

## **Лекция 10. Размножение птиц**

### **Периодичность размножения и определяющие ее факторы**

Размножение, линька и миграции у птиц, как и у многих других животных, обычно строго периодичны и, как правило не совпадают по времени прежде всего потому, что требуют значительных энергетических затрат и совершенно различного поведения, отношения к территории и ее защитным возможностям и т. п.

Положительный энергетический баланс у многих видов может быть обеспечен в течение большего периода времени, чем занимает цикл размножения. Длительный отбор привел к тому, что у всех видов размножение начинается так, чтобы вылупление птенцов приходилось на наиболее кормный период года. Для многих пустынных птиц характерно раннее размножение: птенцы поднимаются на крыло до наступления жары и начала активности змей, часто поедающих яйца и птенцов.

В умеренных и высоких широтах основным внешним фактором, определяющим периодичность размножения, служит закономерное изменение продолжительности дня.

Дозревание половых клеток проходит под стимулирующим воздействием положительных температур; вероятно, сказывается и улучшение питания. Последние стадии созревания половых клеток и начало яйцекладки стимулируются присутствием активного полового партнера, наличием удобных мест для устройства гнезда, доступностью подходящего материала для постройки гнезда и т. п. При отсутствии какого-либо из этих условий яйцекладка не начинается.

В тропиках, в условиях не изменяющейся продолжительности дня, в качестве основного регулирующего фактора часто выступает влажность; она действует, видимо, не прямо, а через доступность и состав кормов.

У видов, населяющих тропические районы с мало меняющимися в течение года условиями питания, периодичность размножения и линьки, видимо, целиком, определяются внутренней ритмикой.

**Взаимоотношения полов.** У большинства видов птиц соотношение полов перед началом размножения примерно равное. Лишь у немногих видов установлена полиандрия, при которой число половозрелых самцов превышает число половозрелых самок в 4—5, а иногда и более раз. У этих видов самка откладывает несколько кладок, которые насиживают только самцы; они же водят и выводки. Полигиния — преобладание самок — у этих видов строят гнезда и насиживают только самки.

Взаимоотношения партнеров в период размножения можно свести к двум основным типам: моногамии и полигамии.

У птиц-моногамов самец и самка образуют пару. У части видов пары сохраняются в течение длительного времени — иногда до гибели одного из партнеров. У других видов после размножения пара распадается, но восстанавливается перед следующим размножением благодаря хорошо

развитому гнездовому консерватизму: оба партнера возвращаются на свой прошлогодний гнездовой участок.

Более часто пара формируется только на сезон размножения. При повторном размножении в тот же сезон часть пар сохраняется, другие формируются заново.

У части моногамов оба партнера принимают более или менее одинаковое участие в постройке гнезда, насиживании и выкармливании, у других — самка строит гнездо и насиживает, а самец охраняет гнездовой участок, иногда носит строительный материал, изредка кормит насиживающую самку или в течение коротких периодов насиживает кладку; выкармливают птенцов обычно оба партнера. Таким образом, взаимоотношения, партнеров очень разнообразны; у части видов они выяснены еще недостаточно.

У некоторых видов пары сохраняются лишь очень короткое время — только на период спаривания и яйцекладки. После завершения яйцекладки пара распадается, а кладку насиживает и заботится о птенцах только самка или только самец.

У птиц-полигамов пары не образуются даже на короткий период: в период яйцекладки самка может спариваться с разными самцами; постройка гнезда, насиживание и забота о птенцах ложатся только на самку.

**Половой диморфизм.** Многие птицы, достигнув половой зрелости, надевают оперение, по окраске отличающееся от оперения молодых птиц. У части видов оба пола или только самцы перед началом размножения надевают более яркий брачный наряд. У большинства видов птиц в той или иной степени выражен половой диморфизм. У многих видов при сходной окраске самцов и самок он проявляется лишь в том, что самцы немного крупнее самок. У других видов половой диморфизм проявляется не только в размерах, но и окраске, самцы более ярко окрашены у них иногда развиваются украшающие перья, ярко окрашенные участки кожи — брови, сережки т. п. или шпоры. Половой диморфизм, особенно если он резко выражен, видимо, облегчает опознавание и тем самым способствует встрече готовых к размножению особей противоположного пола. Более скромная окраска самок, вероятно, обеспечивает их маскировку при насиживании. У тех видов, у которых самки окрашены ярче самцов, насиживают кладку самцы. Более крупные размеры самок у сов и дневных хищников, видимо, облегчают защиту гнезда насиживающей самкой.

**Токовые явления и формирование пар.** Практически у всех, птиц начало периода размножения отмечает своеобразное поведение, которое называют *токовым*. Во время тока самец — а у многих видов и присоединившаяся к нему самка — принимает необычные позы, совершает своеобразные движения, интенсивно поет или издает громкие звуки, и т. п. Своеобразием поз, резко изменяющих обычный силуэт птицы, способствует раздувание во время тока шейных подкожных воздушных мешков или наполнение кровью кожистых выростов на голове, наличие меняющих положение украшающих перьев и т. п. У самцов некоторых видов

развиваются резонаторы, усиливающие издаваемые звуки: это или удлинённая трахея, или разрастание колец трахеи в области нижней гортани, образующих резонирующий барабан. Заменяют или дополняют издаваемые крики щелканье клювом, хлопки при резких взмахх крыльев.

Многие виды совершают токовые полеты— более или менее сложные передвижения в воздухе, часто сопровождаемые громкими выкриками или песней. У некоторых видов токующие партнеры имитируют постройку гнезда. Для части полигамных видов характерен групповой ток самцов, нередко сопровождающийся турнирными стычками и драками. Групповой ток делает самцов более заметными и поэтому облегчает встречу с самками; спаривание обычно происходит на периферии токовища.

Токовое поведение имеет в размножении важное и многообразное значение. Оно облегчает встречу самцов и самок, помогает формированию пары у моногамов, способствует синхронизации развития половых желез у партнеров и в популяции в целом, подготавливает партнеров к спариванию и гнездостроению. Одновременно у всех моногамов токовое поведение служит сигналом занятости гнездового участка; элементы токового поведения используются при его маркировке и защите.

**Территориальное поведение.** Практически у всех птиц в период размножения хорошо выражена территориальность: привязанность к гнездовой территории и ее защита от вторжения особей своего, а иногда и других видов. Большинство видов гнездится одиночными парами. Размеры охраняемой территории зависят от абсолютных размеров птицы и общей численности (плотности) популяции, от характера ландшафта и наличия мест, пригодных для устройства гнезда; в ряде случаев размеры занимаемой территории зависят и от наличия пищи. У крупных хищных птиц гнездовая территория занимает несколько квадратных километров, у белой куропатки и большого пестрого дятла — несколько гектаров, у мелких воробьиных птиц—славок, пеночек, синиц, зябликов и др. — 1000 — 8000 м<sup>2</sup> (иногда меньше или больше) и т. п.

Чаще птицы собирают корм на охраняемой территории, но бывает и много исключений, когда на кормежку птицы вылетают далеко за пределы охраняемой территории, т. е. используемый участок может быть больше охраняемой территории.

У моногамов охраняет гнездовую территорию самец, но у части видов в этом участвует и самка. У полигамных видов защита гнездовой территории обычно выражена много слабее и осуществляет ее только самка.

Сигнал о занятости территории— токовое поведение: самец поет по границам занятого участка, совершает над участком токовые полеты и т. п. При появлении чужака хозяин участка принимает угрожающие позы, усиливает интенсивность пения и — если это не помогает— активно нападает. Можно считать установленным, что почти всегда побеждает хозяин участка: господствует не «право более сильного», а «право первого». Вылетевший при нападении за пределы своего участка преследователь сразу же превращается в преследуемого и возвращается назад.

Подобная территориальность с защитой гнездового участка от вторжения особей своего вида способствует более равномерному размещению популяции, что обеспечивает возможность более полного использования подходящих для вида местообитаний. Участки разных видов обычно широко перекрываются, что резко повышает общую плотность гнездящихся на данной территории птиц.

Во многих группах птиц есть колониальные виды, гнездящиеся большими скоплениями. Территориальность у них тоже отчетливо выражена, но размеры охраняемой территории сокращаются до нескольких квадратных метров.

Колониальность свойственна видам, питающимся массовыми кормами и собирающим их на большом расстоянии от гнездовой колонии. Особенно много колониальных видов среди гнездящихся по побережьям морских птиц. Колониальность свойственна и части видов, населяющих берега крупных внутренних водоемов. Реже отчетливая колониальность встречается среди наземных птиц. Многие колониальные птицы совместно активно и успешно защищают свою колонию от наземных и пернатых хищников. В других случаях колониальное гнездование может быть средством пассивной защиты. В обоих случаях обычна меньшая смертность яиц и птенцов в центре колонии по сравнению с ее периферией, в более плотно населенных участках колонии по сравнению с участками, где птицы гнездятся более редко. Интересно, что около колоний птиц, активно защищающих свое гнездовье. Здесь же уместно отметить, что многие птицы стремятся гнездиться и около одиночно гнездящихся видов, активно защищающих свои гнездовые участки. Вероятно, колониальность формировалась под преимущественным воздействием двух факторов: недостатка подходящих мест для постройки гнезд и воздействия хищников.

**Гнездовой консерватизм.** У большинства птиц довольно четко выражен гнездовой консерватизм: после успешного гнездования на следующий год птицы возвращаются на свой гнездовой участок и либо восстанавливают старое гнездо либо где-то поблизости строят новое. Менее отчетливо выраженный гнездовой консерватизм молодых птиц приводит к перемешиванию популяции и предотвращает инбридинг, обеспечивает возможность расселения и т. д.

**Гнезда.** Лишь немногие птицы не строят гнезд. Большинство птиц сооружает гнезда, что облегчает обогревание яиц. Во многих случаях гнездо обеспечивает защиту кладки, насиживающей птицы и птенцов от хищников и неблагоприятных погодных условий. Относительно примитивные гнезда— лунки в земле, более или менее выстланные растительной ветошью и часто расположенные под защитой кочки, камня, кустика и т. п. Несколько более массивны расположенные на земле гнезда журавлей и чаек. Очень небрежно строят свои гнезда бакланы, голенастые и дневные хищники: это груда сухих веток или стеблей со слабо выраженным лотком, расположенная в развилке ветвей, на заломках тростника или на земле. Несравненно искуснее гнезда большинства воробьиных: с глубоким лотком и высокими прочными

бортами, сложенными из переплетенных и перевитых веточек, травинок, мха, листьев. Лоток обычно выстилается более мягким материалом: тонкими, травинками, мхом, подобранными перьями, шерстью, растительным пухом. Размещение гнезд варьирует у разных видов. Многие виды воробьиных птиц строят гнезда на разной высоте в кронах деревьев и кустарников, приплетая их в развилках ветвей.

Некоторые птицы сами роют норы, откладывая яйца в конец норы прямо на землю, или устраивая гнездо из растительных материалов.