователь

воспроизводит искусственным путем ситуацию общения и демонстрирует птице те или иные сигналы, варьируя их наборы и сочетания. Регистрация ответного поведения реципиента выявляет правильность его предположений. Один из экспериментов, выполненных Н. Тинбергеном на серебристых чайках. Птенцу демонстрировали макет головы родителя, В природных условиях ответное поведение птенца сопровождается клевками в клюв приблизившейся взрослой птицы. В эксперименте, сохраняя сигнальные признаки (красное пятнышко на клюве), удалось получить адекватную ответную реакцию.

Интересные эксперименты были проделаны с демонстрацией птенцам силуэтов различных птиц. Характерный силуэт летящего хищника с подогнутой шеей и длинным хвостом заставлял птиц немедленно затаиваться или спасаться бегством. Однако тот же силуэт,двигающийся в обратную сторону, т. е. хвостом вперед, не вызывал никакой реакции у птиц, которые принимали его за летящую утку с вытянутой вперед шеей.

Эксперименты подобного рода, проведенные на основе звукового сигнала, получили название методики звуковых ловушек. Сущность методики заключается в том, что в качестве объекта избирается вид, самцы которого активно охраняют свою гнездовую территорию, реагируя на голос и вид пришельца — чужого самца, активным пением и агрессией. Избранному самцу демонстрируют чучело самца того же вида, внесенное в пределы гнездовой территории, и одновременно с помощью магнитофона воспроизводят песню данного вида. В некоторых случаях достаточно бывает демонстрации песни. Услышав голос чужака, хозяин участка отвечает на него стереотипной агрессивной реакцией. Если вслед за этим изменить один или несколько параметров воспроизводимой песни, то ответная реакция самца проявится только в том случае, если важная для него опознавательная информация в песне «чужака» сохранилась. Если, изменив параметры, мы затронули эту информацию, сигнал потеряет свое значение и самец перестанет реагировать на него. Используя эту методику, можно определить сигнальное значение отдельных параметров сигнала, их роль в общении. В настоящее время с помощью этой методики выполнено много работ на разных видах. Крупные исследования выполнили Ж. Бремон на зарянках, Г. Тилькё на пищухах и другие орнитологи.

Основанные на методике звуковых ловушек подходы открывают широкие возможности в изучении и инвентаризации сигналов общения птиц.

Лекция 6.

Анализаторные системы птиц и ориентация в пространстве

В строении головного мозга птиц есть черты высокой организации. Прежде всего заметно возрастает общая масса головного мозга. У пресмыкающихся масса головного мозга составляет 0,01—0,4% от массы тела, у бескилевых птиц и пингвинов — 0,04— 0,09, а у остальных летающих птиц — от 0,2 до 5—8% от массы тела. Масса головного и спинного мозга у пресмыкающихся примерно одинакова, у птиц масса головного мозга больше (у куриных 1,5 : 1, у голубей 2,5 : 1). У пресмыкающихся передний мозг составляет 42—52% от массы всего головного

мозга. У птиц относительные размеры переднего мозга возрастают и в большинстве отрядов составляют 52—62%, а у мелких воробьиных — до 70% массы всего головного мозга (М. Ф. Никитенко, 1969).

Обонятельные доли малы и тесно примыкают к большим полушариям. На спинной поверхности промежуточного мозга, прикрытого сверху полушариями, лежит слабо развитый эпифиз, а на дне — позади хиазмы зрительного нерва — крупный гипофиз. Крупные зрительные доли среднего мозга отодвинуты в стороны налегающими на средний мозг полушариями и мозжечком. Крупный мозжечок вплотную примыкает к большим полушариям, прикрывая средний и значительную часть продолговатого мозга. Он имеет сложное складчатое строение. Мозжечок — центр координации движений и равновесия — хорошо развит у всех птиц. Продолговатый мозг плавно переходит в спинной. У птиц 12 пар головных нервов (но одиннадцатая пара еще не четко отграничена от десятой пары). В спинном мозге птиц развиты плечевое и поясничное утолщения, а отходящие от них спинномозговые нервы при выходе из позвонков образуют плечевое и поясничное сплетения, ветви которых иннервируют мускулатуру соответствующих конечностей. Крупный головной мозг с более усложненным строением (особенно гистологическим) и соответствующие ему органы чувств обеспечивают птицам более высокий по сравнению с пресмыкающимися уровень нервной деятельности и более сложные формы поведения.

Зрение — основной рецептор дальней и ближней ориентации птиц. В отличие от других позвоночных среди них нет ни одного вида с редуцированными глазами. Глаза очень велики по относительным и абсолютным размерам: у крупных хищников и сов по объему они равны глазу взрослого человека. Увеличение абсолютных размеров глаз выгодно потому, что позволяет получить большие размеры изображения на сетчатке и тем самым яснее различить его детали. Относительные размеры глаз, отличающиеся у разных видов, связаны с характером пищевой специализации и способами охоты. У преимущественно растительноядных гусей и куриных глаза по массе примерно равны массе головного мозга и составляют 0,4—0,6% от массы тела, у ловящих подвижную добычу и высматривающих ее на больших расстояниях хищных птиц масса глаз в 2—3 раза превышает массу мозга и составляет 0,5—3% от массы тела, у активных в сумерках и ночью сов масса глаз равна 1—5% массы тела (Ф. Никитенко).

У разных видов на 1 мм² сетчатки находится от 50 тыс. до 300 тыс. фоторецепторов — палочек и колбочек, а в области острого зрения — до 500 тыс. — 1 млн. При разном сочетании палочек и колбочек это позволяет либо различать многие детали объекта либо его контуры при низкой освещенности. Основной анализ зрительных восприятий проводится в зрительных центрах головного мозга; ганглиозные клетки сетчатки реагируют на несколько стимулов: контуры, цветовые пятна, направления перемещений и т. д. У птиц, как и остальных позвоночных, на сетчатке есть участок наиболее острого зрения с углублением (ямкой) в его центре. У некоторых видов, питающихся преимущественно подвижными объектами, есть две области острого зрения: у дневных хищников, цапель, зимородков, ласточек; у стрижей лишь одна область острого зрения, и поэтому их способы ловли добычи на лету менее разнообразны, чем у ласточек. В колбочках находятся масляные капли

— цветные (красные, оранжевые, голубые и др.) или бесцветные. Вероятно, они выполняют роль светофильтров, повышающих контрастность изображения. Очень подвижный зрачок предотвращает излишнюю засветку сетчатки (при быстрых поворотах в полете и т. п.).

Аккомодация (наводка глаза на резкость) осуществляется изменением формы хрусталика и его одновременным перемещением, а также некоторым изменением кривизны роговицы. В области слепого, пятна (места вхождения зрительного нерва) расположен гребень — богатое сосудами складчатое образование, вдающееся в стекловидное тело. Основная его функция — снабжение стекловидного тела и внутренних слоев сетчатки кислородом и удаление продуктов метаболизма. Гребень есть и в глазах пресмыкающихся, но у птиц, видимо в связи с большими размерами глаз, он значительно крупнее и сложнее. Механическая прочность крупных глаз птиц обеспечивается утолщением склеры и появлением в ней костных пластинок. Хорошо развиты подвижные веки, у некоторых птиц несущие ресницы. Развита мигагельная перепонка (третье веко),двигающаяся непосредственно по поверхности роговицы, очищая ее.

У большинства птиц глаза расположены по бокам головы. Поле зрения каждого глаза составляет $150\text{--}170^\circ$, но поле бинокулярного зрения невелико и составляет у многих птиц лишь $20\text{--}30^\circ$. У сов и некоторых хищных птиц глаза смещаются к клюву и поле бинокулярного зрения возрастает. У некоторых видов с выпуклыми глазами и узкой головой (некоторые кулики, утки и др.) общее поле зрения может быть 360° , при этом узкие ($5\text{--}10^\circ$) поля бинокулярного зрения образуются перед клювом (облегчает схватывание добычи) и в области затылка (позволяет оценивать расстояние до приближающегося сзади врага). У птиц с двумя областями острого зрения они обычно расположены так, что одна из них проецируется в область бинокулярного зрения, а другая — в область монокулярного зрения.

Все птицы обладают цветным зрением, распознавая не только основные цвета, но и их оттенки и сочетания. Поэтому в оперении птиц так часто встречаются яркие цветные пятна, выполняющие функцию видовых меток. Острота зрения птиц, видимо, превосходит в несколько раз остроту зрения человека. Например, сокол сапсан видит двигающуюся добычу размером с галку на расстоянии около 1 км. Птицы различают не только перемещения предметов и их контуры, но и детали формы и окраски, рисунок и фактуру поверхностей. Поэтому зрительные восприятия используются птицами и для получения разнообразной информации об окружающем мире, и как важное средство при внутривидовом и межвидовом общении.

Орган слуха, подобно органу зрения, служит у птиц важным рецептором ориентации и общения. Анатомически орган слуха сходен с органом слуха пресмыкающихся, особенно крокодилов, но благодаря мелким преобразованиям функционально он не отличается от значительно более сложного и дифференцированного органа слуха млекопитающих. Внутреннее ухо птиц отличается от внутреннего уха крокодилов лишь несколько лучшим развитием улитки — удлиненного выроста круглого мешочка — и более сложным внутренним ее строением (увеличением числа чувствующих клеток). Возрастают размеры

полости среднего уха, а единственная слуховая косточка — стремечко — имеет усложненную форму, увеличивающую ее подвижность при колебаниях барабанной перепонки, имеющей у птиц куполообразную форму и большие размеры. Барабанная перепонка погружена ниже уровня кожи и к ней ведет канал — наружный слуховой проход, по краю которого у части видов птиц образуется складка кожи, — зачаток наружного уха (хорошо развит у сов). Контурные перья, прикрывающие наружный слуховой проход, по структуре отличаются от перьев близлежащих участков головы и служат не только для механической защиты слухового прохода, но и для организации звукового потока (могут приподниматься, выполняя роль рупора у открывшегося слухового прохода, или, наоборот, прижиматься, пропуская лишь звуковые волны ограниченного диапазона и т. п.).

Птиц с плохо развитым слухом, видимо, нет. Большинство видов слышит в большом диапазоне — от 30 до 20 тыс. Гц, т. е. примерно в диапазоне обостренного человеческого слуха; некоторые виды, вероятно, способны воспринимать и ультразвуки до 35—50 кГц, присутствующие и в их голосе. В этом диапазоне орган слуха проявляет особую чувствительность к биологически важным для данного вида звукам (сигналам своего вида, звукам, издаваемым более обычными пищевыми объектами или врагами, и т. п.). Многие птицы с большой точностью (2—3°) способны определять положение источника звука. Особенно высока точность звуковой локализации (около 1°) у сов, которые успешно ловят добычу «на слух», не видя ее. У немногих птиц (гуахаро из козодоеобразных, стрижи саланганы), гнездящихся в глубоких темных пещерах, обнаружена звуковая локация: издавая в слышимом, а не ультразвуковом, как летучие мыши, диапазоне (1,5—7 кГц) отрывистые звуки и улавливая их отражение, птицы в темноте облетают препятствия и находят свое гнездо.

Острый слух и способность к акустическому анализу сочетается у птиц со способностью издавать разнообразные звуки, несущие емкую и биологически важную информацию (звуки общения родителей и птенцов, сигналы тревоги, звуки и позы, регулирующие территориальные отношения, взаимоотношения партнеров и т. д.). Голос и слух обеспечивают возможности звукового общения не только между особями своего вида, но и между разными видами. Так, например, звук тревоги, изданный в лесу сойкой или сорокой, воспринимается как сигнал опасности птицами многих видов. Сходные по внешнему облику близкие виды (например, пеночки) обычно легко различаются по песням и позывам. Поэтому голос играет важную роль изолирующего механизма предотвращающего межвидовые скрещивания. Приобретение устойчивых отличий в позывах и песнях у разных популяций одного вида усиливает изоляцию (разобщение) этих популяций и в конечном счете может привести к их репродуктивной изоляции, т. е. к появлению новых видов. Запись сигналов тревоги или страха и последующее их воспроизведение позволяет отпугивать птиц от тех мест, где они в данный момент могут причинять ущерб (например, скворцов от вишневых садов и виноградников в период - созревания ягод, многих птиц от аэродромов и т. п.).

Основным звукопроизводящим органом птиц служит нижняя гортань; трахея резонирует (усиливает) звуки, а верхняя гортань, возможно, их несколько модифицирует. Некоторые птицы способны издавать так называемые

инструментальные звуки: щелканье клювом, свист воздуха в маховых (утки, стрепеты и др.) или рулевых (бекасы) перьях в полете, хлопки крыльями (голуби, козодои) и т. п. Дятлы издают громкую барабанную трель, ударяя клювом о сухой сучок. Эти сигналы также несут биологическую информацию и служат для общения.

Обычно считают, что обоняние у птиц развито слабо. При этом основываются на том, что почти у всех птиц обонятельные доли переднего мозга малы. Однако по сравнению с пресмыкающимися у птиц увеличивается поверхность носовой полости благодаря разрастанию носовых раковин и возрастает площадь обонятельного эпителия. Эти факты и данные пока немногочисленных экспериментов позволяют предполагать, что у некоторых птиц (питающиеся падалью хищники, кулики, утки, вероятно, дятлы, некоторые воробьиные и др.) обоняние развито достаточно хорошо и используется при поисках пищи. Так, утки влажный привычный корм обнаруживают по запаху на расстоянии до 1,5 м. У новозеландских киви обоняние служит ведущим рецептором при поисках корма (кстати, глаза у киви относительно очень малы).

Вкусовые почки (скопления чувствующих клеток, оплетенных нервными окончаниями) расположены в слизистой оболочке ротовой полости, на языке и у его основания. Вкус у птиц развит: многие виды распознают сладкое, соленое, горькое. В коже местами многочисленны свободные окончания чувствующих нервов или более сложные органы кожного чувства, представляющие собой скопления чувствующих клеток, оплетенных нервными окончаниями, и опорных клеток. Они обнаружены на оперенных и неоперенных участках кожи, на клюве и в ротовой полости, на задних конечностях. Некоторые из этих образований выполняют функцию термодетекторов (регистрируют изменения температуры тела), другие несут функцию рецепторов осязания (в частности, реагируют и на изменение положения перьев). У видов, добывающих корм в мягком грунте (кулики, гусеобразные, фламинго, удои и др.), многочисленные осязательные тельца расположены в специальных мельчайших углублениях на клюве и помогают в обнаружении добычи.

Лекция 7.

Сезонные ритмы птиц

Сезонное изменение условий жизни (погода, корм) в большинстве районов мира определяет годовую ритмику изменения состояния организма (в том числе уровня и характера метаболизма), поведения и популяционной организации птиц. Обуславливающая эту ритмику перестройка гормональной системы совершается по сигналам внешней среды. В умеренных и высоких широтах в качестве такого сигнала первостепенное значение имеет световой режим (изменение длины дня и ночи), в тропиках — чередование сухих и влажных периодов. Важными, но дополнительными сигналами служит обилие и ход погодных условий, количество и качество доступных кормов. Сроки, продолжительность и характер проявления отдельных фаз годового цикла различны у разных групп птиц и определяются климатическими особенностями заселенных ими районов, характером занимаемых

местообитаний и видовыми экологическими особенностями (пищевая специализации и способы добывания корма, продолжительность инкубации и постэмбрионального роста и т. д.). Можно выделить следующие основные периоды годового цикла.

1. Подготовка к размножению. Начало развития половых желез под воздействием увеличивающейся продолжительности дня. Перемещение к местам размножения с мест зимовок, у некоторых — формирование пар уже на зимовках или во время перелета. У части видов — завершение предбрачной линьки, начавшейся на зимовке.

2. Размножение. Занятие гнездовых участков, токовые явления, формирование пар, созревание половых клеток, постройка гнезд, откладка яиц, их насиживание и выкармливание птенцов. Он завершается, когда полностью оперившиеся и приобретшие способность к полету молодые птицы начинают самостоятельную жизнь, часто объединяясь в стаи. В этих стаях могут быть и взрослые и молодые, но связи между птенцами, и их родителями обычно обрываются (исключение: гуси, лебеди, журавли и др.).

3. Послегнездовая линька. У птиц после размножения идет полная послегнездовая линька, когда сменяется все оперение. У полигамных видов не участвующие в насиживании самцы начинают линьку вскоре после завершения яйцекладки. Линяющие самцы глухарей и тетеревов поодиночке держатся в глухих участках леса, а самцы (селезни) уток скапливаются на сильно заросших озерах иногда за десятки и сотни километров от мест размножения. Самки начинают линьку позже, когда птенцы уже подрастут; у них период линьки накладывается на конец периода размножения. Так же четко не разграничены во времени конец размножения и начало линьки у моногамных птиц. Взрослые начинают линьку в период завершения кормления птенцов (имматуронатные птицы) или (у матуронатных видов) когда птенцы подрастут и станут более самостоятельными. Завершение линьки у части видов заканчивается лишь на зимовке.

4. Период подготовки к зиме. Широкие кочевки в поисках корма, интенсивное питание. Изменяется характер обмена и происходит усиленное накопление жира. В поисках корма некоторые виды посещают биотопы, в которых в другое время года они не бывают. Утки и гуси кормятся на хлебных полях, журавли поедают оставшуюся картошку. На полях кормятся дрозды, голуби, тетерева и другие лесные птицы.

В этот период немногие виды птиц делают запасы корма. Кедровки— *Nucifraga caryocatactes* выклевают из шишек орешки кедра и закапывают их в мох, прячут между камнями и корнями иногда на расстоянии нескольких километров от кедровников. Часть запасов потом используется самими птицами, часть поедают мышевидные грызуны и насекомые, часть семян прорастает. Естественное возобновление кедра идет практически только таким путем сойки запасают желуди дуба, орешки бука, на примыкающих к лесу полях собирают и прячут в лесу мелкую картошку. Свои запасы сойки разыскивают и используют в течение всей зимы. За счет прорастания уцелевших «запасов желудей и орешков идет естественное возобновление дуба и бука на гарях и вырубках.

Поползни прячут орешки бука, семена клена, вяза, липы в трещинах коры.

Воробьиный и мохноногий сычи — *Glaucidium passerinum* и *Aegolius funereus* осенью прячут в дуплах и искусственных гнездовьях трупы мышевидных грызунов. В одном дупле иногда бывает до 50—80 трупов. Эти запасы используются зимой, когда выпавший снег затрудняет отлов зверьков. В этих случаях запасами пользуется та же особь, которая их спрятала. Обнаружению запасов, вероятно, помогает память и обоняние. В последние годы было установлено, что кочующие осенью стайки синиц (гаички, московки, хохлатые синицы), насытившись, продолжают поиски корма и прячут мелкие семена, ягоды можжевельника, куколок насекомых в трещины коры, под наросты лишайника на стволах и ветвях. Эти запасы используются в период зимней бескормицы другими особями этих видов. В отличие от млекопитающих среди птиц нет видов, которые бы полностью удовлетворяли свою потребность в пище зимой только за счет запасов; тем не менее запасание кормов облегчает зимовку.

Этот период годового цикла завершается перемещениями птиц на места зимовок; эти перемещения описываются ниже.

5. Зимовка. Популяции каждого вида размещаются в ранах, обеспечивающих их пищей и защитными условиями. Чаще в районе зимовок птицы совершают небольшие кочевки; у части видов (гусеобразные, некоторые воробьиные) отчетливо выражены суточные перемещения с мест кормежки на места отдыха и обратно. Многие морские птицы в этот период широко кочуют по океану, разыскивая скопления корма (трубноносые, чистиковые). Границу между зимовками и следующим периодом годового цикла — подготовкой к размножению — провести трудно: у части видов еще на зимовках начинается предбрачная линька, идет формирование пар (некоторые утки и гуси и др.), начинают проявляться токовые явления; зимовочные кочевки постепенно перерастают в направленную миграцию к местам гнездования.

Практически все пресмыкающиеся и многие млекопитающие на неблагоприятные сезонные изменения условий жизни отвечают однозначно — снижением активности и впадением в анабиоз. Птицам это не свойственно. Однако американские козодои — *Phalaenoptilus nuttallii* впадают в настоящую спячку, продолжающуюся 2—2,5 месяца: у забившейся в расщелину птицы температура тела снижается до 18—19°, замедляется 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, улетаая 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 улетаая 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 СНГ оседлы дятлы, синицы, многие вороновые, воробьи, 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, воробьиных зимуют в южных районах СНГ 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 СНГ (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 — *Sterna patadisea* зимуют у побережья Австралии, пролетая лишь в одну сторону до 1-6—18 тыс. км. Почти такой же пролетный путь у гнездящихся в тундрах Сибири бурокрылых ржанок — *Charadrius dominica*, зимующих в Новой Зеландии, и у колюче-хвостых стрижей — *Hirundapus caudacutus*, 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 воробьиные 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 — *Dendroica*, мигрируя над океаном, способны пролетать 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 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 воробьиные, 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 славков 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 рефлексам 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 совершавших 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 воробьиные) 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 отступления 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.

Лекция 8. Размножение и развитие птиц

Соотношение желтка и белка в яйцах разных групп птиц варьирует. Так, у воробьиных птиц желток составляет 10—25%, а белок 70—80% от массы яйца, у гусей массы желтка и белка сходны и составляют примерно по 44% от массы яйца. Желток служит основным запасом питательных веществ, которые идут на формирование тканей зародыша и обеспечивают основные энергетические затраты, а частично — и потребность в воде, белковая оболочка служит в основном источником необходимой для развития зародыша воды и отчасти добавочным резервом энергетических веществ. Химический состав белка и желтка варьирует у разных групп. В среднем в яйце птиц содержится (%):

	В желтке	В белке
Воды	40-56	85—90
Жиров и липоидов	30—40	1—3
Протеинов	15—20	10-15
Углеводов	Следы	0,5—1
Минеральных веществ	1—3	0,5—1,5

Скорлупа на 92—95% состоит из кристаллов углекислого кальция, небольшого количества углекислого магния, фосфорнокислых кальция и магния и 3—5% органических веществ. У мелких птиц масса скорлупы составляет 5—10% от общей массы яйца, у крупных и тяжелых птиц скорлупа толще и может составлять до 15—20% массы яйца. Тончайшие поры, пронизывающие скорлупу, обеспечивают доступ кислорода к развивающемуся зародышу. По мере развития зародыша часть солей из скорлупы переходит в его кровяное русло и используется на формирование скелета. При этом содержание солей внутри яйца возрастает в 4—5 раз, а скорлупа становится более хрупкой, что облегчает выклев птенца. У большинства птиц скорлупа окрашена пигментами, которые выделяются железистыми клетками яйцевода. Окраска может быть однотонной или пятнистой. У части наземно гнездящихся видов (например, у некоторых куликов и др.) скорлупа окрашена под фон субстрата. У многих видов, откладывающих яйца в дупла и норы, скорлупа белая (ракшеобразные, дятлы и др.).

У самых мелких птиц — некоторых колибри, имеющих массу 1,6—1,8 г, масса яйца около 0,2 г, у африканского страуса и крупных пингвинов масса яйца составляет около 1,5% массы самки, а у куликов и мелких воробьиных птиц — до 15—20%. Плодовитость птиц заметно меньше плодовитости пресмыкающихся, что связано с уменьшением эмбриональной и постэмбриональной смертности благодаря

разнообразным формам заботы о потомстве. Крупные хищники, пингвины, кайры и мелкие виды колибри кладут одно яйцо. У голубей, стрижей, мелких пингвинов и чистиковых, крупных колибри, журавлей, козодоев в кладке два яйца. Три яйца откладывают рябки и большинство чаек. У куликов в кладке обычно четыре яйца. Большинство воробьиных откладывают по 5—8 яиц, утки — по 6—14 яиц и т. п. У дневных хищников и сов размеры кладки возрастают при обилии пищи. Самые крупные кладки — до 22 яиц — бывают у серой куропатки и перепела. Большие кладки—до 10—15 яиц — известны для некоторых мелких воробьиных: синиц, крапивников и др.

Размножение каждого вида птиц приурочено к определенному сезону года так, что рост птенцов происходит в наиболее кормный период. В умеренных и северных широтах размножение начинается в конце весны — первой половине лета, в тропиках оно приурочено к периоду дождей или (у некоторых рыбадных видов), наоборот, к периодам засухи. В умеренных и северных широтах увеличение длины светового дня вызывает секрецию гипофизом гонадотропных гормонов, под воздействием которых в половых железах начинается формирование половых клеток. Окончательное созревание половых клеток и непосредственное начало размножения (оплодотворение и откладка яиц) определяется комплексом факторов: благоприятными температурами, достаточным количеством корма, наличием подходящих мест для гнездования, присутствием полового партнера.

У всех птиц в той или иной степени выражен половой диморфизм. Наиболее отчетливо он проявляется у многих куриных, гусеобразных, воробьиных, когда самцы заметно крупнее самок, более ярко окрашены, иногда имеют более громкий голос и сложную песню. У других птиц он выражен лишь в том, что самцы несколько крупнее самок (у хищных птиц и сов самки крупнее самцов). У большинства видов самец и самка на период размножения образуют пару; у орлов, лебедей, гусей, крупных цапель пары сохраняются несколько лет, иногда до гибели одного из партнеров, у других, например у многих уток, лишь в период откладки яиц. Всех этих птиц называют моногамами. У меньшего числа видов — полигамов — пары не образуются даже на короткое время и спаривание происходит при кратковременных встречах самцов и самок; обычно у них особенно резко выражен половой диморфизм. К полигамам относятся глухари, тетерева, павлины, кулики турухтаны, колибри и др.

Размножение у всех птиц начинается брачными играми или током. Его проявления необычайно многообразны: это и звучная песня воробьиных птиц, и пляски журавлей, и барабанная дробь дятлов, стучащих клювом по сухому сучку, и громкие крики сов, и тяга вальдшнепа и т. д. У моногамов в брачных играх в той или иной степени принимают участие оба партнера, но самец токует более интенсивно. У немногих видов, например у куликов плавунчиков, токует самка; они крупнее самцов и ярче окрашены. У полигамов токует только самец, у некоторых видов собирающиеся группами (тетерева, турухтаны и др.). Токовые явления облегчают встречу самца и самки, способствуют формированию пары (у моногамов), обеспечивают физиологическую подготовку партнеров к спариванию. Отчетливо выраженная видоспецифичность токовых явлений (поз и общего характера поведения, издаваемых звуков) предотвращает межвидовую

гибридизацию.

В период тока идет и постройка гнезда. У моногамов его строят оба партнера или только самка, а самец иногда подносит строительный материал. У полигамов гнездо строит только самка. Характер гнезд и их расположение в классе птиц необычайно разнообразны, но у каждого вида в соответствии с его экологическими особенностями гнезда относительно однотипны. Лишь очень немногие птицы гнезд не строят, откладывая яйца прямо на землю (козодои, некоторые кулики) или на уступы скал (кайры). Устилают лунку на земле подстилкой из растительной ветоши куриные и кулики, чайки, совы и др. После завершения кладки самки уток и гусей, выщипывая у себя на брюшке пух, выстилают им гнездо; при уходе на кормежку закрывают яйца пухом.

В развилке ветвей небрежные гнезда из набросанных сухих веток со скудной травянистой выстилкой устраивают аисты, цапли, бакланы, вороновые; иногда они сооружают их в заламах тростника, на скалистых уступах или на земле. Особенно искусно строят гнезда многие воробьиные птицы, помещая их в развилке ветвей или на земле. Плотная чаша гнезда свивается из сухих травинки и тонких веточек, а изнутри выстилается мягкими стебельками, мхом, подобранными перьями и шерстью. Некоторые птицы, например зяблики, для маскировки гнезда вплетают в его наружные стенки лишайники и кусочки коры. Певчие дрозды промазывают лоток смоченной слюной трухлявой древесиной, а другие дрозды укрепляют стенки грязью. У некоторых видов гнездо представляет собой плотный шар с толстыми стенками и боковым входом, построенный в развилке ветвей (крапивник, длиннохвостая синица) или подвешенный к тонким веточкам дерева (синица ремез, многие тропические ткачики и др.).

Дятлы долбят дупла, на дно которых без всякой подстилки откладывают яйца. Дятловые и естественные дупла занимают многие птицы, устраивающие на дне гнездо: некоторые утки, голуби, совы, стрижи, различные, воробьиные. Самцы птиц носорогов замазывают вход в дупло грязью, оставляя лишь небольшое отверстие, через которое кормят насиживающую самку. Многие ласточки лепят гнездо из комочков грязи, скрепляя их липкой слюной. Стрижи саланганы устраивают гнездо только из быстро густеющей на воздухе слюны. Мелкие трубконосы, тупики и топорики, зимородки, шурки, береговые ласточки и другие птицы роют норы длиной до 1—2 м и даже больше; в конце норы строится гнездо или яйца откладываются прямо на землю. В степях и пустынях каменки, огари и пеганки гнездятся в норах грызунов и промоинах обрывов. Немногие птицы (лысухи, поганки, некоторые крачки) устраивают плавающие гнезда из сухих стеблей и водорослей, размещая их в зарослях надводной растительности.

Гнездо защищает кладку, насиживающую птицу и вылупившихся птенцов от врагов и неблагоприятных погодных условий. Защитные качества гнезда тем выше, чем искуснее оно построено и чем оно недоступнее. Так, в Подмосковных лесах, где бывает много людей и ведется выпас скота, гибнет до 40—50% гнезд, расположенных на земле и низких кустах, до 20—30% гнезд на деревьях и лишь 5—10% гнезд в дуплах. Частое спугивание насиживающих птиц повышает гибель яиц и птенцов, так как облегчает обнаружение гнезд различными хищниками (воронами, сороками, кошками и др.). Гнезда существенно улучшают условия инкубации, ибо

колебания температуры в них значительно меньше, чем во внешней среде.

Практически все птицы насиживают яйца, т. е. обогревают их. Не насиживают кладок лишь сорные куры — *Megapodiidae*: необходимое для развития зародыша тепло образуется при гниении растительной ветоши объемистого «гнезда». У полигамов насиживают только самки; у моногамов в насиживании принимают участие оба партнера, сменяющий друг друга на гнезде (чайки, многие воробьиные и др.), либо насиживает только самка, а самец ее кормит и охраняет район гнезда (совы и дневные хищники, часть воробьиных). У насиживающих птиц на брюшке выпадают перья и пух и образуется наседное пятно — участок голой кожи с сильно развитыми кровеносными сосудами, которым птица прижимается к яйцам. Наседных пятен бывает 2—3 или одно большое. Теплоизоляционные качества гнезда и наличие наседных пятен обеспечивает хорошее прогревание яиц: температура кладки достигает 36—38° С. Не образуется наседных пятен у гусеобразных, но их отсутствие компенсируется обильной пуховой выстилкой гнезда. Гнездящиеся на льдах Антарктиды императорские пингвины держат свое единственное яйцо на лапах, прикрывая его сверху складкой кожи брюха; при температуре воздуха в—5—10° С температура внутри яйца равна +36—37° С.

Большинство птиц начинает интенсивное насиживание после откладки всех яиц, и поэтому вылупление птенцов проходит более или менее одновременно. У дневных хищников, сов и некоторых других птиц насиживание начинается после откладки первого яйца. Соответственно вылупление птенцов идет постепенно и при больших кладках растягивается на 5—10 дней. Продолжительность инкубационного периода зависит от размеров яйца и птицы, от типа гнезда и интенсивности насиживания. Мелкие воробьиные насиживают 11—14 суток, ворона — 17, ворон — 19—21, чирок трескунок — 21—24, кряква — 26, лебеди 35—40 суток и т. д. Наибольшая продолжительность насиживания — около двух месяцев — у крупных пингвинов, альбатросов, грифов.

Развитие. Ко времени откладки яйца уже образуется плавающий на желтке зародышевый диск. Дальнейшее развитие возобновляется лишь после начала насиживания. В центральной части зародышевого диска образуется утолщение — первичная полоска, в которой происходит формирование трех зародышевых листков: эктодермы, мезодермы и энтодермы. Далее идут два параллельных процесса: разрастание краев зародышевого диска, приводящее к образованию зародышевых оболочек и к обрастанию желтка, и развитие зародыша, формирующегося в области первичной полоски.

Уже в первые сутки из энтодермы формируется хорда, а лежащая над ней полоска эктодермы превращается в нервную трубку, на переднем конце которой появляются вздутия — мозговые пузыри. По бокам хорды и нервной трубки мезодерма дифференцируется на сомиты и начинают формироваться целом, кровеносные сосуды и сердце, пищеварительная трубка с пятью парами жаберных щелей в области глотки, которые вскоре зарастают, и т. д. Зародыш обособляется от периферических участков зародышевого диска. Далее образуется клюв, появляются зачатки конечностей. На второй-третий день инкубации, одновременно с формированием кровеносных сосудов в теле зародыша, густая сеть капилляров — сосудистое поле — образуется в периферийных частях зародышевого диска. Они

сливаются в желточные вены, впадающие в сердце; по ним питательные вещества желтка поступают в кровоток зародыша. Одновременно формируются зародышевые оболочки — серозная и амниотическая. Как вырос задней кишки зародыша образуется аллантоис, растущий между амнионом и серозной оболочкой.

К концу инкубационного периода желточный мешок с остатками желтка втягивается в брюшную полость, зародыш прорывает зародышевые оболочки и, высунув клюв в воздушную камеру, начинает дышать легкими; кровоснабжение аллантоиса прекращается. Затем птенец при помощи «яйцевого зуба» — известкового бугорка на конце клюва — надкалывает изнутри скорлупу, постепенно расширяет щель и выползает из скорлупы и зародышевых оболочек. От проклева скорлупы до выхода из яйца у мелких птиц проходит несколько часов, у более крупных — 1—3 суток. При вылуплении взрослая птица сидит на гнезде, обогревая кладку.

По степени физиологической зрелости птенцов в момент вылупления всех птиц можно разделить на две группы: зреловылупляющиеся — матуранатные (выводковые) — и незреловылупляющиеся — имматурганатные (птенцовые). Матуранатные птенцы опушены и зрячи; обсохнув, они могут хорошо бегать, а водные — плавать и даже нырять; вскоре после вылупления они покидают гнездо и кочуют, самостоятельно питаясь. Роль взрослой птицы сводится к защите выводка, периодическому обогреву птенцов (терморегуляция проявляется уже в первые 1—3 дня после вылупления) и помощи в поисках пищи. Подражание водящей выводок взрослой птице позволяет птенцам выработать навыки поиска и схватывания добычи, уклонения от опасности и т. п. К этой группе относятся наземные и водные птицы: страусы, тинаму, гусеобразные, курообразные (за исключением гоацина), журавли, пастушки, дрофы, большинство куликов.

Имматурганатные птенцы выходят из яйца беспомощными, слепыми, голыми или слабо опушенными. В гнезде остаются долго: у воробьиных птиц — 10—12 дней, у трубконосых — до 2 месяцев и более; выкармливаются и обогреваются родителями. В первые дни жизни имматурганатные птенцы на любое раздражение отвечают однозначно требованием корма: открывают клюв и пищат. Лишь позже, когда у них прорезаются глаза и открываются наружные слуховые проходы (на 4—7-й день), их поведение усложняется; они требуют корм лишь при появлении у гнезда взрослых птиц, а при любых других раздражениях затаиваются на дне гнезда. В первую половину гнездовой жизни имматурганатные птенцы пойкилотермны: их температура целиком зависит от температуры среды. Поэтому взрослые птицы интенсивно обогревают птенцов. Если же взрослые птицы надолго оставляют гнездо, то, особенно при холодной погоде, температура тела птенцов снижается, уменьшается число дыханий и пульс и птенцы впадают в состояние анабиоза, не реагируя на раздражения. Когда вернувшаяся взрослая птица нагреет птенцов, уровень обмена веществ и их активность вновь возрастают. Эта особенность обеспечивает возможность быстрого роста птенцов, так как питательные вещества корма не расходуются на терморегуляцию, а идут только на рост тела. При интенсивном кормлении и обогреве за сутки птенцы у многих видов увеличивают массу на 20—50 %!

Интенсивность выкармливания птенцов у большинства видов велика.

Так, пара больших пестрых дятлов своим 5—6 птенцам за сутки приносит 150—250 порций корма, пара больших синиц приносила своим 14 птенцам до 500 порций корма в день и т. п. В первые дни родители носят птенцам мягкую, легко усваиваемую пищу (синицы в первый-второй день кормят птенцов пауками). Во второй половине гнездовой жизни у птенцов разворачивается оперение и постепенно устанавливается терморегуляция. Они покидают гнездо оперенными, уже достигнув массы и размеров взрослых птиц, активным, хотя еще неуверенным полетом. После вылета родители некоторое время (1—2 недели) продолжают кормить птенцов. В это время, подражая взрослым, птенцы вырабатывают свойственный данному виду стереотип поведения: приемы поиска и схватывания добычи, реакции на опасность и т. п. К имматуронатным относятся голуби, попугаи, стрижеобразные, дятлообразные, воробьиные; из водных птиц типично имматуронатными будут только пеликанообразные (веслоногие).

Довольно много птиц составляют промежуточную группу. Птенцы гагар и поганок вылупляются опушенными и зрячими, способными сразу же хорошо плавать и нырять, но родители их кормят до подъема, на крыло. Опушенные и зрячие птенцы большинства чаек быстро покидают гнезда, но родители кормят их и после подъема на крыло. У трубконосых и большинства чистиковых птиц оперенные и зрячие птенцы остаются в гнезде и получают корм от родителей, пока не достигнут размеров взрослых и не приобретут способность к полету. У сов и дневных хищников птенцы вылупляются опушенными и слепыми, но прозревают быстро, иногда в день вылупления; они тоже выкармливаются родителями в гнездах до подъема на крыло. В отряде голенастых (аистообразных) у цапель птенцы вылупляются голыми, уже после вылупления прорезаются глаза и развивается эмбриональный пух, после чего птенцы при опасности могут покидать гнездо и прятаться поблизости. У аистов птенцы вылупляются зрячими и покрытыми пухом, в гнезде остаются до подъема на крыло. Таким образом, в промежуточной группе представлены все переходы между матуронатным и имматуронатным типами развития.

Вероятно, первичным для птиц был матуронатный тип развития, отличающийся от развития пресмыкающихся лишь тем, что забота взрослых о птенцах резко уменьшала постэмбриональную смертность, а периодические обогревы и помощь в поисках пищи способствовали ускорению роста. Позже возникшая имматуронатность ускорила постэмбриональный рост благодаря интенсивному выкармливанию и позднему приобретению терморегуляции. Поэтому имматуронатные птицы быстрее завершают свое развитие. Например, птенцы вороновых достигают размеров взрослых и приобретают способность к полету в возрасте 20—30 дней, а у сходных с ними по размерам матуронатных птиц — лишь в возрасте 40—60 дней (гусеобразные, пастушковые и др.).

Лекция 9.

Миграции птиц

Население птиц земного шара находится в непрерывном движении. О

масштабах этого движения свидетельствуют следующие цифры: в течение только одной ночи поле зрения локатора пересекают 2×10^7 мигрирующих птиц!

Конечно, мигрируют не только птицы. Известны миграции насекомых, рыб, рукокрылых, копытных, китообразных. Однако у птиц миграции выражены более значительно и носят более общий характер. Преимущества, которые получают птицы благодаря полету и своей способности быстро преодолевать по воздуху огромные пространства, ставят птиц в особые условия по отношению ко всем остальным представителям животного мира. Птицы широко используют эту возможность, и в их жизни миграции имеют огромное значение. Предполагают, что миграций птиц возникли десятки миллионов лет назад под влиянием глобальных изменений климата. Виды-уроженцы разных местностей перемещались, покрывая земной шар, и возникшие благодаря этому миграции стали повторять исторические пути расселения этих видов.

Миграции при всем их многообразии служат одной цели — благодаря им птица перемещается в экологически благоприятные условия. В этом смысле особенно значимы дальние перелеты, осуществляемые дважды в году с наступлением неблагоприятного сезона. Если бы птицы северного полушария вели оседлый образ жизни, их численность и видовое многообразие были бы низкими, так как зимой сказывались бы резкий недостаток корма и холодные температуры, неблагоприятные для большинства птиц. В то же время летом благоприятные экологические условия северного полушария недоиспользовались бы. Миграции разрешают эту проблему таким образом, что северные биотопы заполняются птицами летом, в благоприятное для размножения время года, и освобождаются от птиц зимой.

В прошлом дальние миграции рассматривались как жестко фиксированные, наследственно закрепленные перемещения птиц по территории планеты, отражающие экологические условия далеких эпох. Именно так объяснялись направления миграции, пересекающие непригодные для жизни области — водные пространства для сухопутных птиц, пустыни — для лесных видов и т. д.

По мере того как накапливался фактический материал, эти взгляды все чаще ставились под сомнение. В своей работе 1930 г. Э. Майр и В. Майзе высказались за преимущественно адаптивное, экологическое значение миграций. Позднее экологические подходы нашли свое отражение в монографии советского орнитолога А. Н. Промптова «Сезонные перелеты птиц», предложившего рассматривать миграции птиц как общебиологическое явление, в анализе которого должен учитываться весь комплекс событий, имевших место не только в прошлом, но и главным образом в настоящем.

Эколого-географическое и эколого-физиологическое изучение миграций, предпринятое в послевоенные годы, дало огромный фактический материал, освещающий адаптивное значение миграций в жизни птиц. Была установлена экологически оправданная изменчивость миграций применительно к виду, популяции и даже отдельной особи. Монография немецкого орнитолога Е. Шюца «Основы учения о перелетах» обобщила все накопленные к этому времени сведения о перелетах. Многолетний опыт изучения миграций птиц в Прибалтике в рамках комплексных программ с участием широкого круга орнитологов был отражен в

монографии Э. В. Кумари «Миграции птиц» (1975).

Советский орнитолог А. В. Михеев специальное внимание уделил экологическим аспектам зимовок и показал биологическое значение перелетов в монографии «Роль факторов среды в формировании сезонных миграций птиц Восточной Палеарктики» (1964), где обобщил весь известный в то время материал об использовании птицами зимовок в различных регионах земного шара. Выяснилось, что общая картина распределения зимовочных территорий носит четко выраженный экологический характер. Работы Ю. А. Исакова и Т. П. Шеваревой, обработавших данные кольцевания по водоплавающим птицам, привели к открытию географических популяций у мигрирующих видов, основанных на использовании различных мест гнездования и зимовки, а также различных пролетных путей. Оказалось, что экологически близкие виды представлены сходным с миграционной точки зрения набором географических популяций.

Важным результатом было установление межпопуляционных и внутривидовых различий миграционного распределения птиц во времени и пространстве. Оказалось, что широтные популяции имеют общие места зимовок и миграционные пути, тогда как у популяций, размещенных по долготе, они существенно различаются. Были установлены половые, возрастные и индивидуальные различия сроков и путей миграций.

Формы проявления миграционного состояния, его основные эколого-физиологические характеристики, регуляторные механизмы, связанные с внешними и внутренними факторами, стали предметом особого внимания крупных орнитологических коллективов, работающих на орнитологических станциях Хиддензее Радольфцель (ФРГ), Рыбачий (Россия) и ряда других. Эти исследования выявили адаптивную природу миграционного состояния, различные аспекты которой нашли свое отражение в соответствующих томах монографии «Биология птиц» (1971—1975) крупных специалистов в этой области Д. Фарнера и Д. Кинга, а также в книге В. Р. Дольника «Миграционное состояние птиц» (1975).

Все эти усилия привели к пересмотру представлений о миграциях птиц как об исторически сложившейся системе, отражающей экологические условия далеких эпох и никак не корректируемой условиями жизни сегодня. Новые подходы рассматривали миграции как адаптивное явление, обеспечивающее существование птицы в сложных, постоянно меняющихся условиях сегодняшнего дня, и допускающее исторически сложившееся прошлое лишь в той мере, в какой оно не мешает настоящему. В наиболее полном и обобщенном виде эти новые представления выразил В. Р. Дольник в виде следующих основных положений:

- миграции в различных группах и у разных видов возникают самостоятельно как адаптация к сезонности климата, расселению и увеличению численности;
- птицы как класс в целом преадаптированы к миграциям и обладают всеми необходимыми компонентами миграционного состояния, координируемыми и синхронизируемыми отбором;
- современные популяции ряда видов в порядке индивидуальной изменчивости продуцирует весь диапазон — от оседлых особей до развитых мигрантов, и благодаря этому способны стремительно менять свой миграционный статус при изменении давления отбора.

Выработке перелетности способствует ряд биологических особенностей птиц: возможность быстрых и дальних перемещений в воздушной среде (полет), высокая скорость метаболизма, способность к ориентации, строгая окологодная цикличность размножения и линьки, делающая популяцию на определенную часть года свободной от продуктивных процессов и привязанности к гнездовым территориям.

Для дальних мигрантов особенно характерны высокая скорость и дальность перемещения. Птицы сохраняют правильную ориентированность передвигаясь при пересечении водных преград и других экологических барьеров, лишенных видимых ориентиров. Многие дневные птицы мигрируют ночью, что требует серьезной перестройки суточных и эндогенных циклов.

Решение этих задач требует от птиц особых физиологических и поведенческих адаптаций. Миграционное состояние занимает особое место в годовой смене сезонных явлений у птиц. Осеннее миграционное состояние наступает вслед за постювенальной или послебрачной линькой (иногда предшествует им), а весеннее миграционное состояние развивается вслед за предбрачной линькой (если она имеется) и во многих отношениях совмещается с физиологической подготовкой к размножению.

У перелетных птиц в период миграций увеличивается масса тела, развивается гиперфагия (потребление пищи сверх необходимого для поддержания жизнедеятельности), откладывается большое количество жира, формируется миграционный полет (в клетках его заменяет миграционное беспокойство), ориентированность движения в направлении миграции, образуются особые суточные ритмы пищевого и миграционного поведения в зависимости от уровня жировых резервов, утрачивается территориальность, усиливается стайность. Эти признаки присущи всем, изученным видам перелетных птиц и у оседлых не встречаются в полном наборе.

Период, в течение которого заканчиваются предшествующие фазы готового цикла (предбрачная линька весной, послебрачная и постювенальная осенью) и птицы переходят от немиграционного состояния к миграционному, называется пред-миграционным периодом. В предмиграционный период у птиц происходят следующие этапы формирования миграционного состояния: 1) увеличение потребления пищи сверх уровня, необходимого для поддержания обычной жизнедеятельности (гиперфагия); 2) преобразование избыточных питательных веществ в жиры (липогенез); 3) последовательная, в течение ряда дней, аккумуляция избыточных жиров в жировых депо тела птиц (отложение жира); 4) отключение или угнетение обратной связи между жировыми резервами и аппетитом, что позволяет, сохранять избыточное потребление пищи при прогрессирующем ожирении; в другие сезоны переедание в один день влечет за собой недоедание на следующий день; 5) сохранение высокого коэффициента утилизации пищи, невзирая на увеличение ее потребления; 6) особый ритм распределения кормовой активности в течение дня; в дальнейшем формирование особого суточного ритма кормежки, связанного с ритмом двигательной активности; 7) постепенное повышение уровня двигательной активности, формирование особого миграционного ритма двигательной активности.

Миграционный полет потребовал перестройки многих фундаментальных

морфологических и физиологических систем в организме птицы. В полете в качестве источника энергии используются жиры, которые выгодны как энергетически, так и благодаря побочным эффектам: возможности запасаания их в теле в больших количествах, высокой скорости окисления, обилия образующийся при окислении метаболической воды и отсутствия продуктов распада, затрудняющих работу мышц и выделительной системы.

Энергия полета у птиц в 3—4 раза выше энергии существования (т. е. того количества энергии, которое птица тратит в своей обычной жизнедеятельности) и в 12—16 раз выше основного обмена (т. е. такого расхода энергии, при котором он минимален). У высокоадаптированных к экономному полету видов птиц (ласточки, стрижи), энергия полета ниже этих значений и приближается к расходу энергии при обычной жизнедеятельности.

В период миграций птицы довольно точно находят дорогу на зимовки и обратно, определяя направление движения относительно стран света в одних случаях и азимут движения на основе сравнения координат двух точек на поверхности земли — в других.

Развитие миграционного состояния начинается еще до наступления благоприятных для этой фазы годового цикла условий. Некоторые виды осенью улетают на зимовки задолго до наступления неблагоприятных условий, весной у оседлых птиц рост гонад начинается в конце зимы и заканчивается как раз тогда, когда внешние условия позволяют приступить к размножению; перелетные птицы, зимующие в тропиках, или близких к ним областях, формируют весеннее миграционное состояние в условиях, значительно отличающихся от будущих мест гнездования.

Птицы получают сигналы из внешней среды, позволяющие предвещать сезонные изменения первичных экологических факторов как в отношении места, где находится птица, так и в отношении удаленных территорий. Эти сигналы должны из года в год повторяться в одно и то же время, иметь определенную связь с широтой местности и предупреждать об изменении первичных экологических факторов среды. Роль такого сигнала выполняет длина светлой части суток.

В. Роуэн отловил зимой в Канаде сизых юнко (гнездятся на Аляске), поместил их в клетках прямо на открытом воздухе. Одних птиц (контрольных) содержали в клетках при естественной длине дня, других — при искусственно продленном с помощью электрического освещения. Невзирая на зимний холод, юнко, жившие в условиях продленного дня, начали подготовку к весенней миграции и размножению. У них наблюдались увеличение массы тела, предмиграционное отложение жира, миграционное беспокойство и рост гонад. У птиц, живших в естественной обстановке короткого зимнего дня, состояние не менялось до весны. Затем они в положенные сроки тоже начали подготовку к весенней миграции и размножению; продолжительность естественного светового дня в это время также увеличилась. Хотя увеличение продолжительности дня на небольшой отрезок времени безразлично птицам, но оно сигнализирует о приближающихся изменениях в природе, и птицы реагируют на этот фактор, меняя течение многих физиологических процессов.

Увеличивающийся весной световой день информирует птиц об

астрономическом календаре, позволяя, во-первых, синхронизировать годовой цикл особи с годовым циклом внешних условий, во-вторых, синхронизировать индивидуальные циклы особей внутри популяции, в-третьих, начинать подготовительные к различным сезонным биологическим явлениям процессы до наступления благоприятных для этих фаз годового цикла внешних условий, в-четвертых, определять благоприятные для отлета с зимовок или из мест гнездования сроки, несмотря на отличие внешних условий в местах зимовок и гнездования.

У типичных перелетных птиц умеренных широт экспериментальное или происходящее естественным образом увеличение длины светового дня с декабря по март вызывает весь комплекс весенних процессов: предбрачную линьку, увеличение размеров гонад, пение, увеличение двигательной активности, отложение в теле жировых резервов. Первая фаза этих процессов осуществляется еще на зимовках и во время весенней миграции под контролем одной только длины дня. Фотопериодический контроль заканчивается с прибытием на места гнездования. В это время и другие факторы начинают контролировать сроки окончания миграции и начало размножения: ранний или поздний ход весны, обеспеченность гнездовым участком, наличие благоприятных условий, плотность популяции, наличие партнера, сексуальное поведение партнера и т. п.

Спустя определенное время после начала фотостимуляции у большинства перелетных птиц умеренных широт развивается нечувствительность (рефрактерность) регуляторов весеннего состояния к изменению длины дня. Развитие рефрактерности обеспечивает окончание размножения в середине лета (когда длина дня велика) и освобождает вторую половину лета для послебрачной линьки и подготовки к осенней миграции.

Весной, когда происходят стимуляция и синхронизация с астрономическим календарем весенних миграционных процессов и процессов, связанных с размножением, определяются и сроки последующих фаз годового цикла — послебрачной линьки и осеннего миграционного состояния. Наступление этих фаз годового цикла у птиц становится возможным благодаря наличию у них эндогенного годового ритма, который формируется на основе эндогенных суточных (циркадных) ритмов. Во время фотопериодического контроля весной включаются системы, способные к автономному отсчету длительных отрезков времени, по окончании которых реализуются линька и осенняя миграция. Это указывает на существование эндогенного компонента годовой цикличности, или эндогенного годового ритма, подобно тому как существует циркадный эндогенный компонент в суточных ритмах. Птицы способны осуществлять хотя бы часть годовых циклов в константных условиях, приводя в соответствие эндогенный годовой ритм с циклом внешних условий по крайней мере раз в год, например весной, во время фотопериодической регуляции.

Остальная часть годового цикла осуществляется свободным ходом эндогенного ритма.

Локализация и принцип действия фотопериодических регуляторов до конца не выяснены. Установлено, что световые сигналы, воспринимаемые глазом или внемозговыми рецепторами, поступают в гипоталамус. В основе фотопериодического регулятора лежит эндогенная, циркадная периодичность

световых и темновых фаз процессов нейросекреции в гипоталамусе. Начало светлой части суток контролирует начало световой фазы нейросекреции, а начало периода темноты контролирует начало темновой фазы процесса. Секреция и разрушение нейросекретов в гипоталамусе происходят периодически. Синтез и транспорт нейросекретов в гипофиз происходят в течение темновой фазы. Световая фаза разрушает нейросекрет, не успевающий покинуть гипоталамус. Нейросекреты гипоталамуса вызывают секрецию в гипофизе и других железах внутренней секреции. Гипофиз и другие железы начинают особым образом продуцировать гормоны, под влиянием которых наступают изменения в метаболизме и поведении птиц.

Эксперименты с разрушением различных зон гипоталамуса показали, что в зависимости от того, какая зона разрушена, действие увеличивающейся длины дня приводит либо к миграционному отложению жира, не сопровождающемуся ростом гонад, либо к росту гонад без отложения жира, тогда как без разрушения гипоталамуса эти процессы совмещены. Это указывает на существование в гипоталамусе нескольких независимых фотопериодических регуляторов отдельных элементов сезонных биологических явлений.

Лекция 10.

Практическое значение и управление поведением птиц

Значительная роль птиц в жизни биосферы обуславливает и их многообразное, положительное и отрицательное значение для человека.

Истребляя вредных для сельского и лесного хозяйства животных (насекомых, мышевидных грызунов) и семена сорных растений, птицы могут быть важным регулятором их численности. Разумное использование птиц (в первую очередь путем создания достаточной численности) может значительно снизить необходимость использования ядохимикатов, недопустимость широкого применения которых становится все более очевидной. Сейчас выяснено, что только сложные лесные насаждения с богатым птичьим населением устойчивы к вредителям, тогда как в одновидовых, лишенных кустарникового яруса лесах (например, сосновых) вспышки массовой численности разнообразных вредителей — насекомых очень часты и существенно сказываются на качестве древостоя. Как истребители вредных насекомых в лесах особенно полезны все виды синиц, пищуха, поползень, мухоловки, славки, пеночки, иволги, козодой, кукушки, дятлы, в лугах и на полях — жаворонки, скворцы, ласточки, трясогузки, мелкие соколки (пустельги, кобчик), грачи, местами чайки, серые куропатки, перепела и многие другие птицы. Мышевидных грызунов интенсивно истребляют не только хищные птицы и совы, но и различные вороновые птицы, чайки, аисты и др. Полезность птиц в большой степени связана с их способностью быстро находить скопления пищи — места массового размножения вредителей — и концентрироваться там. При обилии пищи птицы могут переходить на несвойственные им корма. Это позволяет птицам во многих случаях успешно подавлять возникшие очаги массового размножения вредителей.

Повышению численности полезных птиц способствует создание благоприятных условий для их гнездования (куртины кустов в парках и садах, уменьшение беспокойства в период гнездования, уничтожение одичавших кошек и т. п.), для оседлых птиц — подкормка зимой. Развеской искусственных гнездовий можно увеличить численность птиц — дуплогнездников (синицы, мухоловки, скворцы и др.) в 10—25 раз.

Многие птицы (гусеобразные, куриные, некоторые кулики и др.), служат объектами спортивной или (сейчас лишь в немногих районах) промысловой охоты. Рациональное ведение охотничьего хозяйства, особенно в сочетании с дичеразведением, позволяет получать с обширных территорий добавочную продукцию в виде значительного количества вкусного мяса. В некоторых районах Средней Азии до сих пор сохранилась охота с ловчими птицами — соколами, ястребами, беркутами. Опытные охотники с хорошими беркутами добывают за промысловый сезон до 50—60 лисиц, много зайцев, а иногда и волков. Спортивная охота с ловчими птицами сейчас получает довольно широкое распространение (например, в Венгрии).

Следует отметить и большое эстетическое значение птиц. Благодаря своей подвижности, ловкости и грациозности, звонким выкрикам и мелодичным песням они украшают и оживляют леса и парки, луга и берега водоемов. И с этой стороны птицы заслуживают всемерной охраны.

Местами немногие виды птиц могут приносить и определенный ущерб. Полезные истреблением разнообразных насекомых скворцы во время послегнездовых кочевок могут причинять ущерб, расклеывая созревшие вишни и виноград. Уничтожая почвенных насекомых, грачи одновременно выклеивают посеянные семена и выдергивают проростки, особенно кукурузы. В южных районах кое-где серьезный ущерб урожаю зерновых, особенно просу, и винограду наносят многочисленные воробьи — домовый — *Passer domesticus* и черногрудый — *P. hispaniolensis*. Во многих случаях этот ущерб можно резко сократить, отпугивая птиц (в частности, хороший эффект дает трансляция заранее записанных криков бедствия или сигналов тревоги) или соответственным образом размещая культуры (посевы проса в нескольких километрах от населенных пунктов практически не повреждаются воробьями). В некоторых случаях приходится принимать меры по ограничению численности отдельных видов. Из хищных птиц реальный урон охотничьему хозяйству может причинять лишь местами камышовый лунь — *Circus aeruginosus* (и серая ворона).

С появлением реактивных скоростных самолетов участились случаи столкновения их с птицами, иногда приводящие к серьезным авариям. Этот ущерб предотвращается отпугиванием птиц из районов аэродромов и выбором трасс полетов в обход мест сезонных концентраций птиц.

Наряду с дикими млекопитающими птицы обеспечивают существование природных очагов ряда опасных заболеваний человека и домашних животных либо как хранители и распространители возбудителя, либо как прокормители и распространители переносчиков этих возбудителей (комаров, блох, клещей). Совершая дальние перелеты, птицы способствуют перемещению возбудителей даже между континентами. Сейчас установлена роль птиц в циркуляции ряда вирусных

заболеваний: орнитозов (в том числе и так называемой попугайной болезни — пситтакоза), гриппа, энцефалитов и некоторых других.

Домашние птицы. Развивающееся быстрыми темпами птицеводство все более и более принимает черты промышленного производства. На птицефабриках продуктивное поголовье содержится в клетках; кормление, сбор яиц, поддержание определенной температуры и освещенности механизировано и автоматизировано. В работающие в автоматическом режиме инкубаторы одновременно закладываются десятки тысяч яиц. Высокая продуктивность обеспечивается и непрерывно проводимой селекционной работой. Одомашнивание птиц было осуществлено в далекой древности. Предком всех пород, домашних кур были банкивские, или кустарниковые, курицы — *Gallus sp.*, три вида которых и сейчас живут в диком состоянии, в лесах Индии и Юго-Восточной Азии. Дикie куры имеют массу 0,7—1 кг, самка откладывает 5—8 яиц. Одомашнены они были в Индии за несколько тысячелетий до нашей эры, а в Европе появились за 1—2 тысячелетия до нашей эры. Путем селекции сейчас выведено около 100 пород домашних кур, некоторые из них достигают массы 5—7 кг, другие отличаются очень высокой яйценоскостью: хорошие несушки дают в год 320—350 яиц. Созданы и чисто декоративные породы: так, у петухов японских парковых кур длина хвоста достигает 5—6 м. Живущая в разреженных лесах юга Северной Америки дикая индейка — *Meleagris gallopavo* была одомашнена мексиканскими индейцами, вероятно, еще до нашей эры. Современные породы отличаются разнообразной расцветкой, большой массой (индюки достигают 12—15 кг), интенсивным ростом молодняка. Разнообразные породы домашних гусей — результат одомашнивания и последующей длительной селекции широко распространенного в Евразии серого гуся — *Anser anser* и встречающегося в немногих районах Восточной Азии гуся сухоноса — *A. cygnoides*. Разнообразные породы домашних уток — потомки широко распространенной в северном полушарии кряквы — *Anas platyrhynchos* (масса 0,8—1,5 кг); некоторые породы отличаются крупными размерами (селезни руанских уток имеют массу 4—5 кг), другие — повышенной яйценоскостью (до 200—220 яиц в год).

Широко распространенный в Евразии и в Северной Африке сизый голубь — *Columba hvia*, видимо, был одомашнен одновременно в Индии и в Египте примерно за 5 тыс. лет до нашей эры. Сейчас выведено более 200 пород, которые можно объединить в три группы: декоративных, почтовых и мясных. Декоративные голуби отличаются своеобразной окраской и формой тела, наличием украшающих перьев. К ним относят дутышей, павлиньих, чубатых, или якобинцев, турманов и многих других. Мясные породы (книг, римские и др.) отличаются крупными размерами (масса до 1—1,3 кг, вместо 0,3—0,4 кг у дикого голубя). Почтовые голуби отличаются быстрым полетом и хорошей способностью к ориентировке. Тренированные птицы возвращаются на свою голубятню с расстояния 300—400 км (некоторые даже до 1000 км) со скоростью 60—70 км/ч. Голубиная связь использовалась с давних времен (записка прикреплялась к ноге или среднему рулевому) вплоть до недавнего времени. Лишь развитие радиосвязи полностью заменило голубиную почту, но в отдельных, специальных случаях почтовые голуби используются и сейчас.

Среди комплексных проблем, вытекающих из отношения человека с птицами

в эпоху бурного освоения природы и глобальных изменений окружающей среды под влиянием человеческой деятельности, управление поведением птиц занимает особое место. Авиация, сельское и охотничье хозяйство, здравоохранение, охрана природы все более нуждаются в средствах, вызывающих направленное изменение поведения птиц или физиологических функций птичьего организма в нужном человеку направлении. Человек направленно воздействует на поведение птиц, имитируя раздражители-ориентиры или отдельные компоненты этих ориентиров, а также используя новые, до сих пор не известные птицам химические, акустические и оптические факторы. Использование разнообразных средств управления поведением открывает широкие возможности для выборочного и высокоэффективного промысла, защиты сельскохозяйственных культур от вредителей, предотвращения столкновений самолетов с птицами, повышения производительности птицеводства.

Управление поведением представляет собой новую форму отношений человека с окружающим животным миром, и в том числе с птицами, в наибольшей степени отвечающую современным требованиям охраны окружающей среды и рационального использования природных ресурсов.

На первом совещании, посвященном акустическим репеллентам (Париж, 1958), организаторы продемонстрировали участникам изображение египетской фрески, скопированной со стены некрополя Менна (XVIII династия, 3000 лет до н. э.). Фреска изображает сцену охоты, в которой явно используются акустические аппелленты. Охотник, стоя в легком челне, держит кричащую птицу. На ее голос слетаются другие птицы, на которых он охотится. В другой руке охотника — оружие типа бумеранга. Фреска произвела сильное впечатление на участников и стала своеобразным символом их работы.

В значительной степени под влиянием этой фрески ученые обратили внимание на использование репеллентных средств в далеком прошлом.

В. Бютикер (Buttiker, 1962) изучил южноазиатские племена, издавна занимавшиеся земледелием с помощью отработанных приемов ведения хозяйства. Так как посеги и огороды этих племен всегда страдали от птиц, в их арсенале имелись различные средства отпугивания птиц. Одни из них имели вид гирлянд, другие были представлены ветрячками, третьи — фигурами из палочек, сложно соединенных между собой. У африканских, индийских, бирманских и цейлонских племен были обнаружены инструменты, воспроизводящие звуки, отпугивающие птиц. Природа отпугивающего действия этих средств была неясной, однако репеллентное действие на птиц они оказывали.

Одним из свидетельств давнего интереса к отпугивающим и привлекающим средствам были охотничьи манки, разнообразный и сложный набор которых дошел до наших дней в виде утиных (крякающих) манков, свистулек на рябчика и т. д. Характерно, что в обиходе охотников, представляющих разные народности, в изготовлении манков имеется много общего. Так, охотники широко используют силуэты и профили, объемные чучела при охоте на уток, гусей и куликов, тетеревов и других птиц.

Некоторые формы отношений с птицами свидетельствуют о том, что наши предки обладали средствами управления поведением хищных птиц, используя их, например, в виде соколиной охоты. Охота с ловчими птицами даже в том виде, в

каком она дошла до наших дней, содержит ряд приемов, которые сегодня мы с полным правом относим к репеллентам.

Привлечение птиц путем развески гнездовых, издавна применяемое на Руси (скворцы, гоголи), является еще одним способом управления поведением птиц.

В середине XX в. необходимость в репеллентных средствах стала особенно острой. В этот период орнитологи открыли репеллентное действие так называемых «криков бедствия», применение которых совершило переворот в решении проблемы. Крики бедствия издавались пойманной или подраненной птицей, растянутой человеком за крылья, лапки или опрокинутой вниз головой. Крики птиц, оказавшихся в таком положении, напоминают многократно повторяемый визг поросенка; характерно, что они очень похожи (на человеческий слух) даже у систематически далеких видов. Не все особи издают крики бедствия, передержанные в клетке даже несколько дней таких криков не издают.

В 1954 г. американский зоолог Г. Фрингс, записав на магнитофон крики бедствия скворцов, воспроизводил их в местах массовых ночевок этих птиц в одном из южных городов США. Здесь борьба с зимующими скворцами велась давно и безуспешно. Сотысячные стаи доставляли большое беспокойство жителям, и городские власти были заинтересованы в эффективном репелленте, с помощью которого можно было бы рассеять зимующих скворцов. Трансляция крика бедствия оказала большую помощь в борьбе со скворцами. Уже однократная подача звука подняла скворцов, устроившихся на ночлег, в воздух. Птицы стали кружиться над городом и после нескольких трансляций покинули его, сменив места ночевки.

В 1954—1955 гг. французский зоолог Ж. Жибан применил крики бедствия против врановых птиц — серьезных вредителей зерновых культур во Франции. Почти одновременно крики бедствия стали использовать в Англии, ФРГ, Дании и других странах Европы для защиты виноградников от скворцов. Орнитологи США крики бедствия стали использовать для борьбы с грачами — вредителями кукурузных полей. В Советском Союзе первые эксперименты с использованием криков бедствия были проведены на территории Молдавии (И. С. Доница, И. М. Ганя, В. Н. Якубанис) и Латвии (Е. К. Вилке).

Во Франции ученые. Парижского института агрономических исследований, начиная с 1958 г., приступили к внедрению акустических репеллентов в 20 крупных сельскохозяйственных районах, используя для этой цели специально разработанную автоматическую установку на автомобиле-вездеходе. На крыше такой автомашины устанавливались динамики, в салоне — акустическая установка в водонепроницаемом ящике. Работа установки осуществляется автоматически или с помощью ручного управления оператором-водителем. С помощью одной установки удавалось в течение дня изгонять стаи врановых с площади до 20 га. В период яйцекладки (первые две недели гнездового периода) колония грачей, озвученная с помощью установки, перемещалась на новое место. При озвучивании в последующие три недели колония бросала гнезда, и грачи больше уже не откладывали яиц.

Хороший репеллентный эффект был достигнут с помощью передвижных акустических установок, созданных для отпугивания птиц со взлетной полосы аэродромов в Англии (Райт) и СССР (Якоби).

Для отпугивания скворцов от виноградников в ФРГ была разработана стационарная установка из 4 динамиков (15 Вт), размещенных через 400 м на площади 12 га. После подачи сигналов скворцы покидали виноградники и не появлялись там в течение месяца. Общие затраты на оборудование и специалистов не превышали 250 западногерманских марок на 1 га виноградника, составляя сравнительно небольшую долю ущерба, причиняемого птицами.

Стремясь рассеять зимующих в Филадельфии сто тысяч скворцов, американские орнитологи транслировали звук в течение трех дней перед закатом солнца 15—20 раз по 20—40 с и получили хороший эффект. В Мюнхене звук подавался в течение часа каждые 5—10 с через 2 динамика по 25 Вт; через трое суток от сотысячного скопления скворцов осталось около 100 особей (Шварцкопф).

Для отпугивания птиц от аэродромов в США, Англии и Голландии первоначально применяли чистые тоны и шумы высоких интенсивностей (более 120 дБ) звукового и ультразвукового диапазона (Тиссен). Обнаружив быстрое привыкание птиц и слабый репеллентный эффект, перешли к использованию криков бедствия, транслируемых через передвижную установку (вездеход) или динамики, расположенные вдоль взлетной полосы.

В Голландии 10-ваттные динамики устанавливали на расстоянии 100 м друг от друга и звук подавался в течение 2 мин после появления чаек. Д. Харденберг, проводивший эти эксперименты, отметил нестабильность репеллентного эффекта, его зависимость от ритмики подачи звука, качества записей, применяемой аппаратуры.

Выяснилось, что европейские и американские чайки не реагируют на крики друг друга (Бюснель, Фрингс), в то же время крики тревоги кормящихся на морских отмелях чаек, ворон и куликов «понятны» друг другу, хотя эти птицы и принадлежат к далеким в систематическом отношении группам.

Интерспецифическое действие репеллентов имело большое значение для отпугивания птиц от аэродромов, поскольку приходилось одновременно на несколько видов.

Большие сложности вызывали регламенты применения репеллентов. От правильно выбранного ритма подачи звуковых сигналов зависел успех работы. Между тем эмпирически подобранные регламенты показывали очень пеструю картину. Так, было обнаружено, что общая длительность звукового воздействия в сутки не должна превышать 2 ч, но лучше, если она составит 30 мин. В городе продолжительность работы установки должна быть короче, чем на винограднике. На аэродроме в период появления новых мигрирующих стай установка должна работать все светлое время суток.

При отпугивании врановых от посевов зерновых, скворцов от виноградников повторная передача звука производится лишь в момент возвращения испуганных стай, ритмику подбирает оператор в зависимости от местных условий, в пределах 10—20 мин. В городе звук должен подаваться с интервалом в 1—3 мин. Длительность однократной подачи звука должна колебаться от 10 с до 2 мин — более длительные звуки вызывают быстрое привыкание, и птицы перестают реагировать. Излучаемые звуки должны достигать 50 дБ на расстоянии 500 м от динамика. В городах следует применять более мощные динамики (до 125 Вт), на

виноградниках — более слабые (15 Вт). При использовании одного генератора с 2—4 стационарными динамиками удастся охватить 30—300 га виноградников.

Несмотря на важность для практики этих сведений, установленных эмпирическим путем, их экологическая природа оставалась неясной.

На первых порах сигналы бедствия давали хороший репеллентный эффект и практикам казалось, что найдено универсальное средство, решившее проблему управления поведением птиц. В сфере использования акустических репеллентов вовлекались все новые хозяйственные ситуации. Однако вскоре картина изменилась. При широком использовании криков бедствия выявились нестабильность их действия и в ряде случаев низкая эффективность. Как оказалось, существенное влияние на результаты отпугивания, оказывало качество аппаратуры и записи, географическая и популяционная изменчивость криков бедствия, интерспецифические различия и другие факторы, учесть которые в практической работе было трудно. Так, записи криков бедствия, полученные от птиц, обитающих на удаленных территориях, не действовали на местных птиц. Записи, полученные неопытным оператором, действовали плохо. Частое использование записей приводило к стиранию и вытягиванию магнитофонной ленты и трансляция записей уже не давала нужного эффекта. К 70-му году стало ясно, что проблема управления поведением птиц не только не решена, но едва затронута и что от ученых и практиков требуются большие усилия, направленные в первую очередь на изучение репеллентного поведения птиц. Перечень хозяйственных ситуаций, при которых ощущалась потребность в управлении поведением птиц, увеличивался. Оказалось, например, что, действуя звуком на эмбрионы в последние дни перед вылуплением, можно в дальнейшем эффективно управлять поведением цыплят, запечатлевших этот звук еще в яйце, и тем самым автоматизировать важную для птицеводства операцию — выборку вылупившихся цыплят из лотков инкубатора. Озвучивая кур-несушек брачными сигналами самца и создавая в цехах птицефабрик биологически адекватную звуковую среду «курятника» (кудахтанье кур, пение петухов и т. д.) можно увеличить яйценоскость и мясную продуктивность.

Охотничье хозяйство заинтересовалось методами управления выводковых птиц, основанных на озвучивании эмбрионов, имея в виду повышение жизнеспособности молодняка дичи, разводимого в вольерах с последующим подпуском в дикую природу (дичеразведение).

В рыбном хозяйстве возникла необходимость в эффективных средствах отпугивания чаек от выростных рыборазводных прудов, в которых возросли потери молоди рыб, выедаемой чайками. В связи с массовым размножением голубей в городах потребовались эффективные меры защиты от птиц исторических памятников, корродируемых птичьим пометом.

В то же время те хозяйственные ситуации, которые совсем недавно казались вполне обеспеченными репеллентной защитой, вновь потребовали внимания.

В помощи орнитологов нуждались сельское хозяйство (отпугивание скворцов от садов, виноградников, огородов, посевов зерновых, селекционных питомников, привлечение птиц для борьбы с вредителями), лесное хозяйство (привлечение птиц для борьбы с вредителями), птицеводство (повышение яйценоскости и мясной продуктивности за счет биологически адекватной Среды и этологических

стимуляторов, экспресс-выборка цыплят из инкубаторов), рыбное хозяйство (отпугивание птиц от рыбопродуктивных прудов, выростных прудов и рыболовков), охотничье хозяйство и дичеразведение (повышение жизнеспособности выращиваемого в вольерах молодняка с последующим выпуском его в открытую природу, повышение эффективности приманивающих средств, использование методов добычи, обеспечивающих экологически оправданное изъятие птиц из популяции), воздушный транспорт (отпугивание птиц от взлетных площадок аэродромов, рассеивание массовых скоплений птиц-мигрантов на птицепасных авиационных трассах), городское хозяйство (рассеивание скоплений зимующих птиц, привлечение птиц в города в целях направленного формирования городской фауны, защита памятников культуры от повреждений птицами).

Этот список все пополнялся. Энергетическая сеть страны стала нуждаться в защите линий электропередач, на опорах которой грачи и аисты стали устраивать свои гнезда. Заплетая в гнезда обрезки проволоки, птицы стали причиной тяжелых аварий энергосистемы с большими потерями, электроэнергии.

Звероводство столкнулось с птицами (преимущественно серыми воронами) в неожиданном для орнитологов ракурсе. Выедая корм из клеток пушных зверей, вороны стали причиной их недоедания и как следствие ухудшения качества меха и понижения рождаемости.

Транспортировка и перегрузка зерна и других видов сельскохозяйственного сырья открытым способом по водным и железнодорожным путям стали сопровождаться большими потерями и порчей голубями, врановыми и воробьями перевозимых грузов. Решая эти задачи, орнитологи изучили опыт, накопленный в предшествующие годы, и в первую очередь причины неудач с репеллентами. Они попытались сопоставить репеллентные реакции с ориентационным поведением птиц, в которых отдельные ориентиры (или их компоненты) заменены искусственными.

Так, экологическими аналогами репеллентных реакций могли считаться, например, реакции панического бегства птиц, вызванные появлением человека или хищника (наземного или воздушного) с одновременным выкрикиванием тревожных сигналов. Тщательно изучив эти ситуации в природе, орнитологи пришли к выводу о том, что в экспериментах практиков, использующих в качестве репеллентов сигналы бедствия, не учитывались важные экологические факторы.

Во-первых, не учитывалось, что тревожные сигналы в природе носят ситуативный характер, т. е. излучаются в момент, последующий за появлением фактора, создающего ситуацию крайней опасности. В этом случае репеллентным началом являются не только тревожные крики, но одновременно и создающий ситуацию опасности ориентир. Таким образом, эффективно действующие и вызывающие реакцию панического бегства в природе естественные «репелленты» как бы состоят из двух компонентов — тревожного крика и фактора, создающего ситуацию опасности. Если в природных условиях один из компонентов отсутствует, ответная реакция, как правило, купируется и не бывает полноценной. Между тем практики 50-х годов пользовались почти исключительно однокомпонентной сигнализацией, не подкрепляя ее вторым компонентом.

Отрабатывая действие репеллента в эксперименте, практики избирали в

качестве мишени одиночную особь, перенося полученные таким путем результаты на группу, подчас очень многочисленную. Между тем реакция группы на репеллент неоднородна и имеет свои особенности, принципиально отличающиеся от реакции одиночной особи. Определенная категория особей, более опытных и старших, знакомых с действием репеллента, первыми реагирует на него реакцией бегства или издаванием тревожных криков. По отношению к остальным членам группы эти особи выполняют функции посредников, первыми воспринимающих репеллент и излучающих далее новые, вторичные репелленты, которые повышают эффективность первых, излученных человеком, заставляя «поверить» в репеллент своих менее опытных или менее доверчивых партнеров. Работая с репеллентами, практик должен учитывать групповые эффекты распространения сигнала и реакцию группы в целом.

Подражая опытным птицам, реагирующим на репеллент, остальные члены группы обучаются и в своих последующих контактах с репеллентным сигналом сами выполняют функции посредников, обучая неопытных «наивных» партнеров. Однако во всех случаях действие репеллентного сигнала усиливается, и процесс обучения идет более эффективно, если одно из первых предъявлений сигнала сопровождается не имитацией фактора опасности, а демонстрацией его действия (например, отстреливается одна из птиц,— членов группы).

Основываясь на экологическом анализе репеллентного поведения, орнитологи обосновали перспективность использования комбинированных репеллентов, составленных из нескольких активно действующих факторов. Положительный опыт практиков, отпугивающих птиц от аэродромов с помощью репеллентов, составленных из различных сочетаний, подтвердил правильность этих обоснований. Так, в последние годы в различных условиях были опробованы следующие сочетания: воспроизводимая магнитофоном запись крика бедствия — имитирующий ружейный выстрел разряд карбидной пушки; крик бедствия — имитирующий Дым пожара след дымовой ракеты; крик бедствия — демонстрация радиоуправляемого макета пернатого хищника; крик бедствия — разряд карбидной пушки — фиксированные в неестественных позах чучела и трупы, птиц и т. д. Изучением репеллентного значения различных сочетаний занимались английский ученый Е. Райт, американский орнитолог Дж. Сейберт, в Голландии — Д. Харденберг, в СССР — В. Э. Якоби и др.

Метод комбинированных репеллентов, учитывающий способности птиц к экстраполяции и обучению, их высокоразвитое общение и память, включил в сферу внимания орнитологов новые, экологически и эволюционно незнакомые птицам ориентиры.

В комбинации с врожденными сигналами эти новые средства, на которые птицы легко обучались реагировать, стали хорошими репеллентами. Особое значение приобрели химические репелленты, оказывающие в большинстве случаев опосредованное действие на птиц. Такие вещества, как альфа-хлоралоза, авитрол-100, авитрол-200 и др., вызывающие в сублетальных дозах конвульсивные крики и судороги у первой же птицы, наклевавшейся протравленного зерна, вызывают у других птиц, наблюдавших эту картину, паническое бегство, после, чего они длительное время избегают посещать данную, территорию. Опытные птицы,

видевшие судороги и слышавшие конвульсивные крики своего партнера по стае, в дальнейшем «обучают» наивных особей избегать данной территории, которая сама по себе приобретает «репеллентное» значение.

Использование метода комбинированных репеллентов заставило орнитологов еще раз пересмотреть и переоценить известные к настоящему времени репеллентные средства, обратив особое внимание на те, которые в прошлом были отнесены к мало перспективным.

Так, в последние годы были вновь переоткрыты такие репеллентные средства, как сетевые накидки и накидки из обходов текстильного производства, карбидные пушки, макеты и чучела, стеклянные шары, качающиеся гирлянды и др.

Наряду с этим список репеллентов существенно пополнился за счет новых средств, предложенных орнитологами на основе изучения ориентации и сигнализации птиц. Так, кроме криков бедствия успешно применяют тревожные и предупреждающие крики, командные и стайные сигналы.

Несмотря на то, что список репеллентов все увеличивается, его пополнение достигается за счет эмпирических поисков, никак не прогнозируемых и не имеющих прицельного характера. В связи с этим важной задачей, стоящей перед орнитологами, является расшифровка экологической природы известных репеллентов с тем, чтобы выработать стратегию дальнейших поисков, сделать их направленными, более эффективными.

Эта работа пока еще только начата, и о сигнальном ориентационном значении большинства репеллентов можно только догадываться. Каким образом действуют на птиц стеклянные шары, отпугивающие рыбоядных птиц, как воспринимают птицы с их слаборазвитым обонянием пахучие вещества — химические репелленты — и почему так их боятся, что лежит в основе репеллентного действия качающихся гирлянд интенсивно синего цвета и т. д. Тонкие наблюдения орнитологов позволяют понять, почему пугает птиц чучело, повернутое по ветру, — в естественных условиях живая птица всегда садится против ветра, или как действует на птиц лоскут старой сети, напоминающий птицам паутину, в которой они боятся запутаться (в настоящее время сетевые накидки для защиты виноградников от птиц, выпускают фабричным способом и широко используют, например, во Франции).

Однако важным является не только установление экологического смысла репеллентного действия, но и выявление основных параметров, ответственных за это действие. Слушая манок на рябчика или крякового селезня, поражаешься его «некачественным» с точки зрения человеческого уха звучанием, однако для живой птицы этот манок достаточно хорош и она реагирует на него лучше, чем на манок, звучащий более «похоже». Точно так же более «похожие» чучела и силуэты нередко приманивают гораздо хуже, чем «непохожие». Эти примеры хорошо отражают принцип кодирования репеллентной информации, связанной с одним или несколькими параметрами. Знание этих параметров позволяет сохранить репеллентное действие и даже усилить его, мало заботясь о воспроизведении остальных параметров; сигнала, что имеет прямое отношение к эффективности репеллентных средств и к экономии усилий, затрачиваемых на их поиск.

Лекция 11.

Деятельность человека и охрана птиц

Охрана птиц имеет научные, культурные, эстетические, хозяйственные аспекты и охватывает широкий круг практических мероприятий, направленных на сохранение и увеличение птичьего населения планеты и условий существования птиц в различных регионах земного шара. Существен модельный аспект — на птицах отрабатываются методы охраны животного мира, и птицы используются как своеобразные индикаторы загрязнения среды.

Большое значение в охране птиц имеет опыт, накопленный предшествующими поколениями. Сохранившиеся до наших дней народные традиции свидетельствуют о давнем стремлении человека охранять птиц. Запреты на места гнездования и отдыха лебедей и некоторых других птиц, скворечники и подпоры для аистиних гнезд — одно из выражений этих традиций. Поселяясь около жилищ человека, аисты и скворцы приносили пользу, уничтожая вредителей садов и огородов.

В эпоху первобытнообщинного и рабовладельческого строя существовали заповедные урочища как наиболее удобные места для воспроизводства птиц. В охотничьих угодьях феодалов дичь охраняли и строго соблюдали сроки ее добычи. За 200 лет до н. э. в Индии существовали законы, охраняющие птиц. В старейшем историческом документе Киевской Руси «Русской правде» XI в. содержатся ограничения на добычу птиц, введенные Ярославом Мудрым. Указы московского царя Алексея Михайловича (XII в.) регламентируют сроки охоты на птиц и ограничивают охотничьи территории (запрещение охотиться в окрестностях Москвы), заповедуют места размножения охотничьих птиц. Именно в эти годы создается старейший в Европе заповедник «Государева Заповедь» у Мурмана, предназначенный для охраны кречетиных гнездовий.

Хотя человек контактирует с птицами с начала своего существования, его первоначальное воздействие на птичий мир, видимо, было незначительным. Овладев огнем и используя охотничье оружие уже в палеолите, он основное внимание обращал на крупных млекопитающих. Позднее объектом охоты стали крупные птицы, в первую очередь нелетающие. Человек стал уничтожать леса, и все это привело к вымиранию большой группы видов, в основном млекопитающих, но также и птиц. Уничтожение лесов на Мадагаскаре (за последние 5 столетий леса исчезли на 9/10 территории острова) и прямое преследование со стороны человека привело к вымиранию гигантских нелетающих птиц — эпиорнисов — уже в сравнительно недавнее историческое время. По этой же причине в Новой Зеландии вымерли нелетающие моа, самые крупные из которых достигали трехметровой высоты. Последние моа (всего обнаружены остатки более 20 видов) исчезли в XVIII в.

За последние три с половиной столетия исчезло более 1 % (94 вида) населяющих планету птиц, причем, по мнению Д.Фишера, исчезновение 86 % из них произошло по вине человека.

В конце XVI в. голландцы, высадившиеся на Маскаренские о-ва в Индийском океане, встретили там малоподвижных нелетающих дронтов, откладывавших по одному яйцу в наземные гнезда. Неумеренный сбор яиц, промысел взрослых птиц и выпуск свиней привели к тому, что в 1681 г. был убит последний дронт, и вид

перестал существовать.

Активная колонизация новых земель сопровождалась полным или почти полным истреблением некоторых видов птиц. Так, в Северной и Центральной Америке европейские переселенцы со времени своего появления истребили 31 вид. Странствующий голубь до появления европейцев был самой многочисленной птицей востока Северной Америки. Стаи голубей еще в начале XIX столетия насчитывали миллионы птиц, в сезон мичиганские охотники добывали до 1,5 млн. особей. Голубями кормили свиней, в массе разоряли гнезда, уничтожали птенцов. Резкое уменьшение численности началось в 80-х годах, а в 1899 г. убили в Висконсине последнего странствующего голубя.

Однако особенно большие опустошения произошли в островных фаунах. По подсчетам Н. А. Гладкова (1959), на Маскаренских о-вах вымерло 86 % обитающих там видов, на о-ве Гваделупа — 39, на о-вах Лэсон и Мидвэй — 60, на Гавайских о-вах — 60%.

Острова были последними пристанищами многих исчезнувших видов.

В 1844 г. были убиты две последние бескрылые гагарки, обитавшие у берегов Исландии на о-ве Элдэй. Эти крупные нелетающие птицы еще в XVI в. были обычными на скалах побережья Северной Атлантики. Рыбаки и китобои, местные жители добывали их на мясо, собирали яйца. В конце XVII в. вследствие хищнического истребления численность гагарок резко понизилась, и они сохранились исключительно на островах вблизи Ньюфаундленда и Исландии, где и были выбиты в первой половине XIX в.

Около 1850 г. был полностью истреблен другой представитель островной фауны — очковый баклан, населяющий острова северо-западной части Тихого океана и многочисленный до появления постоянных поселений на Командорских островах.

Таким образом, в течение сравнительно короткого времени островные фауны потеряли многих своих эндемиков. Значительная часть серьезных потерь приходится на период колонизации.

Колонизация островов сопровождалась не только прямым истреблением птиц. Спутниками колонистов были домашние животные — кошки, собаки и свиньи, которые быстро дичали и превращались в страшных врагов птиц, опустошающих гнезда, уничтожающих яйца и птенцов. Вместе с людьми на острова попадали дикие виды, до сих пор здесь отсутствовавшие. Так, только в Новую Зеландию с ее бедным коренным животным миром переселился 31 вид птиц из Европы, Азии, Австралии, Америки, Полинезии, многие из которых составили аборигенным видам серьезную экологическую конкуренцию и вытеснили их. Среди млекопитающих (всего 34 вида) были хорьки, ласки, горностаи, крысы, вскоре ставшие подлинным бичом птичьего населения островов.

Бурное развитие капитализма во второй половине XIX в. сопровождалось невиданным ранее расхищением природных ресурсов. Пресс человека на птиц значительно усилился. Возросли темпы вымирания: если в первой половине XIX в. исчезло около 20 видов и подвидов птиц, то во второй половине эта цифра возросла в два с половиной раза. Помимо прямого истребления огромную роль стало играть изменение природных ландшафтов, в первую очередь уничтожение лесов и

распашка степных территорий. В течение короткого времени были сведены огромные массивы леса. Только на североамериканском континенте вырубili более 540 млн. га леса, в царской России (европейская часть) — 70 млн. га, в Алжире — 1 млн. га. Около 500 млн. га земель; прежде занятых лесами, превратились в бесплодные пустыни.

Со второй половины XIX в. состояние природы вызывает растущую тревогу ученых и общественных деятелей. В 1885 г. создается первое в мире Одюбоновское общество охраны птиц. Охрана птиц становится важным разделом общественных и государственных мероприятий по охране природы. Существенную роль в охране птиц приобретают заповедные территории, первая из которых — Йеллоустонский национальный парк — создается в США уже в 1872 г. В 1910 г. в Швейцарии ученый и общественный деятель П. Сэрзан, обосновавший необходимость создания охраняемых территорий, организует Общество охраны природы и в 1913 г. созывает Первое международное совещание по охране природы. Участниками этого совещания были русские ученые И. И. Бородин и Г. И. Кожевников, незадолго до этого создавшие Постоянную природоохранительную комиссию при Русском географическом обществе (1912) и Российское общество покровительства животным. В России к этому времени уже работали многочисленные региональные общества и даже организовывались выставки по охране природы.

Первый русский заповедник — Камчатский — был создан в 1882 г., заповедник Аскания-Нова — в 1898 г., Лагодехский заповедник — в 1903 г. В 1910 г. Рижское общество естествоиспытателей организовало заповедник на о-ве Сааремаа. В 1916 г. был принят закон о заповедниках.

На рубеже XIX и XX вв. становится все более необходимым международное сотрудничество как одно из главных направлений в охране птиц. В 1902 г. в Париже подписывается Первая международная конвенция об охране птиц, полезных в сельском хозяйстве, в 1913 г. в Берне созывается Первое международное совещание по охране природы, на котором обсуждаются и вопросы охраны птиц.

В 40—50 годах XX в. существенно меняется характер воздействия человеческой деятельности на птиц. Если в прошлом ведущим фактором было прямое истребление птиц человеком, то теперь ведущим является загрязнение среды и изменение ландшафтов. Эта своеобразная инверсия действующего начала коснулась животного мира в целом. Если в XVII в. прямое преследование привело к гибели 86 % из всех исчезнувших видов, тогда как остальные 14 вымерли под воздействием косвенных причин, то в XX в. косвенное воздействие человека привело к уничтожению 72 % видов, тогда как прямое затронуло 28 (Юте и Джонс). В эпоху научно-технической революции старые методы охраны птиц оказываются непригодными.

Взаимоотношения человека с птицами приобретают все более обостренный и сложный характер. Увеличивается числа редких и исчезающих видов, падает численность популяций, еще недавно считавшихся благополучными. Расширяются площади под культурным ландшафтом, урбанизируются и мелиорируются значительные территории, пестицидное и нефтяное загрязнение делают непригодными для гнездования, отдыха и кормежки привычные для птиц местообитания.

Между тем значение птиц в жизни человека все возрастает. Уже говорилось о вредной роли птиц в различных отраслях хозяйства. Но это только одна сторона отношений человека с птицами. До сих пор птицы являются объектом спортивной и промысловой охоты, они уничтожают большое количество вредителей и используются в качестве важнейшего фактора биоборьбы. Птицы — важнейший компонент биоценозов и в том числе агробиоценозов, их присутствие в населенных пунктах (в ограниченном количестве и избранных видов) желательно, и с эстетической, и с хозяйственной точки зрения.

Противоречивый характер отношений человека с птицами осложняет проведение практических мероприятий по охране птиц. Возникает необходимость в экологических подходах, в разработке теоретических основ охраны птиц, учитывающих место и роль птиц в биосферных процессах, условия их существования в окружающей среде и изменение этих условий человеком и, наконец, возрастающее значение птиц в жизни людей. В 60—70 годах XX в. складывается новая стратегия охраны птиц, основными объектами которой становятся сохранение редких и исчезающих видов, защита местообитаний от уничтожения и загрязнений, международное сотрудничество.

Активная хозяйственная деятельность человека, бурное освоение планеты, прямое истребление привели к тому, что ряд видов птиц оказался на грани исчезновения. По приблизительным подсчетам каждый из 10—12 существующих видов, должен вызывать тревогу орнитологов. Виды, оказавшиеся в подобной ситуации, принято характеризовать как редкие, исчезающие или находящиеся на грани исчезновения в зависимости от их численности и тенденций ее изменения. Хотя прямое истребление и хозяйственная деятельность человека являются важнейшими факторами этого процесса, необходимо учитывать, что в категорию редких видов попадают как виды — узкие эндемики, населяющие ограниченные территории (часто острова), входящие в состав редких уникальных биогеоценозов, так и виды, входящие в состав крупных, широко распространенных биогеоценозов, но занимающие там очень ограниченное место.

Редкие и исчезающие виды — предмет особого внимания ученых и практических работников в области охраны природы, научной общественности. Налажена строгая инвентаризация редких исчезающих видов. Общий список редких и исчезающих видов, так называемая Международная Красная книга, включает в себя 287 видов и подвидов птиц. Среди них, во-первых, исчезающие виды, остро нуждающиеся в специальных срочных мерах спасения, во-вторых виды, численность которых неуклонно сокращается и их состояние вызывает серьезную тревогу, в-третьих, виды, которые редки и встречаются на ограниченных территориях, но непосредственная опасность вымирания в данный момент им не угрожает. Красная книга содержит и перечень видов, о которых мало что известно и которые необходимо срочно исследовать, так как они также могут оказаться на грани вымирания. Отдельный список включает в себя восстановленные виды, т. е. виды численность которых, благодаря упорной работе ученых, доведен до необходимого предела, и их состояние уже не вызывает таких опасений, как прежде.

Спасение редких и исчезающих видов — передний фронт охраны птиц. И на этом фронте имеются успехи.

Серьезную тревогу орнитологов вызывала гавайская казарка, 200 лет назад обитавшая на Гавайях, и позднее, к началу XX в., уничтоженная кошками, собаками, свиньями и командами китобойных судов. Сохранилось лишь несколько пар этих птиц. Орнитологам удалось добиться размножения этих птиц в условиях вольерного содержания и затем выпустить их потомство в природу. В настоящее время восстановленная популяция этих казарок на Гавайях насчитывает около 800 птиц.

К началу XIX в. с территории США исчезли белые американские журавли. После упорных поисков около 20 птиц было обнаружено на гнездовье в Канадском национальном парке Вуд-Буффало. Зиму журавли проводили в США на техасских лугах и болотах. Тщательно охраняя места гнездовий и зимовок, самих птиц на миграциях, инкубируя яйца и воспитывая птенцов в вольерах, орнитологи добились увеличения численности журавлей до 80 птиц.

Таким образом, инвентаризация редких и исчезающих видов представляет собой непрерывно идущий процесс, отражающий состояние на текущий момент, его изменения, достигнутые орнитологами успехи. В этой работе принимают участие орнитологи многих стран, объединенные специальной комиссией по редким и исчезающим видам Международного союза охраны природы и природных ресурсов (МСОП). Для создания первого варианта Международной Красной книги потребовалось 17 лет (1949—1966), однако на этом работа по инвентаризации редких и исчезающих видов не закончилась. Следующим этапом была подготовка национальных Красных книг, отражающих ситуацию в каждой отдельно взятой стране. С 1974 по 1978 г. советские орнитологи готовили Красную книгу СССР, приурочив ее завершение к XIV Генеральной Ассамблее Международного союза охраны природы и природных ресурсов, которая состоялась в Ашхабаде в сентябре — октябре 1978 г. В Красную книгу СССР было внесено 26 видов, находящихся под угрозой исчезновения: белоспинный альбатрос, красноногий ибис, дальневосточный белый аист, краснозобая казарка, горный гусь, хохлатая пеганка, чешуйчатый крохаль, бородач, кречет, пустынный сокол, каспийский улар, тибетский улар, алтайский улар, японский журавль, белый журавль, даурский журавль, черный журавль, вихляй, охотский улит, серпоклюв, кроншнеп-малютка, тонкоклювый кроншнеп, реликтовая чайка, тибетская саджа, чешуйчатый дятел, тростниковая сутора. Следующие 37 видов включены в Красную книгу СССР как редкие — розовый пеликан, кудрявый пеликан, черный аист, фламинго, малый лебедь, белошекая казарка, сухонос, гусь-белошей, мраморный чирок, мандаринка, савка, белоплечий орлан, орлан-белохвост, орлан-долгохвост, кумай, беркут, могильник, степной орел, змееяд, скопа, сапсан, балобан, кавказский тетерев, дикуша, турач, султанка, дрофа, стрепет, кречетка, азиатский бекасо-видный веретенник, кулик-лопатень, розовая чайка, буроголовая чайка, алеутская крачка, белогрудый голубь, пустынный воробей, большой чекан.

В инвентаризационной работе по редким и исчезающим видам, важна оперативность и конкретность. Поэтому, основываясь на Международной Красной книге и Красной книге СССР, союзные республики готовили свои списки редких и исчезающих видов, отражая в них свои региональные задачи в области охраны птиц.

Практическая работа по восстановлению численности исчезающих видов невозможна без всестороннего изучения их географического распространения, мест

гнездования, миграционных путей и зимовок, численности, особенностей размножения, причин смертности и т. д. В связи с тем, что многие из редких видов приходится разводить в неволе, важно знать брачное поведение, режим инкубации и выкармливания и многое другое. В то же время выяснить эти вопросы, используя в качестве объекта редкий вид, не всегда возможно,— потеря даже одной особи в этом случае так же недопустима, как и помеха в размножении хотя бы одной пары. Поэтому там, где это возможно, используют для выяснения этих вопросов близкородственные в систематическом и экологическом отношении виды, а полученные данные учитывают при осуществлении практических мероприятий.

Страны, на территории которых обитают виды, включенные в Международную Красную книгу, берут на себя моральную ответственность за их сохранение и принимают соответствующие законодательные акты. Отлов и торговля этими видами в международном масштабе запрещается Конвенцией по ограничению торговли редкими видами, находящимися под угрозой исчезновения, и соответствующими законодательными актами каждой из 80 стран, подписавших в 1973—1976 эту конвенцию. На виды, включенные в Красную книгу, запрещается охота. Так, в СССР соответствующий запрет на эти виды налагали «Типовые правила охоты».

Разведение редких и исчезающих видов в неволе позволяет поддерживать угасающие популяции, создает необходимый резерв в случае непредвиденных катастроф. В настоящее время редкие виды журавлей успешно разводят в Висконсинском питомнике Международного фонда охраны журавлей (США), Хоккайдском Журавлином парке (Япония), хищников — в Экологическом центре при Корнелльском университете, водоплавающих — в Слимбриджском центре (Англия) и т. д. Итоги этой работы обсуждаются на Международных конференциях по разведению в неволе редких видов (1972, 1975).

Восстанавливая угасающие популяции, орнитологи выпускают выращенных в неволе птиц в места их прежнего обитания, подкладывают яйца редкого вида, полученные в неволе, в гнезда близкородственных видов, ограничивают передвижение размножающихся пар и тем самым «привязывают» к месту размножения их потомство и т. д.

. Большое значение в охране редких и исчезающих видов имеют охраняемые территории, создаваемые в местах их гнездования или зимовок. Так, с помощью заповедного режима удалось спасти от полного истребления белых цапель в дельте Волги, где в первые годы советской власти по указанию В. И. Ленина был создан Астраханский заповедник. Специальные международные конвенции обязывают проявлять особое внимание к охране таких территорий, регулярно посещаемых редкими видами.

1. Сходство птиц с пресмыкающимися выражается в:
 - а) периодической линьке;
 - б) наличии сухой кожи;
 - в) откладывании яиц при размножении;
 - г) периодической линьке, наличии сухой кожи, откладывании яиц при размножении.
2. Отличительной чертой птиц от пресмыкающихся является:
 - а) периодическая линька;
 - б) сухая кожа;
 - в) откладывание яиц;
 - г) отсутствие зубов.
3. Приспособлением к полету у птиц является:
 - а) пневмотичность костей;
 - б) отсутствие мочевого пузыря;
 - в) двойное дыхание;
 - г) пневмотичность костей, отсутствие мочевого пузыря, двойное дыхание.
4. Клюв у птиц представляет собой:
 - а) вытянутые передние зубы;
 - б) вытянутые челюсти;
 - в) вытянутые скуловые кости;
 - г) видоизмененные шейные позвонки.
5. Форма клюва птицы отражает ее:
 - а) зубную формулу;
 - б) характер гнездования;
 - в) особенности дыхания;
 - г) пищевую специализацию.
6. Клюв в форме долота имеют:
 - а) утки;
 - б) клесты;
 - в) дятлы;
 - г) колибри.
7. Уплощенный клюв, образующий вместе с языком фильтрующий аппарат, имеют:
 - а) утки;
 - б) клесты;
 - в) дятлы;
 - г) колибри.
8. Утолщение кожи у основания надклювья голубей и попугаев, в котором расположены ноздри, называется:
 - а) рамфотекой;
 - б) мантией;
 - в) кутикулой;
 - г) восковицей.
9. Роговой чехол, покрывающий клюв птиц, называется:
 - а) рамфотекой;
 - б) мантией;
 - в) кутикулой;

- г) восковицей.
10. Кожа у птиц:
- а) влажная, содержит большое количество слизистых желез;
 - б) сухая, не содержит потовых и сальных желез;
 - в) содержит потовые, сальные и пахучие железы;
 - г) покрыта кутикулой, пропитанной хитином.
11. Участки кожи птиц, покрытые перьями, называются:
- а) аптерии;
 - б) птичий мех;
 - в) пушицы;
 - г) птерилии.
12. Участки кожи птиц, лишенные перьевого покрова, называются:
- а) аптерии;
 - б) птичий мех;
 - в) пушицы;
 - г) птерилии.
13. Основной тип перьев:
- а) контурное перо;
 - б) пуховое перо;
 - в) пух;
 - г) нитевидное перо.
14. Часть ствола контурного пера, закрепляющая его в коже, — это:
- а) опахало;
 - б) стержень;
 - в) бородка;
 - г) очин.
15. Часть контурного пера, имеющая форму пластинки, — это:
- а) опахало;
 - б) стержень;
 - в) бородка;
 - г) очин.
16. Одинаковые по размеру опахала имеют(-ет):
- а) маховые перья;
 - б) рулевые перья;
 - в) пух;
 - г) контурное перо.
17. Лучи пера, несущие крючки, благодаря которых происходит их сцепление между собой в плотную пластинку опахала, называются:
- а) бороздами;
 - б) стержнями;
 - в) бородками;
 - г) очинами.
18. Перо, в котором отсутствуют бородки, называется:
- а) контурное;
 - б) пуховое;

- в) пух;
г) нитевидное.
19. Перо, имеющее короткий стержень, называется:
а) контурное;
б) пуховое;
в) пух;
г) нитевидное.
20. Птицы смазывают перья секретом желез:
а) слюнных;
б) ядовитых;
в) копчиковой;
г) потовых.
21. Кости черепа у птиц между собой:
а) соединяются подвижно;
б) срастаются;
в) соединяются швами;
г) не соединяются.
22. Количество отделов в позвоночнике у птиц:
а) 2; б) 3; в) 4; г) 5.
23. В позвоночнике у птиц срастаются позвонки:
а) шейные;
б) грудные и поясничные;
в) поясничные и крестцовые;
г) грудные, поясничные и крестцовые.
24. Киль у птиц — это вырост:
а) клюва;
б) грудины;
в) крестца;
г) грудных позвонков.
25. Киль у птиц служит:
а) органом равновесия;
б) для рассекания воздуха при полете;
в) местом прикрепления грудных мышц;
г) местом прикрепления ребер.
26. Хорошо развитый киль отсутствует у:
а) пингвина;
б) воробья;
в) аиста;
г) страуса.
27. Киль хорошо развит у:
а) пингвина;
б) курицы;
в) киви;
г) страуса.
28. Ребра у птиц соединяются с грудиной:

- а) путем срастания;
 - б) подвижно;
 - в) швами;
 - г) путем срастания, швами.
29. Лопатки у птиц имеют форму:
- а) шаровидную;
 - б) треугольную;
 - в) овальную;
 - г) саблевидную.
30. Кости пояса верхних конечностей птиц, сросшиеся друг с другом, — это:
- а) лопатки;
 - б) вороньи кости;
 - в) ключицы;
 - г) подвздошные.
31. Количество пальцев в нижних конечностях голубя:
- а) 2; б) 3; в) 4; г) 5.
32. Количество пальцев в верхних конечностях птиц:
- а) 2; б) 3; в) 4; г) 5.
33. Количество пальцев на ногах у африканского страуса:
- а) 1; б) 2; в) 3; г) 4.
34. У пингвинов:
- а) отсутствует киль;
 - б) отсутствует клюв;
 - в) крылья имеют форму узких ластов;
 - г) отсутствуют перепонки между пальцами ног.
35. Пряжка у птиц представляет собой сросшиеся:
- а) кости предплюсны и плюсны;
 - б) кости запястья и пясти;
 - в) кости последних хвостовых позвонков;
 - г) ключицы.
36. Цевка у птиц представляет собой сросшиеся:
- а) кости предплюсны и плюсны;
 - б) кости запястья и пясти;
 - в) кости последних хвостовых позвонков;
 - г) ключицы.
37. Вилочка у птиц представляет собой сросшиеся:
- а) кости предплюсны и плюсны;
 - б) кости запястья и пясти;
 - в) кости последних хвостовых позвонков;
 - г) ключицы.
38. Кость у птиц, образованная слиянием 4-6 последних хвостовых позвонков, называется:
- а) цевкой;
 - б) пряжкой;
 - в) пигостилем;

- г) уростишем.
39. Таз у птиц:
- а) открытый;
 - б) закрытый;
 - в) отсутствует;
 - г) смешанный.
40. У летающих птиц самыми крупными являются мышцы:
- а) брюшного пресса;
 - б) грудные;
 - в) межреберные;
 - г) ног.
41. Когда птица отдыхает, сидя на ветке, мышцы ее ног:
- а) напряжены;
 - б) расслаблены;
 - в) атрофируются;
 - г) дрожат
42. Виды движения птиц:
- а) полет;
 - б) прыжки, ходьба и бег;
 - в) плавание;
 - г) полет, прыжки, ходьба и бег, плавание.
43. Виды полета птиц:
- а) парящий;
 - б) реактивный;
 - в) машущий;
 - г) парящий, машущий.
44. Самая высокая скорость полета у:
- а) синиц;
 - б) ласточек;
 - в) чаек;
 - г) стрижей.
45. Длинный язык с роговыми шипиками на конце имеет:
- а) черный дятел;
 - б) тряквя;
 - в) попугай;
 - г) беркут.
46. Мясистый уплощенный, с бахромой по краям язык имеет:
- а) черный дятел;
 - б) тряквя;
 - в) попугай;
 - г) беркут.
47. Специализированный отдел пищеварительной системы птиц, питающихся семенами, — это:
- а) пищевод;
 - б) зоб;

- в) желудок;
 - г) клоака.
48. Зоб у птиц представляет собой расширение:
- а) пищевода;
 - б) желудка;
 - в) тонкой кишки;
 - г) клоаки.
49. Отделы желудка у птиц:
- а) железистый и мускульный;
 - б) цедильный и мускульный;
 - в) рубец, сетка, книжка, сычуг;
 - г) не выделяются.
50. Измельчение пищи у зерноядных птиц осуществляется благодаря тому, что:
- а) внутренняя поверхность желудка покрыта рогоподобной кутикулой;
 - б) сокращаются мышцы мускульного отдела желудка;
 - в) в желудке находятся камешки и песчинки;
 - г) все ответы верны.
51. Пищеварительная система у птиц заканчивается:
- а) порошицей;
 - б) самостоятельным анальным отверстием;
 - в) клоакой;
 - г) копчиковой железой.
52. Органом иммунной системы птиц, являющимся выростом клоаки, является:
- а) вилочковая железа;
 - б) пинеальная железа;
 - в) аппендикс;
 - г) фабрициева сумка.
53. В нижней части трахеи у птиц находится:
- а) зоб;
 - б) голосовой аппарат;
 - в) воздушный мешок;
 - г) клоака.
54. Воздушные мешки у птиц являются расширением:
- а) трахеи;
 - б) крупных бронхиол;
 - в) легких;
 - г) носовых ходов.
55. Воздушные мешки у птиц располагаются:
- а) под кожей;
 - б) в полости трубчатых костей;
 - в) между внутренними органами;
 - г) под кожей, в полости трубчатых костей, между внутренними органами.
56. В полете у птиц кислород из легких поступает в кровь:
- а) при вдохе;
 - б) при выдохе;

- в) в незначительных количествах;
 - г) при вдохе, при выдохе.
57. В полете у птиц воздух при взмахе крыльев:
- а) поступает в легкие;
 - б) поступает в воздушные мешки;
 - в) выводится из воздушных мешков в легкие;
 - г) поступает в легкие, поступает в воздушные мешки.
58. В полете у птиц воздух при опускании крыльев:
- а) поступает в легкие;
 - б) поступает в воздушные мешки;
 - в) выводится из воздушных мешков в легкие;
 - г) поступает в легкие, поступает в воздушные мешки.
59. Двойное дыхание у птиц осуществляется:
- а) в полете;
 - б) в покое;
 - в) в состоянии сна;
 - г) всегда.
60. Сердце у птиц включает:
- а) 2 предсердия и 1 желудочек;
 - б) 1 предсердие и 2 желудочка;
 - в) 2 предсердия и 2 желудочка;
 - г) 1 предсердие и 1 желудочек.
61. Количество кругов кровообращения у птиц:
- а) 1;
 - б) 2;
 - в) 3;
 - г) кровеносная система незамкнутая.
62. Артериальная кровь в сердце птиц содержится в:
- а) правом предсердии и правом желудочке;
 - б) левом предсердии и правом желудочке;
 - в) правом предсердии и левом желудочке;
 - г) левом желудочке и левом предсердии.
63. От левого желудочка сердца у птиц отходит:
- а) правая дуга аорты;
 - б) левая дуга аорты;
 - в) легочный ствол;
 - г) полая вена.
64. Артериальная кровь из легких у птиц поступает сразу в:
- а) сосуды внутренних органов;
 - б) левое предсердие;
 - в) левый желудочек;
 - г) правое предсердие.
65. Органы и мышцы тела у птиц снабжаются кровью:
- а) артериальной;
 - б) венозной;

- в) смешанной;
г) не содержащей эритроцитов.
67. Температура тела у птиц:
а) не зависит от температуры окружающей среды;
б) зависит от температуры окружающей среды;
в) способна снижаться до 0 °С и возвращаться к нормальному уровню;
г) равна температуре окружающей среды.
68. В мочевыделительной системе у птиц отсутствует (-ют):
а) одна почка;
б) мочеточники;
в) мочевого пузыря;
г) нефроны.
69. Аккомодация у птиц достигается:
а) изменением кривизны хрусталика;
б) перемещением хрусталика относительно сетчатки при изменении формы глазного яблока;
в) благодаря большим размерам глазниц;
г) правильный ответ, состоит из ответов а и б.
70. Элементом наружного уха, развившимся у птиц, является:
а) ушная раковина;
б) наружный слуховой проход;
в) слуховые косточки;
г) ушная раковина, наружный слуховой проход.
71. Зрение у птиц:
а) черно-белое;
б) цветное;
в) только монокулярное;
г) только бинокулярное.
72. Монокулярное зрение имеется у:
а) ушастой совы;
б) сизого голубя;
в) воробьиного сыча;
г) длиннохвостой неясыти.
73. Бинокулярное зрение имеется у:
а) соловья;
б) голубя;
в) филина;
г) курицы.
74. У самок птиц в репродуктивной системе развивается:
а) левый яичник;
б) правый яичник;
в) правый и левый яичники;
г) правый и левый семенники.
75. Развитие у птиц:
а) прямое;

- б) не прямое с полным превращением;
 - в) не прямое с неполным превращением;
 - г) может быть прямым или с превращением.
76. Полость между яйцевыми оболочками на тупом конце яйца птицы называется:
- а) воздушным мешком;
 - б) воздушной камерой;
 - в) атриальной полостью;
 - г) амниотической полостью.
77. Зародышевый диск в яйце птицы располагается:
- а) в вязкой жидкости — белке;
 - б) в воздушной камере;
 - в) на поверхности желтка;
 - г) внутри желтка.
78. Способны самостоятельно передвигаться после вылупления птенцы птиц:
- а) выводковых;
 - б) птенцовых;
 - в) певчих;
 - г) хищных.
79. К выводковым птицам относятся:
- а) голуби;
 - б) лебеди;
 - в) воробьи;
 - г) попугаи.
80. К птенцовым птицам относятся:
- а) лебеди;
 - б) журавли;
 - в) воробьи;
 - г) утки.
81. Гнезда на земле устраивает:
- а) береговая ласточка;
 - б) серая куропатка;
 - в) белый аист;
 - г) желна.
82. Гнезда в земляных норах, изготавливаемых самостоятельно, устраивает:
- а) береговая ласточка;
 - б) серая куропатка;
 - в) белый аист;
 - г) желна.
83. Гнезда в дуплах, изготавливаемых самостоятельно, устраивает:
- а) береговая ласточка;
 - б) серая куропатка;
 - в) белый аист;
 - г) желна.
84. Представителями отряда Куриные являются:
- а) утки, гуси, лебеди;

- б) рябчики, тетерева, глухари;
 - в) вороны, галки, грачи;
 - г) стерх, дрофа, лысуха.
85. Представителями отряда Воробьинообразные являются:
- а) утки, гуси, лебеди;
 - б) рябчики, тетерева, глухари;
 - в) вороны, галки, грачи;
 - г) стерх, дрофа, лысуха.
86. Представителями отряда Гусеобразные являются:
- а) утки, гуси, лебеди;
 - б) рябчики, тетерева, глухари;
 - в) вороны, галки, грачи;
 - г) стерх, дрофа, лысуха.
87. Представителями отряда Журавлеобразные являются:
- а) утки, гуси, лебеди;
 - б) рябчики, тетерева, глухари;
 - в) вороны, галки, грачи;
 - г) стерх, дрофа, лысуха.
88. Значение птиц в природе заключается в том, что они:
- а) способствуют расселению растений;
 - б) опыляют цветки некоторых растений;
 - в) регулируют численность других животных в биогеоценозе;
 - г) способствуют расселению растений, опыляют цветки некоторых растений, регулируют численность других животных в биогеоценозе.
89. Значение птиц для человека заключается в том, что они:
- а) являются продуктом питания;
 - б) используются для получения пуха;
 - в) являются источником органических удобрений;
 - г) являются продуктом питания, используются для получения пуха, являются источником органических удобрений.
90. Самая крупная из ныне живущих птиц — это:
- а) императорский пингвин;
 - б) павлин;
 - в) археоптерикс
 - г) африканский страус.
91. В Красную книгу Республики Беларусь занесены хищные птицы:
- а) скопа;
 - б) змееяд;
 - в) беркут;
 - г) скопа, змееяд, беркут.

к зачету по курсу «Орнитология»

1. Общая характеристика птиц как позвоночных приспособившихся к полету.
2. Адаптивная радиация в классе птиц.
3. Географическое распространение и численность птиц.
4. Особенности движения птиц.
5. Питание и энергетика у птиц.
6. Общие принципы строения и функции дыхательной системы птиц.
7. Приспособительные формы поведения у птиц.
8. Терморегуляция в покое и активном полете.
9. Нервный контроль и поведение птиц.
10. Зачатки рассудочной деятельности у птиц.
11. Экологические аспекты поведения птиц.
12. Сигнализация и общение у птиц.
13. Популяционное и биоценотическое общение.
14. Маркировочно-опознавательные и дивергентные функции общения у птиц.
15. Анализаторные системы и ориентация в пространстве.
16. Гипотезы ориентации.
17. Методы изучения ориентации у птиц.
18. Суточные и сезонные ритмы у птиц.
19. Общие закономерности протекания сезонных циклов.
20. Размножение и развитие птиц.
21. Периодичность размножения и определяющие ее факторы.
22. Физиология и регуляция линьки у птиц.
23. Типы линьки и особенности ее протекания у представителей разных отрядов.
24. Миграции птиц как адаптивное явление.
25. Методы изучения миграций.
26. Практическое значение птиц.
27. Роль птиц в сельском и охотничьем хозяйстве.
28. Птицы и авиация. Птицы и медицина.
29. Управление поведением птиц.
30. Охрана редких и исчезающих видов птиц.
31. Международное сотрудничество в области охраны птиц.