

О ПРИЧИНАХ ФОРМИРОВАНИЯ КОЛЛЕКТИВНЫХ НОЧЁВОК У ПТИЦ И ЯВЛЕНИЯХ, СВЯЗАННЫХ С ОБЩЕСТВЕННЫМ НОЧЁВОЧНЫМ ПОВЕДЕНИЕМ

О.А. Брезгунова

Научно-исследовательский ин-т биологии Харьковского национального университета им. В.Н. Каразина, 61077, Украина, Харьков, пл. Свободы, 4; e-mail: o_brezgunova@mail.ru

Птицы всех континентов и климатических поясов формируют крупные скопления, в том числе коллективные ночёвки (Брем, 1911; Gill, Dow, 1985; Weatherhead, Hoya-sak, 1985; Skutch, 1989; du Plessis, Williams, 1994; Moore, Switzer, 1998). Массовые коллективные ночёвки образуют также эндемики островов, например, Карибских (Harms, Eberhard, 2003) и Марианских (Wiles, 1998). Одни виды формируют коллективные ночёвки круглый год, другие — только в период кочёвок и миграций. У одних видов места ночёвок устойчивы и традиционны, у других ночёвочные скопления совсем не привязаны к строго определённому участку.

Коллективные ночёвки — это феномен, известный как для кооперативно размножающихся (имеющих помощников при гнездо-строении, кормлении размножающейся самки и птенцов, охране гнездовой территории, уходе за гнездом и т.п.), коммунально (несколько размножающихся самок и самцов, одно гнездо для откладки яиц на всю «коммуну») и колониально размножающихся, так и для одиночно гнездящихся видов. Многие исследователи пытаются выяснить адаптивное значение коллективных ночёвок, тогда как стремление птиц к образованию скоплений и степень развития стайного поведения остаются недооценёнными. В настоящее время существует несколько гипотез, дающих функциональное объяснение коллективным ночёвочным скоплениям птиц. Самые известные из них — снижение риска хищничества, увеличение кормовой результативности и уменьшение терморегуляционных расходов. Нам представляется необходимым подчер-

кнуть недостаточность этих трёх гипотез для решения вопроса о происхождении коллективных ночёвок у птиц и рассмотреть альтернативные объяснения такого поведения.

Коллективные ночёвки и феномен защиты от хищников

При рассмотрении вопроса о значении коллективных ночёвок для птиц в качестве основного фактора часто упоминают феномен защиты от хищника (predator avoidance). Даже П. Ворд и В. Захави, авторы гипотезы, объясняющей существование колоний, коллективных ночёвок и других скоплений птиц как информационных центров о возможных источниках кормовых ресурсов, считают, что защита от хищников играла важную роль в возникновении коллективных ночёвок (Ward, Zahavi, 1973). Т.И. Водолажская (1989) полагает, что коллективные ночёвки **грачей** (*Corvus frugilegus*) способствуют защите вида от хищников. Изучая поведение **американских сосновых соек** (*Gymnorhinus cyanocephalus*), Р.П. Балда и его коллеги приходят к выводу, что места ночёвочных скоплений позволяют избегать хищничества и способствуют сохранению тепла (Balda et al., 1977). Снижение пресса хищничества считается первостепенной функцией предночёвочных скоплений **американской вороны** (*Corvus brachyrhynchos*) (Moore, Switzer, 1998).

В ряде работ рассматриваются возрастные особенности поведения при выборе места ночлега на коллективных ночёвках, что также предполагает получение «выгоды» для совместно ночующих птиц. У **красноплечих**

чёрных тропиалов (*Agelaius phoeniceus*) более старые самцы ночуют внутри густых зарослей растительности, а молодые — по их периферии. Считается, что молодые птицы формируют «буфер» при нападениях хищников, «получая возможность» следовать за взрослыми самцами в условиях дефицита корма (Weatherhead, Hoysak, 1984, 1985). У **больших бакланов** (*Phalacrocorax carbo*) взрослые особи, в сравнении с годовалыми, занимают более высокие места для отдыха, что обеспечивает им большую безопасность (Galvan, 2004). На наш взгляд, такое поведение характеризует возрастные особенности при выборе места ночлега. Так, например, наряду с возрастными различиями при выборе места ночлега существуют и половые, — известно, что самцы **глухаря** (*Tetrao urogallus*) зарываются в снег глубже, чем самки (Туров, 1968).

Несомненно, повышение бдительности коллективно ночующих птиц за счёт увеличения числа особей в скоплении может способствовать их выживанию, а перемещение ночёвки, как и колонии, может быть вызвано влиянием хищников (Ламехов, 2003). Так, оптимизация защиты от хищников путём объединения усилий в их отпугивании является одной из возможных функций (как следствие) колониальности у птиц (Панов, 1983а). Однако гнездование в колонии может не защищать от хищника, специализирующегося на питании взрослыми особями колониального вида, либо от неспецифического хищника, особи которого гораздо крупнее особей колониального вида (Зубакин, 2006).

Считается, что в скоплениях увеличивается безопасность отдельных особей из-за быстрой реакции на хищника за счёт «оглядывания» большого числа птиц. Х. Паллием показал, что оптимальные с этой точки зрения размеры групп — это те скопления, размер которых не превышает 100 особей (Pulliam, 1973). У многих видов голубей (*Columbidae*) и воробьинообразных (*Passeriformes*) птицы реагируют на опасность быстрее в более мелких группах, чем в крупных, а одиночки достоверно чаще игнорируют опасность (Siegfried, Underhill, 1975; Lazarus, 1979; Панов, 1983б). Так, **малая горлица** (*Streptopelia senegalensis*), распространённая в Африке и Южной Азии, при размере стаи до 17 особей быстро реагирует на хищника; наблюдается

линейная зависимость между величиной стаи и скоростью реакции её членов на хищников. Более крупные стаи не подчиняются этой зависимости (Siegfried, Underhill, 1975). Ориентировочные реакции в стаях птиц нелинейно снижаются при увеличении числа особей в скоплении (Панов, 1983б).

Однако, коллективные ночёвки могут насчитывать десятки тысяч птиц, как у **вяхири** (*Columba palumbus*) (Bea et al., 2003), сотни тысяч, как у **американских ворон** (Bent, 1946), и миллионы особей, как у **красноклювой квелии** (*Quelea quelea*) (Skutch, 1989), **обыкновенного скворца** (*Sturnus vulgaris*) (Yom-Tov et al., 1977), **обыкновенного гракла** (*Quiscalus quiscula*) (White et al., 1985) или **деревенской ласточки** (*Hirundo rustica*) (Колоярцев, 1989; Brink et al., 2000). Такие крупные ночёвки только способствуют привлечению потенциального хищника (Eiserer, 1984). Действительно, массовые скопления птиц, в частности, коллективные ночёвки гусеобразных, журавлей, голубиных, воробьинообразных, явно привлекают хищников (Skutch, 1989); у последних даже существуют стратегии поиска таких мест, как колонии, места ночёвок, постоянные тропы и т.д., где более вероятно появление потенциальных жертв (Резанов, 2000). Так, на коллективных предотлётных ночёвках **серых журавлей** (*Grus grus*) отмечены случаи успешной охоты на них волков (Киселёв, Мельников, 2006). На отдельных коллективных ночёвках птиц, в частности, грачей и **галок** (*Corvus monedula*), **сорок** (*Pica pica*) и **дроздов-рябинников** (*Turdus pilaris*), мы наблюдали ежедневно охотящихся за ними **тетеревиатников** (*Accipiter gentilis*). Известны случаи успешной охоты **чеглока** (*Falco subbuteo*) на коллективных ночёвках деревенских ласточек, при этом хищник каждый вечер появляется возле массовых скоплений (личн. сообщ. М.В. Баника). **Болотные** (*Asio flammeus*) и **ушастые совы** (*A. otus*), **перепелятники** (*Accipiter nisus*) успешно охотятся на ночёвках **домовых воробьев** (*Passer domesticus*), появляясь здесь постоянно (Гавриленко, 1970; Кныш, Остапенко, 1975). **Степная пустельга** (*Falco naumanni*) охотится на коллективных ночёвках **испанских воробьев** (*P. hispaniolensis*) (Резанов, Резанов, 2003). Регулярная охота чеглоков и перепелятников на коллективных ночёвках **обыкновенных овсянок** (*Emberiza*

citrinella) приводит к изменению их обычного поведения (Шнитников, 1958): к месту ночлега овсянки перемещаются стремительным полётом, сразу занимают места для отдыха и затихают. Коллективно ночующие птицы оказываются доступными также для наземных хищников.

Существование коллективных ночёвок у самих хищников ставит под вопрос предположение о том, что коллективные ночёвки оптимизируют функцию защиты от хищника. Тем более что коллективное ночёвочное поведение хорошо известно для таких крупных хищников как **белоголовый орлан** (*Haliaeetus leucocephalus*) в Северной Америке (Knight, 1981; Anthony et al., 1982; Buehler et al., 1991; Stalmaster, Kaiser, 1997) и **орлан-белохвост** (*H. albicilla*) в Европе (Ардамацкая, 1991; Пилюга, 1991; Лопарёв, Грищенко, 1992). Коллективные ночёвки формируют также **зимняк** (*Buteo lagopus*), **обыкновенный канюк** (*B. buteo*), **скопа** (*Pandion haliaetus*), **полевой** (*Circus cyaneus*), **степной** (*C. macrourus*), **луговой** (*C. pygargus*) и **болотный** (*C. aeruginosus*) **луни**, **красный** (*Milvus milvus*) и **чёрный** (*M. migrans*) **коршуны**, **обыкновенный осоед** (*Pernis apivorus*), а из соколиных (Falconidae) — **степная** и **обыкновенная пустельги** (*Falco tinnunculus*), **дербник** (*F. columbarius*), **кобчик** (*F. vespertinus*), **амурский кобчик** (*F. amurensis*), чеглок и другие (Сушкин, 1908; Moreau, 1972; Cramp et al., 1980; Martin, 1992).

Кроме того, известно, что у представителей древних отрядов птиц (трубноносые, веслоногие, голенастые) отсутствуют специфические групповые реакции защиты, а, следовательно, колониальность (как и коллективные ночёвки) могла возникнуть вне контакта хищника с жертвой (Симкин, 1988). Например, в районах гнездовых колоний вымерших **бескрылых гагарок** (*Alca impennis*) очевидно не было крупных хищников, таких как волки (*Canis lupus*) и медведи (*Ursus scrofulus*), а мелкие — лисица (*Vulpes vulpes*) и норка (*Mustela vison*), не представляли значительной опасности для крупных птиц (Моуэт, 1988; Fuller, 2001). Поэтому еще в X в. человек без особого труда охотился на гагарок, используя лишь палки и копья (Моуэт, 1988).

Таким образом, формирование крупных коллективных ночёвок у птиц только привлекает потенциальных хищников, хотя у неко-

торых видов наблюдается объединение усилий в их отпугивании.

Гипотезы функционирования скопленный как информационных центров о расположении кормовых объектов

Одна из самых популярных гипотез предполагает, что скопления птиц, в том числе и коллективные ночёвки, функционируют как информационные центры об источнике корма (information center hypothesis; Ward, Zahavi, 1973; Cochfield, Burger, 1982; Zahavi, 1996), и что эффективность поисков корма у птиц повышается из-за обмена информацией в стаях на коллективных ночёвках (Голованова, 1975). Так, некоторые исследователи считают, что опытные птицы показывают молодым и неопытным местоположение удалённых источников пищи, особенно в период миграции (McClelland et al., 1982). Подчёркивается, что на ночёвках есть «знающие» и «неопытные» птицы, и одни и те же особи меняют эти две роли в зависимости от их знаний о пищевых ресурсах (Heinrich et al., 1993; Marzluff, Heinrich, 2001). Так объясняется наличие крупных ночёвочных скоплений у белоголового орлана (Knight, Knight, 1983), **серой вороны** (*Corvus cornix*) (Loman, 1985), **ворона** (*Corvus corax*) (Wright et al., 2003) и серого журавля (Alonso et al., 1997). Доказательством этой гипотезы зачастую служат данные о том, что в период недостатка кормов птицы следуют друг за другом, что коллективные ночёвки используются птицами из разных кормящихся стай, и что в местах, богатых кормами, нередко наблюдается текучесть птиц. **Канадский журавль** (*Grus canadensis*) более эффективно кормится, когда следует за другими особями с мест коллективных ночёвок (Sparling, Krapu, 1994), как и предполагает гипотеза информационного центра. Считается, что размеры ночёвок воронов зависят от количества пищевого ресурса: так, возле одного трупа оленя формируются небольшие скопления численностью до 100 особей, а возле крупных запасов зерна ночёвки включают более 2000 птиц (Liebezeit, George, 2002). То, что образование коллективных ночёвок воронов связано с местами скопления доступного корма, подтверждают данные ряда исследователей (Клестов, Яцук, 1989; Heinrich, 1994; Wright et al., 2003; Шевцов, 2004). Однако ворон в кормящихся стаях

держится чаще индивидуально, несмотря на объединения птиц на ночёвках в разное время года (Митропольский, 2007).

Исследования Н. Бакли показали, что образование коллективных ночёвок у североамериканских **грифов-урубу** (*Coragyps atratus*) и **грифов-индеек** (*Cathartes aura*) облегчает формирование фуражирующих групп (Buckley, 1996). Наблюдения за радиомаркированными серыми воронами привели Г. Сонеруда и его коллег к выводам о том, что успешно кормящиеся в течение дня птицы возвращаются на ночёвку и «делятся» информацией о месторасположении кормовых ресурсов с неопытными, незнающими особями, которые впоследствии следуют за ними (Sonerud et al., 2001). Более того, по той же причине, по мнению исследователей, птицы формируют предночёвочные скопления (Nansen et al., 2000). Непостоянная численность **ожерелового попугая Крамера** (*Psittacula krameri*) на ночёвках в Пакистане и близость мест ночёвочных агрегаций к местам обилия кормов также привела к заключению о том, что коллективные ночёвки облегчают птицам поиск мест кормёжки (Khan, 2002).

Существуют и другие гипотезы, подчёркивающие значение коллективных ночёвок в оптимизации кормодобывания. Так, есть мнение, что коллективно ночующие птицы могут быть «завербованы» опытными птицами (recruitment center hypothesis; Richner, Heeb, 1996). Авторы гипотезы подчёркивают выгоду для особей, «демонстрирующих» кормовые места. Такой выгодой может быть коллективная антихищническая бдительность и увеличение продуктивности поисков пищи (чем больше в скоплении птиц, тем большую площадь они проверяют на наличие корма). И. Даншен и Г. Ричнер полагают, что ночёвки ворона, характеризующиеся непостоянной численностью, функционируют как центры «вербовки» совместно кормящихся птиц (Danchin, Richner, 2001). Таким образом, одни отстаивают гипотезу функционирования коллективных ночёвок как информационного центра (Marzluff et al., 1996), другие доказывают, что птицы «передают» информацию о месторасположении корма с определённой выгодой для себя (Richner, Danchin, 2001), третьи утверждают, что у птиц даже одного вида могут быть обе поведенческие стратегии (Dall, 2002).

Среди птиц известно поведение, при котором взрослые неродственные особи одного и того же пола активно делятся пищей друг с другом. «Преподношение» пищи описано для ворона, кстати, являющегося модельным видом для большинства гипотез (Bugnyar, Kotrschal, 2002). Кроме того, такое поведение известно для **северо-западных ворон** (*Corvus caurinus*), грачей, галок, **американских кустарниковых соек** (*Aphelocoma californica*), **скворцов** (*Spreo bicolor*), **арабских тимелий** (*Turdoides squamiceps*), **малых пегих зимородков** (*Ceryle rudis*) и **краснозобых каракара** (*Daptrius americanus*) (Kort et al., 2003). Кажется маловероятным, что наряду с разделением пищи между взрослыми неродственными особями, явно не предполагающим никакой выгоды для делящихся, у тех же видов существует целая система «получения выгоды» при «разумном» использовании информации о расположении пищевых ресурсов.

Авторы вышеуказанных гипотез также игнорируют результаты исследований, содержащих полностью противоположные данные. Так, в лесах Коста-Рики К. Чепмен и его коллеги (Chapman et al., 1989) изучали поведение нескольких видов **попугаев** (*Amazona albifrons*, *A. ochrocephala*, *Aratinga canicularis*, *Brotogeris jugularis*), формирующих совместные коллективные ночёвки и смешанные стаи в течение дня. Исследования показали, что размеры стай не связаны с плотностью и распределением пищевых ресурсов и увеличиваются в вечернее время, перед полётом птиц на ночёвку, а не в утренние часы после распада ночёвочного скопления, как этого требует гипотеза информационного центра.

Кроме того, Д. Каккамис и Дж. Фисчл ещё в 1985 г., изучая коллективные ночёвки обыкновенных граклов и скворцов, показали, что эти два вида, повсеместно формирующие совместные ночёвки, крайне редко встречаются вместе в кормящихся стаях (менее 10% встреч), что исключает даже возможность «передачи» информации (Caccamise, Fischl, 1985). Подобная ситуация наблюдается и для дроздов-рябинников, которые традиционно формируют совместные коллективные ночёвки с сорокой (Брезгунова, 2007), но кормятся вместе крайне редко (Забашта, 2006).

Существует гипотеза, предполагающая, что некоторые виды птиц посещают коллективные ночёвки с целью использования

дополнительных источников корма по пути следования на ночлег (Morrison, Caccamise, 1985, 1990). Авторы гипотезы аргументируют это тем, что скворцы и обыкновенные граклы, например, больше привязаны к «центрам дневной активности», где птицы кормятся днём, чем к местам совместных ночёвок. Когда птицы следуют на «места дневной активности», они по пути останавливаются на других кормовых участках, которые приурочены к территориям ночёвок (Caccamise, Morrison, 1988). Так, территории крупных ночёвок скворцов обеспечивают доступ к растительной пище, особенно в утренние и вечерние часы (Fischl, Caccamise, 1987).

На наш взгляд, вышеуказанные гипотезы не объясняют существование коллективных ночёвок у птиц в летний период, когда кормовые ресурсы более доступны. Так, только среди воробьинообразных ночёвочные скопления в гнездовой период описаны для **белой** (*Motacilla alba*) и **жёлтой трясогузки** (*M. flava*), **большой синицы** (*Parus major*), обыкновенного и **розового** (*Sturnus roseus*) **скворцов**, **майны** (*Acridotheres tristis*), **голубой сороки** (*Cyanopica cyanus*), сороки, **клушицы** (*Pyrrhocorax pyrrhocorax*), галки, обыкновенного и **пустынного** (*Corvus ruficollis*) **воронов** (Cramp et al., 1988, 1994; Конаваленко, 2006). Более того, обыкновенные скворцы, например, в гнездовой период собирают корм вблизи своих гнёзд, а вечером следуют на коллективные ночёвки (Gyllian, Källander, 1977). Такое поведение исключает возможность «передачи» информации о запасах кормов, т.к. птицы продолжают в течение дня кормиться на своих гнездовых территориях. Кстати, такое поведение характерно и для сороки, как в зимний, так и в гнездовой период; после разлёта с места коллективной ночёвки птицы следуют на гнездовые территории, в пределах которых и кормятся в течение дня (наши данные).

Кроме того, факт формирования коллективных ночёвок неразмножающихся молодых птиц исключает «передачу опыта» от старших птиц к молодым неопытным. Такие ночёвки известны для домовых воробьёв (Cramp, Perrins, 1994), **клинтухов** (*Columba oenas*) (Cramp, Simmons, 1985), деревенских ласточек (Cramp, 1988), воронов (Heinrich, 1988; Wright et al., 2003) и **мадагаскарских майн** (*Falco leucurus*) (Eguchi et al., 2001).

С другой стороны, само следование птиц с территорий коллективных ночёвок на совместную корм`жку может снижать эффективность кормления. Очевидно, что кормящиеся птицы чаще «проигрывают» при поисках пищи в группах. Так, исследования поведения сорок показали, что эффективность кормления этих птиц уменьшается с увеличением размера группы (McKinstry, Knight, 1993). У **чернозобика** (*Calidris alpina*) в крупных стаях наблюдается повышенная агрессивность, что снижает интенсивность питания на 19% (Goss-Custard, 1980).

Большинство исследователей, придерживающихся мнения о значении коллективных ночёвок в оптимизации питания, пользуются лишь косвенными данными, такими как изменение численности птиц на ночёвке, непостоянство состава кормовых стай и приуроченность мест ночлега к местам, богатым кормами. Кроме того, в большинстве работ авторы постулируют наличие «передачи» информации от «знающих» птиц к неопытным или «незнающим». Нам представляется весьма сомнительным, что у птиц, особенно у видов с плохо развитой голосовой коммуникацией, есть система передачи сложной информации (Гринченко, 1990); кроме того, в действительности о механизмах возможной передачи информации ничего неизвестно. Ещё больше проблем возникает с объяснением передачи такого рода информации между разными видами, традиционно формирующими совместные коллективные ночёвки.

Терморегуляционное значение коллективных ночёвок

Поддержание постоянной температуры тела при изменении температуры окружающей среды, особенно ночью в зимний период, требует расхода энергии, уравнивающего теплоотдачу (Гаврилов, 1981). Так, ряд исследователей считают, что на коллективных ночёвках птицы теряют меньше тепла из-за особенностей места ночлега и (или) присутствия других птиц (*energetics hypothesis*) (Keister, 1981; Eiserer, 1984). Иногда места ночёвочных агрегаций могут обладать лучшими терморегуляционными свойствами, в сравнении с окружающими участками (Francis, 1976).

Действительно, многие виды используют для ночёвки ниши или растения, способству-

ющие уменьшению теплоотдачи. Так, на ночёвках скворцов температура воздуха выше, чем на прилежащих территориях (Kelty, Lustick, 1977; Yom-Tov et al., 1977). На Памире зимой воробьиные птицы ночуют в глубоких пещерах, в нишах, трещинах и щелях, где сбиваются в компактные группы (Потапов, 1966, цит. по Ирисов, 1977). В высокогорьях Анд птицы скучиваются в расщелинах скал и ледников (Pearson, 1953). В горах Копетдага **кеклики** (*Alectoris chukar*) ночуют в кустах астрагалов, где температура выше, чем снаружи (Шнитников, 1957). Условия в местах ночлега американской кустарниковой сойки способствует экономии тепла в осенне-зимний период (Balda et al., 1977). Коллективные ночёвки некоторых кооперативно размножающихся воробьинообразных Австралии также содействуют снижению теплоотдачи (Noske, 1985). Места коллективных ночёвок **оляпок** (*Cinclus cinclus*) защищают птиц от ветра, дождя и низкой температуры (Hewson, 1969); численность на коллективных ночёвках коррелирует со скоростью ветра и температурой (Shaw, 1979).

Ночёвки 5–8 миллионов скворцов в дождливые и ветреные ночи в центральном и северном Израиле позволяют каждой особи экономить за ночь до 4,6 ккал (температура воздуха на ночёвке оказывается выше на 5–8,5°), что покрывает их затраты на преодоление 31 км; другими словами — покрывает энергетические потери при сборе на ночлег (Yom-Tov et al., 1977). Скворцы выбирают участки для коллективных ночёвок с минимальной скоростью ветра (Kelty, Lustick, 1977). Кроме того, птицы способны менять места коллективного ночлега на более благоприятные в суровые зимы (Bailey, 1963). Некоторые исследователи полагают, что коллективные ночёвки необходимы скворцам для выживания в зимний период (Brenner, 1965), т.к. позволяют экономить 12–38% энергии (Kelty, Lustick, 1977).

Очевидно, что для мелких воробьинообразных ночёвочные скопления играют важную роль в выживании в зимнее время. Так, обыкновенный скворец, большие синицы и **ополовники** (*Aegithalos caudatus*), а также многие другие виды формируют на ночёвках уплотнённые группы, в которых птицы тесно прижимаются друг к другу (Шибнев, 1975; Мальчевский, 1981; Skutch, 1989; Cramp,

Perrins, 1994). Коллективные ночёвки полтора сотен **североамериканских поползней-крошек** (*Sitta pygmaea*) осенью в укрытиях также способствуют сохранению тепла (Кногг, 1957). В Великобритании до полусотни **крапивников** (*Troglodytes troglodytes*) собираются в холодные ночи в дуплянках для коллективных ночёвок (Skutch, 1989). Более того, численность птиц на ночёвках увеличивается до 50–60 (Flower, 1969; Stafford, 1969; Armstrong, Whitehouse, 1977) и даже до 90 особей (Haynes et al., 1980) именно в зимний период. **Пищухи** (*Certhia familiaris*) в холодные ночи плотно прижимаются друг к другу, образуя коллективные ночёвки в трещинах коры (Стаховский, 1948, цит. по Новиков, 1959).

Хищные птицы, например, белоголовые орланы, устраиваются на отдых в местах, наиболее защищённых от ветра (Fischer, Osterfeld, 1981).

Однако, несмотря на то что некоторые виды птиц при понижении температуры «скупиваются», например, грачи и белоголовые орланы, они несут при этом существенные энергетические затраты (Swingland, 1977; Stalmaster, Gessamen, 1984), а в суровые зимы значительная часть их гибнет на местах ночёвочных скоплений.

В начале периода строительства гнёзд самцы и самки скворцов формируют коллективные ночёвки совместно с холостыми птицами (Терновский, Терновская, 1970). Исследования этих авторов (1970) показали, что во время ливней, морозов, снежных буранов, метелей, часто наблюдаемых в Новосибирской области, птицы следуют на ночёвки, покидая сухие дупла и скворечники, где, несомненно, значительно теплее.

Терморегуляционная гипотеза также не объясняет существование летних коллективных ночёвок, когда наблюдаются оптимальные погодные условия и температурный режим. Европейские подвиды сороки, тяжело переживающие высокую температуру воздуха (Hayworth, Weathers, 1984), следуют на коллективные ночёвки в течение всего лета (Коноваленко, 2006).

Кроме того, многолетние исследования ночёвочного поведения сорок в разные периоды года показали, что при температуре воздуха от –30°С и ниже численность на ночёвочных скоплениях сорок, традиционно существующих на одних и тех же участках в

течение всего года, сокращается. Отдельные группы птиц, хоть и прилетают на прежнее место коллективного ночлега, покидают его и устраиваются на ночь ближе к жилью человека или в других местах, где температура воздуха выше. В Великобритании наименьшая численность белых трясогузок на коллективных ночёвках наблюдается именно при снижении температуры зимой (Fleming, 1981).

Таким образом, мы полагаем, что для многих видов существование коллективных ночёвок в зимний период способствует их выживанию, что подтверждается данными исследователей. Возможно, понижение температуры воздуха — один из факторов, способствующий увеличению численности птиц на местах ночёвочных скоплений. Однако, на наш взгляд, не стоит рассматривать погодные условия, в том числе понижение температуры воздуха, в качестве основной причины и, тем более, первопричины формирования коллективных ночёвок у птиц. Для некоторых видов описаны коллективные ночёвки в гнездовой период (см. ниже), когда необходимость снижения терморегуляционных расходов не может рассматриваться в качестве основного фактора. Более того, увеличение численности на коллективных ночёвках наблюдается обычно в ранний послегнездовой период, когда птенцы покидают гнёзда. Например, увеличение численности сорок на коллективных ночёвках в Харьковской обл. (Украина) и окрестностях г. Краснодара (Россия) отмечены нами в одни и те же сроки — в конце июля и в начале августа, хотя погодные условия при этом существенно отличались.

Предмиграционные ночёвочные скопления

Очевидно, что большинство воробьинообразных Западной Палеарктики формируют ночёвочные скопления в предмиграционный период или на территории зимовки. Кроме того, это явление характерно для цаплевых (Ardeidae), ибисовых (Threskiornithidae), гусеобразных (Anseriformes), ястребиных (Accipitridae), соколиных, журавлей (Gruidae), ржанкообразных (Charadriiformes), голубиных (Columbidae), стрижей (Apodidae), ракшеобразных (Coraciiformes) и других (Cramp, Simmons 1977, 1980, 1983, 1985). Так, предлётные скопления серых журавлей могут

объединять от 500 до 1500 особей, при этом часть птиц перемещается на ночёвку на болота, а отдельные особи могут оставаться ночевать прямо на месте кормёжки (Киселев, Мельников, 2006). Болотный и луговой луны формируют коллективные ночёвки по крайней мере в период осенней миграции (Сомов, 1897). Болотные совы на пролёте объединяются в группы во время отдыха (Сомов, 1897). Мигрирующие **пурпурные ласточки** (*Progne subis*) в Северной Америке образуют предмиграционные ночёвочные скопления (Russell, Gauthreaux, 1999). **Североамериканские ласточки** (*Hirundo fulva*) формируют коллективные ночёвки численностью в тысячи особей на местах зимовок в Центральной Америке (Komar, 1997).

Кроме того, виды, для которых характерен коллективный миграционный полёт с расстоянием между особями в десятки и сотни метров, например, **козодои** (*Caprimulgus europaeus*), также могут образовывать скопления (Молодовский, 1997, 2006), включающие 100 и более птиц (Stagg, 2003).

Действительно, некоторые виды птиц включаются в миграцию с мест коллективных ночёвок. Так, задокументированы случаи распада коллективных ночёвок скворцов в ночное время и их включение в миграцию непосредственно с места ночлега (Harper, 1959; Eastwood, 1963; Richardson, Haight, 1970). Коллективные ночёвки луговых и болотных луней также могут облегчать птицам совместную миграцию (Meinertzhagen, 1956). Однако необходимо учитывать, что формирование коллективных ночёвок свойственно и оседлым птицам всех континентов (Gill, Dow, 1985; Skutch, 1989; Birkhead, 1991; Buttemer, 1994; du Plessis, Williams, 1994).

Необходимость поддержания социальных связей между птицами, относящимися к одной внутривидовой группировке

Роль ночёвок в образовании и возобновлении пар

Одна из гипотез подчеркивает социальную функцию ночёвок (social function hypothesis). Предполагается, что коллективные ночёвки могут играть важную роль в формировании и возобновлении пар, особенно поздней зимой и ранней весной (Schaefer,

Miller, 2001). Так, Дж. Кёнат отмечает, что два взрослых белоголовых орлана, которые в течение года посещали одну коллективную ночёвку во Флориде, впоследствии образовали пару (Curnutt, 1992). Имеются предположения о значении осенних коллективных ночёвок грачей и галок для образования пар: потенциальные пары птиц могут ночевать в непосредственной близости друг от друга (Coombs, 1961). Для галок действительно характерны ночёвки отдельными парами на ночёвочных скоплениях (Tast, Rassi, 1973). В Индии коллективные ночёвки одного из видов синицевых тимелий рода *Chrysomma* также могут иметь значение в образовании пар (Gaston, 1978). Существование круглогодичных коллективных ночёвок у новозеландских луней рода *Circus* облегчает птицам процесс формирования пар (Gugg, 1968).

Сороки после потери партнёра могут присоединяться к предночёвочным скоплениям и даже ухаживать за неразмножающимися птицами (Baeyens, 1981). В весеннее время на коллективных ночёвках сорок проявление сексуального поведения — обычное явление. Вероятно, пары сорок формируются в стаях, преимущественно состоящих из неразмножающихся птиц (Birkhead, 1991), которые легко вовлекаются в погони и игры (Egrino, 1969). Образование пар у голубой сороки также происходит в группах, при этом самец начинает охранять небольшую подвижную территорию вокруг самки ещё в стае (Conder, 1949, цит. по Панову, 1983).

На севере Испании клушицы формируют коллективные ночёвки в негнездовое время с целью образования пар с перспективой приобретения гнездовой территории. Многолетние исследования показали, что наряду с традиционными, круглогодично существующими ночёвками, клушицы формируют небольшие ночёвки в негнездовой период, где численность годовалых птиц минимальна (в это время они посещают традиционные ночёвки), т.е. малые ночёвки поддерживают в основном особи, готовые к размножению (Blanco, Tella, 1999).

Очевидно, что незначительное число фактов, подтверждающих функциональное значение этого явления в образовании пар, связано с отсутствием продолжительных многолетних комплексных полевых исследований с индивидуальным распознаванием

птиц в дневное и ночное время. Несомненно, принимая во внимание все трудности получения такого рода данных, даже небольшое число фактов может свидетельствовать о значении коллективных ночёвок и других скоплений птиц в процессе образования пар.

Значение ночёвок в дисперсии молодых и расселении взрослых птиц

Коллективные ночёвки, предположительно, могут способствовать дисперсии молодых птиц. Несмотря на то что для сороки характерна отсроченная дисперсия (Birkhead, 1991), и данные кольцевания этого вида в Ленинградской и Томской областях России показали крайнюю степень оседлости молодых и взрослых птиц (Куранов, 1979; Носков и др., 1981), для многих регионов известны данные о перемещении сорок на большие расстояния. Так, в Калужской области отдельные птицы зарегистрированы в 30–45 км от места кольцевания (Марголин, Баранов, 1979; Марголин, 1991). В районе Наурзума (Кустанайская обл.) отмечены массовые откочёвки сорок до 40 км (Сметана, 1978). Для американского подвида сороки (*Pica pica hudsonia*) известны случаи дисперсии самцов до 10 км (Birkhead, 1991), а для самок характерна дисперсия и на более дальние расстояния (Wang, Trost, 2000). Более того, на территории Северной Америки зарегистрирован случай перемещения сороки на расстояние до 500 км (Millar, 1964). Принимая во внимание тот факт, что коллективные ночёвки сороки формирует как в зимнее время, так и в гнездовой период (Коноваленко, Коноваленко, 2005; Коноваленко, 2006), можно предположить, что коллективные ночёвки играют важную роль в осуществлении дисперсии молодых птиц.

Подтверждением данного предположения является тот факт, что в период зимовки часть молодых серых ворон может переходить из одних стай в другие, меняя места кормёжек и ночёвок (Шутенко, Смирнов, 1987), а весной, когда распадаются зимние коллективные ночёвки (Брезгунова, 2005), наблюдается пик весенней дисперсии молодых птиц (Шутенко, Смирнов, 1986, 1991; Уиттенберг, Штернберг, 1982), которые, вероятно, могут присоединяться к прилетевшим мигрирующим особям. Вóроны, например, могут присоединяться к разным ночёвочным скоплениям (Heinrich, 1994; Heinrich et al., 1994), другими

словами, «странствуют» по сети коллективных ночёвок. Грифы-урубу (в течение жизни могут использовать несколько коллективных ночёвок, смещаясь на расстояния до 150 км (Stolen, Taylor, 2003)). В целом, в литературе нет достаточного материала с использованием телеметрии, подтверждающего значение коллективных ночёвок в дисперсии птиц. Однако, опираясь на имеющиеся данные, мы можем предполагать, что коллективные ночёвки отдельных видов способствуют включению индивида в дисперсию.

Выбор стратегии ночёвочного поведения в гнездовой период (на примере обыкновенной сороки)

В период размножения самцы некоторых видов птиц могут покидать гнездовые территории и присоединяться к коллективным ночёвкам. Такое поведение характерно для белой трясогузки, обыкновенного, розового и чёрного (*Sturnus unicolor*) скворцов, майны, **чёрного** (*Turdus merula*) и **странствующего** (*T. migratorius*) **дроздов**, **золотистой шурки** (*Merops apiaster*), **белокрылого сорочьего жаворонка** (*Corcorax melanorhamphos*), галки, американской сосновой сойки и обыкновенной сороки (Терновский, Терновская, 1970; Swann, 1975; Balda et al., 1977; Röell, 1978; Rowley, 1978; Eiserer, 1980; Skutch, 1989; Cramp et al., 1994; Приклонский, 2005; Брезгунова, 2006а,б). Неразмножающиеся **чёрные стрижи** (*Apus apus*) формируют коллективные ночёвки в воздухе. К молодым птицам могут присоединяться члены размножающихся пар, которые в данный момент не принимают участия в насиживании (Гладков, 1960). Описанное В.А. Нечаевым (1975) поведение самцов **серого скворца** (*Spodioparus cineraceus*), которые во второй половине дня оставляют насиживающих самок и присоединяются к стаям кормящихся птиц, может указывать на существование коллективных ночёвок размножающихся самцов с неразмножающимися особями. Кроме того, у **чёрных крачек** (*Chlidonias niger*) забота о кладках и птенцах в ночное время ложится на самцов, а самки присоединяются к коллективным ночёвкам, улетая на 3 км от колонии (van der Winden, 2005). Партнёры насиживающей **речной крачки** (*Sterna hirundo*) также могут проводить ночь вне гнездового участка (Зубакин, 1988).

В 2002–2007 гг. мы проводили исследование стратегий ночёвочного поведения сорок в период размножения, в связи с чем применяли индивидуальное цветное мечение птенцов (было окольцовано 74 птенца из 24 первых кладок и 10 птенцов из 2 повторных) (Брезгунова, 2006а,б).

В гнездовой период коллективные ночёвки поддерживаются за счёт неразмножающихся особей и размножающихся самцов, если их гнездовая территория удалена от места коллективной ночёвки на расстояние до 500 м (прослежено для 10 пар). Кроме того, в случае небольшого удаления гнездового участка от места коллективного ночлега размножающиеся самки могут оставлять 10–14-дневных птенцов одних и ночевать вне гнезда, участвуя в последнем случае в формировании коллективных ночёвок. Вероятно, на поведение птиц оказывают влияние соседние пары, которые раньше начинают участвовать в образовании ночёвочных скоплений. Размножающиеся самцы, чьи гнездовые участки расположены в 600 м и более от мест коллективных ночёвок, ночуют на гнездовом участке или формируют небольшие ночёвочные скопления на одной из смежных гнездовых территорий, а самки продолжают ночевать в гнёздах со времени откладки первых яиц (прослежено для 12 пар).

При повторном размножении наблюдается лишь одна стратегия поведения — на стадии насиживания кладок и выкармливания птенцов на гнездовых территориях остаются на ночь только самки, а после выхода птенцов из гнезда и они перемещаются на коллективные ночёвки (прослежено для 3 пар). Поведение птиц-соседей способствует привлечению размножающихся самцов на коллективные ночёвки. Таким образом, если гнездовая территория расположена на небольшом удалении от места коллективного ночлега, то птицы предпочитают ночевать с неразмножающимися особями на коллективной ночёвке, а не отдыхать на собственной гнездовой территории. Если же гнездовая территория удалена от коллективной ночёвки, самцы, как и самки, ночуют на гнездовом участке, хотя часто формируют небольшие ночёвочные скопления с самцами смежных участков.

Известно, что некоторые виды птиц, например, **городские ласточки** (*Delichon ur-*

bica), во время откладки яиц при определённых обстоятельствах, вызванных появлением хищников, могут не ночевать в гнезде до трёх ночей (Коляев, 1989). Наши исследования показали, что сороки в период размножения ночуют на местах коллективных ночёвок или на гнездовой территории, что зависит от удалённости гнездовой территории от места ночлега, стадии размножения и особенностей поведения пар со смежных гнездовых участков.

Роль коллективных ночёвок в распространении инфекционных заболеваний и паразитов

Крупные скопления, включая ночёвки и колонии, могут иметь и негативное значение для птиц, способствуя распространению экто- и эндопаразитов (Панов, 1983б; Матюхин, Пыхов, 2006). На птицах зарегистрировано 150 видов блох, относящихся к 54 родам 12 семейств. Из них только на ласточках, образующих крупные скопления, обнаружено 55 видов (Гончаров, 2006). Высокое видовое обилие вшей *Phthiraptera* наблюдается у грачей (Rozsa et al., 1996), для которых свойственно формирование гнездовых колоний и коллективных ночёвок. Паразиты перьев распространяются среди птиц на коллективных ночёвках (Tella, 2002). Заражённость птиц пухоедами увеличивается в осенний период у взрослых и молодых птиц (Ахметзянова, Хохлов, 1986), когда формируются предотлётные скопления и коллективные ночёвки.

В скоплениях создаются условия для существования микроочагов арбовирусных инфекций (Ефремова, 2003). Очаги таких инфекций, как орнитоз, ньюкастльская болезнь, туберкулез, аспергиллез и др. поддерживаются преимущественно птицами, ведущими стайный образ жизни (Исаков, 1959). Из птиц и их эктопаразитов выделены возбудители орнитоза, чумы, риккетсиоза, токсоплазмоза (Сидорова, Львов, 1975). Способность птиц собираться в огромные скопления на зимовках в Южной Азии, Африке и Северной Америке приводит к распространению возбудителей лихорадки Западного Нила, гриппа и других заболеваний (Кузнецов, 1999; Русев и др., 2005; Щелканов и др., 2006).

Кроме того, посещение коллективных ночёвок может приводить и к другим негативным последствиям. Так, Йом-Тов

(Yom-Tov, 1979) экспериментально доказал, что на коллективных ночёвках в результате действия мочевой кислоты и фекалий на оперение ухудшаются его водоотталкивающие свойства.

Стайная активность и скопления птиц

Анализ коллективного ночёвочного поведения представителей 437 видов из 30 семейств, проведенный Г. Бьючемпом, показал, что его проявление не связано с питанием, территориальностью, географическим ареалом и временем дня, а зависит от «стайной» активности вида (Beauchamp, 1999). Надо отметить, что автор рассматривает стайность как механизм, повышающий эффективность поиска корма, что, по мнению некоторых исследователей, лежит в основе стайной активности (Хлебосолов, 1986). Однако стайность — это проявление социальности птиц (Crook, 1961 цит. по Goss-Custard, 1970); она лежит в основе социальной организации некоторых отрядов (Иваницкий, 2002). Основное отличие стай от других скоплений связано с наличием устойчивой связи между птицами и преобладанием инстинктов стайности над родственными инстинктами (Михеев, 1950), хотя у многих видов, например, у представителей гусеобразных, семейные группы в стаях не распадаются, а наоборот, проявляются их тесное сплочение с увеличением плотности особей (Иваницкий, 2002). Для видов с кооперативным размножением стая одновременно может являться семейной группой (Gill, Dow, 1985).

Г. Бьючеп подчеркивает, что в эволюционном плане одиночное ночёвочное поведение для многих семейств вторично по отношению к коллективным ночёвкам (Beauchamp, 1999). Мы полагаем, что коллективное ночёвочное поведение, как и колониальность, может рассматриваться как проявление общей биосоциальности птиц. Так, колониальность у птиц сложилась на ранних этапах эволюции всего класса (Курочкин, 1990) и преобладает в наиболее древних отрядах — у пингвинов, трубконосых, веслоногих, голенастых и ржанкообразных (Гринченко, 1990).

Гипотезы, выдвигаемые относительно функционального значения ночёвочных скоплений у птиц, не отражают причин возникновения коллективного поведения, а демон-

стрируют, на наш взгляд, лишь возможные дополнительные преимущества и недостатки. Другими словами, самостоятельной функции коллективное ночёвочное поведение, как и колониальность, может и не иметь (Михантьев, 2001). Необходимо учитывать, что скопления могут и не давать птицам никаких «преимуществ», как, например, колониальное гнездование многих видов (Зубакин и др., 1983; Панов, 1983а). Функции коллективного ночёвочного поведения, колониальности и других типов агрегаций необходимо рассматривать как следствия, вытекающие из действия системы, а не как принцип её становления (Панов, 1983б). В основе, на наш взгляд, лежит необходимость поддержания социальных связей.

Принимая во внимание исключительно высокую социальность птиц (Симкин, 1988), мы полагаем, что целесообразней рассматривать в качестве первопричины коллективного ночёвочного поведения стремление птиц к групповому образу жизни, необходимости поддержания социальных связей с другими особями популяции, что, по всей видимости, свойственно всем представителям класса в целом. Другими словами, терморегуляционная и другие гипотезы отражают дополнительные преимущества (или недостатки) коллективного ночёвочного поведения. В основе феномена коллективных ночёвок у птиц, на наш взгляд, следует рассматривать именно необходимость поддержания социальных связей между особями. Несомненно, что коллективные ночёвки в большой мере обязаны взаимному притяжению особей как таковому (Панов, 1983б, 2001). Кроме того, в крупных конспецифических агрегациях проявляется так называемый эффект группы — позитивное влияние на индивида пребывания в большом скоплении других особей (Панов, 1983б).

Подтверждением данной точки зрения, можно считать наличие стратегий ночёвочного поведения некоторых видов птиц, когда самцы продолжают принимать участие в формировании коллективных ночёвок, несмотря на то что на гнездовых территориях остаются на ночь самки и птенцы (или кладки). Так, для самцов сорок, галок, скворцов и других видов (см. выше) «выгоднее» в период размножения находиться на своих гнездовых территориях, не только днём, но и ночью, за-

щищая гнёзда от хищников, но с наступлением сумерек они покидают гнездовые участки, присоединяясь к коллективным ночёвкам. Следовательно, для них поддержание таких социальных структур, как коллективные ночёвки, «важнее» исхода гнездования (по крайней мере, «важнее» охраны гнездовой территории в ночное время).

У **серебристых** (*Larus argentatus*) и **си-
зых чаек** (*L. canus*), наряду с колониями и коллективными ночёвками, описана такая форма поведения, как «клубы» (Тинберген, 1993). Месторасположение таких «клубов», где птицы собираются на один-три часа в дневное время, традиционно и неизменно для целого поколения особей колонии. По мнению Ю.М. Плюснина (1990), такая форма общения взрослых чаек, при которой птицы «ничего не делают» кроме того, что непосредственно общаются, выполняет функцию «обеспечения преемственности традиций». В действительности, для большинства видов птиц места коллективных ночёвок неизменны в течение длительных сроков, зачастую в несколько раз превышающих среднюю продолжительность жизни. Следовательно, молодые птицы впервые начинают принимать участие в формировании коллективных ночёвок в сопровождении своих родителей. По крайней мере наши исследования ночёвочного поведения сорок это подтвердили.

На наш взгляд, коллективные ночёвки могут выполнять функцию преемственности традиций, а также способствовать включению индивида в систему социальных связей. Например, сорока — типичный вид, который всю свою жизнь проводит в тесных контактах с сородичами. Уже через 20–25 дней после выхода птенцов из гнезда происходит объединение выводков соседних гнездовых территорий (Сметана, 1978). Такие скопления, включающие несколько семейных групп, начинают посещать коллективные ночёвки в вечернее время (Брезгунова, 2006а,б), а днём держатся вместе на одной из смежных гнездовых территорий (Брезгунова, 2008). Другими словами, индивидуальная жизнь у молодых сорок уже с 50-дневного возраста полностью социализирована. В зимний период сороки преодолевают расстояния до 6,5 км и следуют на определенные традиционные места ночёвок (Коноваленко, Коноваленко, 2005). Традиционность мест коллективных ночёвок

у птиц сама по себе говорит о важности таких социальных образований.

Действительно, для многих видов птиц описаны социальные образования, которые не имеют, на наш взгляд, никакого приспособительного смысла, например, «клубы» у чаек, предпочёвочные скопления, «детские ясли» (объединение птенцов из 2–3 выводков под контролем одной или нескольких самок), «лётные школы», однако они существуют и зачастую довольно распространены (Панов, 1983б; Плюснин, 1990). Необходимо ещё раз подчеркнуть, что коллективные ночёвки птиц — это часть общей социальной структуры, где реализуются социальные связи. Другими словами, основная причина, точнее первопричина, существования коллективных ночёвок у птиц заключается в необходимости поддержания социальных связей с другими особями популяции. Коллективные ночёвки могут способствовать дисперсии молодых и расселению взрослых птиц, образованию пар и определению места индивида в структуре сообщества.

Литература

- Ардамацкая Т.Б. 1991. Редкие и исчезающие птицы Черноморского государственного биосферного заповедника АН УССР и сопредельных территорий. — Редкие птицы Причерноморья. Киев – Одесса: 54–69.
- Ахметзянова Н.Ш., Хохлов А.Н. 1986. Эктопаразиты врановых в современных урбанизированных ландшафтах Ставропольского края. — Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование (Тезисы докл. I-го съезда Всесоюзного орнитол. общ-ва и IX Всесоюзной орнитол. конф.). Ч. 1. Л.: 45.
- Брезгунова О.А. 2005. Организация коллективных ночёвок серой вороны (*Corvus cornix*) в г. Харькове. — Вісник Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна. Серія біол.: 116–121.
- Брезгунова О.А. 2006а. Индивидуальные стратегии поведения размножающихся сорок: перемещение на коллективную ночевку или охрана гнездовой территории. — Орнитологические исследования в Северной Евразии: Тезисы XII Международной орнитологической конференции Северной Евразии (Ставрополь, 31 января – 5 февраля 2006 г.). Ставрополь: 93–94.
- Брезгунова О.А. 2006б. Ночевки взрослых сорок и их выводков в период размножения. — Бранта, 9: 184–189.
- Брезгунова О.А. 2007. Многовидовые ночёвочные скопления с участием сороки обыкновенной. — Птицы бассейна Северского Донца. Вып. 10: Материалы 13–14 совещ. Рабочей группы «Изучение и охрана птиц бассейна Северского Донца». Харьков: 111–125.
- Брезгунова О.О. 2008. Колективні ночівлі воронових птахів: розподіл, типи організації та стратегії поведінки (на прикладі м. Харкова). — Автореферат дис. на зд. науков. ступеня к.б.н. Київ, 20 с.
- Брем А. 1911. Жизнь животных. Т. 9. Птицы. Т. 4. Воробьинообразные. Спб., XVIII: 716 с.
- Водолажская Т.И. 1989. Формирование массовых ночёвок врановых. — Врановые птицы в естественных и антропогенных ландшафтах: Мат-лы II Всесоюзного совещания. Ч. II. Липецк: 127–129.
- Гавриленко Н.И. 1970. Позвоночные животные и урбанизация их в условиях города Полтавы. Харьков: 140 с.
- Гаврилов В.М. 1981. Суточные изменения метаболизма покоя у птиц. — Орнитология, 16: 42–50.
- Гладков Н.А. 1960. Некоторые особенности экологии и миграций черных стрижей. — Миграции животных. Вып. 2. М.: 140–145.
- Голованова Э.Н. 1975. Птицы и сельское хозяйство. Л.: 168 с.
- Гончаров А.И. 2006. О блохах паразитирующих на птицах. — Орнитологические исследования в Северной Евразии: Тезисы XII Международной орнитологической конференции Северной Евразии (Ставрополь, 31 января – 5 февраля 2006 г.). Ставрополь: 147–148.
- Гринченко А.Б. 1990. К вопросу о возникновении колониальности у птиц. — Современные проблемы изучения колониальности у птиц: Мат-лы 2-го совещ. по теоретическим аспектам колониальности у птиц (Мелитополь, 26 сентября – 1 октября 1988). Симферополь – Мелитополь: 18–22.
- Ефремова Г.А. 2003. Медико-биологические аспекты паразитоценозов колониально гнездящихся видов птиц в урбанизированном ландшафте. — Современные проблемы орнитологии Сибири и центральной Азии: Мат-лы II Международной орнитол. конф. (Россия, Улан-Удэ, 16–19 мая 2003 г.). Ч. II. Улан-Удэ: 176–179.
- Забашта А.В. 2006. Зимняя экология рябинника в северо-западном Предкавказье и его роль в распространении боярышника однопестичного. — Кавказский орнитологический вестник, 18: 33–48.
- Зубакин В.А. 1988. Речная крачка. — Птицы СССР. Чайковые. М.: 321–337.
- Зубакин В.А. 2006. Изучение колониальности у птиц: свод установленных фактов и возможный путь выхода из кризиса. — Орнитологические исследования в Северной Евразии: Тезисы XII Международной орнитологической конференции Северной Евразии (Ставрополь, 31 января – 5 февраля 2006 г.). Ставрополь: 223–225.
- Зубакин В.А., Рошевский Ю.К., Ходков Г.И. 1983. Об унификации терминов и основных направлениях дальнейшего изучения колониальности у птиц. — Колониальность у птиц: структура, функции, эволюция. Куйбышев: 4–7.
- Иваницкий В.В. 2002. Социальная организация гусеобразных (*Anseriformes*): базовые принципы и основные направления эволюции. — Казарка, 8: 101–123.
- Ирисов Э.А. 1997. Птицы в условиях горных стран: анализ эколого-физиологических адаптаций. — Новосибирск: 208 с.

- Исаков Ю.А. 1959. Орнитология и медицина. — Вторая Всесоюзной орнитол. конф.: тезисы докл. (18–25 августа 1959 г.). Ч. I. М.: 67–70.
- Киселев Р.Ю., Мельников В.Н. 2006. Предотлетное скопление серого журавля в Клязьминском республиканском боброво-выхухоловом заказнике. — Орнитологические исследования в Северной Евразии: Тезисы XII Международной орнитологической конференции Северной Евразии (Ставрополь, 31 января – 5 февраля 2006 г.). Ставрополь: 261–262.
- Клестов Н.Л., Яцук М.М. 1989. Особенности экологии ворона в урбанизированных ландшафтах Украины. — Врановые птицы в естественных и антропогенных ландшафтах: Мат-лы II Всесоюзного совещания. Ч. II. Липецк: 137–139.
- Кныш Н.П., Остапенко В.И. 1975. Изменение поведения домового воробья в условиях г. Сумы. — Мат-лы Всесоюзной конф. по миграциям птиц (Москва, 2–5 июня 1975 г.). Ч. II. М.: 285–286.
- Колярацев М.В. 1989. Ласточки. Л.: 248 с.
- Коноваленко (Брезгунова) О.А., Коноваленко С.В. 2005. Распределение территорий коллективных ночевочек сороки обыкновенной (*Pica pica* (L.)) в г. Харькове. — Птицы бассейна Северского Донца. Вып. 9: Материалы 11 и 12 конференций «Изучение и охрана птиц бассейна Северского Донца». Донецк: 47–52.
- Коноваленко (Брезгунова) О.А. 2006. Коллективные ночевки сорок в период размножения. — Підвищення продуктивності сільськогосподарських тварин: зб. наук. праць. Т. 16. Харк. держ. зовет. акад. Харків: 435–438.
- Кузнецов Е.А. 1999. Болезни гусеобразных птиц: обзор. — Казарка, 5: 37–59.
- Куранов Б.Д. 1979. Изучение распределения сороки в гнездовой период с помощью мечения. — Экология гнездования птиц и методы её изучения: Тезисы Всесоюзной конф. молодых ученых (Самарканд, 23–25 мая 1979 г.). Самарканд: 122–123.
- Курочкин Е.Н. 1990. Современная палеорнитология и колониальность у птиц. — Современные проблемы изучения колониальности у птиц: Мат-лы 2-го совещ. по теоретическим аспектам колониальности у птиц (Мелитополь, 26 сентября – 1 октября 1988 г.). Симферополь – Мелитополь: 11–18.
- Ламехов Ю.Г. 2003. Особенности биологии гнездовой жизни колониальных видов птиц в условиях Западно-Сибирской равнины. — Современные проблемы орнитологии Сибири и центральной Азии: Мат-лы II Международной орнитол. конф. (Россия, Улан-Удэ, 16–19 мая 2003 г.). Ч. II. Улан-Удэ: 67–68.
- Лопарев С.А., Грищенко В.Н. 1992. Зимовки орлана-белохвоста на среднем Днепре. — Беркут, 1: 62–64.
- Мальчевский А.С. 1981. Орнитологические экскурсии. Серия: Жизнь наших птиц и зверей. Вып. 4. Л.: 296 с.
- Марголин В.А. 1981. Состав популяции и миграции грачей, зимующих в Подмоскowie. — Экология и охрана птиц: Тезисы докл. VIII Всесоюзной орнитол. конф. Кишинев: 147.
- Марголин В.А., Баранов Л.С. 1979. О послегнездовой смертности и разлете молодых врановых в Подмоскowie. — Экология гнездования птиц и методы её изучения: Тезисы Всесоюзной конф. молодых ученых (Самарканд, 23–25 мая 1979 г.). Самарканд: 136–137.
- Матюхин А.В., Пыхов С.Г. 2006. Ночевки птиц в скворечниках в зимний период и их эпидемиологическое значение. — Орнитологические исследования в Северной Евразии: Тезисы XII Международной орнитол. конф. Северной Евразии (Ставрополь, 31 января – 5 февраля 2006 г.). Ставрополь: 339–340.
- Митропольский О.В. 2007. Ареал и численность обыкновенного ворона на Мангышлаке (Казахстан) и влияние на них антропогенных факторов. — Экология врановых в естественных и антропогенных ландшафтах: Сб. материалов VIII Международной научно-практ. конф. Ставрополь: 79–83.
- Михантьев А.И. 2001. Эволюция колониальности у птиц. — Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии: Мат-лы XI Международной конф. Казань: 430–431.
- Михеев А.В. 1950. К вопросу формирования стай у птиц и распада выводков. — Зоол. журн., XXIX (2): 159–163.
- Молодовский А.В. 1997. Полевой определитель стайных птиц. — Учебное пособие. Н. Новгород: 310 с.
- Молодовский А.В. 2006. Явление эколого-морфологического параллелизма у стайных птиц. — Орнитологические исследования в Северной Евразии: тезисы XII Международной орнитол. конф. Северной Евразии (Ставрополь, 31 января – 5 февраля 2006 г.). Ставрополь: 369–371.
- Моуэт Ф. 1988. Трагедии моря. М.: 352 с.
- Нечаев В.А. 1975. О биологии серого скворца *Spodiopsar cineraceus* (Temm.) в Приморье. — Орнитологические исследования на Дальнем Востоке: Тр. Биолого-почвенного ин-та. Т. 29 (132). Владивосток: 63–82.
- Новиков Г.А. 1959. Экология зверей и птиц лесостепных дубрав. Л.: 352 с.
- Носков Г.А., Зимин В.Б., Резвый С.П., Рымкевич Т.А., Лапшин И.В., Головань В.И. 1981. Птицы Ладожского орнитологического стационара и его окрестностей. — Экология птиц Приладожья. Тр. Биол. НИИ ЛГУ № 32. (Ред. Г.А. Носков) Л.: 3–86.
- Панов Е.Н. 1983а. Колониальное гнездование у птиц: общий обзор. — Колониальность у птиц: структура, функции, эволюция. Куйбышев: 7–37.
- Панов Е.Н. 1983б. Поведение животных и этологическая структура популяций. М.: 424 с.
- Панов Е.Н. 2001. Бегство от одиночества. Индивидуальное и коллективное в природе и в человеческом обществе. М.: 637 с.
- Пилюга В.И. 1991. Новые данные о гнездовании исчезающих видов хищных птиц в Одесской области и на сопредельных территориях. — Редкие птицы Причерноморья. Киев – Одесса: 139–164.
- Плюснин Ю.М. 1990. Проблема биосоциальной эволюции: Теоретико-методологический анализ. Новосибирск: 240 с.
- Потапов Р.Л. 1966. Птицы Памира. Тр. ЗИН АН СССР, Т. 39. М. – Л.: 119 с.
- Приклонский С.Г. 2005. Золотистая шурка. — Птицы России и сопредельных регионов: Совообразные, Козодоеобразные, Стрижеобразные, Ракшеобразные, Удодообразные, Дятлообразные. М.: 242–258.
- Резанов А.Г. 2000. Кормовое поведение птиц: метод цифрового кодирования и анализ базы данных. М.: 223 с.

О ПРИЧИНАХ ФОРМИРОВАНИЯ КОЛЛЕКТИВНЫХ НОЧЁВОК У ПТИЦ

- Резанов А.Г., Резанов А.А. 2003. О способах охоты степной пустельги на испанских воробьев. — Мат-лы 4 конф. по хищным птицам Северной Евразии (Пенза, 1–3 февраля 2003 г.): 78–79.
- Русев И.Т., Корзюков А.И., Курочкин С.Л. 2005. Экология и эпидемиологическое значение врановых птиц в урбанизированных ландшафтах северо-западного Причерноморья. — Современные проблемы зоологии и экологии: Мат-лы международной конф., посвященной 140-летию основания ОНУ им. Н.И. Мечникова, каф. зоол. ОНУ, Зоол. музея ОНУ и 120-годовщине со дня рождения заслуженного деятеля науки УССР, профессора Н.И. Пузанова. Одесса: 240–242.
- Сидорова Г.А., Львов Д.К. 1975. К оценке эпидемиологического и эпизоотологического значения колониально гнездящихся птиц. — Колониальные гнездовья околородных птиц и их охрана. М.: 22–24.
- Симкин Г.Н. 1988. О происхождении и эволюции колониальности у птиц. — Орнитология, 23: 36–51.
- Сметана Н.М. 1978. Сезонные и суточные миграции сорок в Наурзумском заповеднике. — Вторая Всесоюзная конф. по миграциям птиц: Тезисы сообщений. М.: 142–144.
- Сомов Н.Н. 1897. Орнитологическая фауна Харьковской губернии. Харьков: 800 с.
- Стаховский В.В. 1948. Материалы по фауне наземных позвоночных Самарского леса. Данные о видовом составе авифауны леса. — Научн. зап. Днепрпетровского гос. ун-та, XXXII. Сб. работ биол. факта: 189–212.
- Сушкин П.П. 1908. Птицы Средней Киргизской степи (Тургайская область и восточная часть Уральской). Мат-лы к познанию фауны и флоры Российской империи. М.: 811 с.
- Терновский Д.В., Терновская Ю.Г. 1970. Возникновение популяции обыкновенного скворца под влиянием антропогенного фактора. — Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных: (Информ. материалы). Свердловск: 143–144.
- Тинберген Н. 1993. Социальное поведение животных. М.: 150 с.
- Туров С.С. 1968. Боровая дичь. М.: 156 с.
- Уиттенберг Д., Штернберг Г. 1982. Дисперсия серых ворон (*Corvus corone*) в первые годы жизни до оседания на территориях. — XVIII международный орнитол. конгресс: Тезисы докладов и стендовых сообщений. М.: 250.
- Хлебосолов Е.И. 1986. О возможных механизмах регуляции численности птиц в кормящихся стаях. — Актуальные проблемы орнитологии. М.: 10–16.
- Шевцов А.О. 2004. Матеріали до екології крука в Кіровоградській області. — Беркут, 13 (1): 93–97.
- Шибнев Ю.Б. 1975. О биологии длиннохвостой синицы *Aegithalos caudatus* (L.) в Приморье. — Орнитологические исследования на Дальнем Востоке: Тр. Биол.-почвен. ин-та. Т. 29 (132). Владивосток: 93–102.
- Шнитников В.Н. 1957. Звери и птицы нашей страны. М.: 254 с.
- Шнитников В.Н. 1958. Из воспоминаний натуралиста. М.: 326 с.
- Шутенко Е.В., Смирнов О.П. 1986. Результаты кольцевания неполовозрелых молодых ворон, зимующих на территории Ленинграда. — Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование: Тез. докладов I-го съезда Всесоюзного орнитол. общ-ва и IX Всесоюзной орнитол. конф. Ч. 2. Л.: 351–352.
- Шутенко Е.В., Смирнов О.П. 1987. О территориальном поведении молодых серых ворон (*Corvus corone cornix*). — Исследования по фауне и экологии птиц Палеарктики: Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 163. Л.: 143–162.
- Шутенко Е.В., Смирнов О. П. 1991. О смертности и продолжительности жизни серых ворон на северо-западе РСФСР. — Мат-лы X Всесоюзной орнитол. конф. Ч. 2. Кн. 2. Минск: 306.
- Щелканов М.Ю., Львов Д.Н., Джаркенов А.Ф., Бушкьева Б.Ц., Славский А.А., Альховский С.В., Морозова Т.Н., Галкина И.В. 2006. Роль птиц в поддержании циркуляции вируса Западного Нила (Flaviviridae, Flavivirus) на территории северо-западного Прикаспия. — Орнитологические исследования в Северной Евразии: Тезисы XII Международной орнитол. конф. Северной Евразии (Ставрополь, 31 января – 5 февраля 2006 г.). Ставрополь: 588–589.
- Alonso J.C., Bautista L.M., Alonso A.J. 1997. Dominance and the dynamics of phenotype-limited distribution in common cranes. — Behav. Ecol. Sociobiol., 40: 401–408.
- Anthony R.G., Knight R.L., Allen G.T., McClelland B.R., Hodges J.I. 1982. Habitat use by nesting and roosting bald eagles in the Pacific Northwest. — Forty-Seventh North American Wildlife and Natural Resources Conference, Portland, Oregon. Washington DC: Wildlife Management Institute: 332–342.
- Armstrong E.A., Whitehouse H.L.K. 1977. Behavioural adaptations of the wren (*Troglodytes troglodytes*). — Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc., 52: 235–294.
- Baeyens G. 1981. The role of the sexes in territory defence in the Magpie (*Pica pica*). — Ardea, 69: 69–82.
- Bailey E.P. 1963. The ecology of starlings in winter in Box Elder Country, Utah. M.S. Thesis, Utah State Univ., Logan: 89 p.
- Balda R.P., Morrison M.L., Bement T.R. 1977. Roosting behavior of the Pinyon jay in autumn and winter. — Auk, 94: 494–504.
- Bea A., Beitia R., Fernandez J.M. 2003. The census and distribution of wintering wood pigeons *Columba palumbus* in the Iberian peninsula. — Ornis Hungarica, 12–13: 157–167.
- Beauchamp G. 1999. The evolution of communal roosting in birds: origin and secondary losses. — Behavioral Ecology, 10 (6): 675–687.
- Bent A.C. 1946. Life histories of North American Jays, Crows, and Titmice. Order Passeriformes. Washington, XI: 495 p.
- Birkhead T.R. 1991. The Magpies. The ecology and behavior of Black-billed and Yellow-billed Magpies. Academic Press, New York: 270 p.
- Blanco G., Tella J.L. 1999. Temporal, spatial and social segregation of red-billed choughs between two types of communal roost: a role for mating and territory acquisition. — Anim. Behav., 57 (6): 1219–1227.
- Brenner F.J. 1965. Metabolism and survival time of grouped starlings at various temperatures. — Wilson Bull., 77: 388–395.
- Brink B., Bijlsma R.G., Have T.M. 2000. European Swallows *Hirundo rustica* in Botswana during three non-

- breeding seasons: the effects of rainfall on moult. — Ostrich, 71: 198–204.
- Buckley N.J. 1996. Food finding and the influence of information, local enhancement, and communal roosting on foraging success of North American Vultures. — The Auk, 113 (2): 473–488.
- Buehler D.A., Mersmann T.J., Fraser J.D., Seegar J.K.D. 1991. Winter microclimate of bald eagle roosts on the northern Chesapeake Bay. — Auk, 108: 612–618.
- Bugnyar T., Kotrschal K. 2002. Scrounging tactics in free-ranging ravens, *Corvus corax*. — Ethology, 108: 993–1009.
- Buttermer W.A. 1994. Size and energy considerations in avian winter roosting habits. — I. Orn. Bd. 135. Sonderheft. Research Notes on Avian Biology 1994: selected contributions from the 21-st International Ornithological Congress: 429 p.
- Caccamise D.F., Fischl J. 1985. Patterns of association of secondary species in roosts of European Starlings and Common Grackles. — Wilson Bull., 97 (2): 173–182.
- Caccamise D.F., Morrison D.W. 1988. Avian communal roosting: a test «Patch-sitting» hypothesis. — Condor, 90 (2): 453–458.
- Chapman C.A., Chapman L.J., Lefebvre L. 1989. Variability in parrot flock size: possible functions of communal roosts. — Condor, 91: 842–847.
- Cochfield M., Burger J. 1982. Feeding and enhancement by social attraction in the Sandwich Tern. — Behav. ecol. and sociobiol., 10: 15–17.
- Conder P.J. 1949. Individual distance. — Ibis, 91: 649–655.
- Coombs C.J.F. 1961. Rookeries and roosts of the rook and jackdaw in south west Cornwall. Part II. Roosting. — Bird Study, 8: 55–70.
- Cramp S., Simmons K.E.L. (eds.). 1977. The Birds of the Western Palearctic: Handbook of the Birds of Europe, the Middle East, and North Africa. Vol. I. Ostrich to Ducks. Oxford – London – New-York: Oxford University Press, 722 p.
- Cramp S., Simmons K.E.L. (eds.). 1980. The Birds of the Western Palearctic: Handbook of the Birds of Europe, the Middle East, and North Africa. Vol. II. Hawks to Bustards. Oxford – London – New-York: Oxford University Press, 695 pp.
- Cramp S., Simmons K.E.L. (eds.). 1983. The Birds of the Western Palearctic: Handbook of the Birds of Europe, the Middle East, and North Africa. Vol. III. Waders to Gulls. Oxford – London – New-York: Oxford University Press, 913 p.
- Cramp S., Simmons K.E.L. (eds.). 1985. The Birds of the Western Palearctic: Handbook of the Birds of Europe, the Middle East, and North Africa. Vol. IV. Terns to Woodpeckers. Oxford – London – New-York: Oxford University Press, 960 p.
- Cramp S. (eds.). 1988. The Birds of the Western Palearctic: Handbook of the Birds of Europe, the Middle East, and North Africa. Vol. V. Tyrant Flycatchers to Thrushes. Oxford – London – New-York: Oxford University Press, 1063 p.
- Cramp S., Perrins C.M. (eds.). 1994. The Birds of the Western Palearctic: Handbook of the Birds of Europe, the Middle East, and North Africa. Vol. VIII. Oxford – London – New-York: Oxford University Press, 899 p.
- Crook J.H. 1961. The basis of flock organization in birds. — Current problems in animal behaviour. Cambridge: University press.
- Curnutt J.L. 1992. Dynamics of a year-round communal roost of bald eagles. — Wilson Bull., 104: 536–540.
- Dall S.R.X. 2002. Can information sharing explain recruitment the food from communal roosts? — Behavioral Ecology, 13 (1): 42–51.
- Danchin E., Richner H. 2001. Viable and unviable hypotheses for the evolution of raven roosts. — Animal behaviour, 61: F7–F11.
- du Plessis M.A., Williams J.B. 1994. Communal cavity roosting in Green Woodhoopoes: consequences for energy expenditure and the seasonal pattern of mortality. — Auk, 111 (2): 292–299.
- Eastwood E. 1963. Radar observations of bird migrations in the south-east of England. — Proc. International Ornithol. Congr., 13: 390–395.
- Eguchi K., Amano H.-E., Yamagishi S. 2001. Roosting, range use and foraging behaviour of the Sickle-billed Vanga, *Falco p. pallita*, in Madagascar. — Ostrich, 72: 127–133.
- Eiserer L.A. 1980. Roosting behavior of the American Robin. — Passenger Pigeon, 42 (3): 96–101.
- Eiserer L.A. 1984. Communal roosting in birds. — Bird Behaviour, 5: 61–80.
- Erpino M.J. 1969. Seasonal cycle of reproductive physiology in the Black-billed Magpie. — Condor, 71: 267–279.
- Fischer D.L., Osterfeld D.J. 1981. Influence of wind exposure on loafing and night roosting areas with important implications for management. — Proc. Bald Eagle Days 1981: 11–13.
- Fischl J., Caccamise D.F. 1987. Relationships of diet and roosting behavior in the European Starling. — American Midland Naturalist, 117 (2): 395–404.
- Fleming T.H. 1981. Winter roosting and feeding behaviour of pied wagtails *Motacilla alba* near Oxford, England. — Ibis, 123: 463–476.
- Flower W.U. 1969. Over 60 wrens roosting together in one nest box. — British Birds, 62: 157–158.
- Francis W.J. 1976. Micrometeorology of a Blackbird roost. — J. Wildlife Manag., 40: 132–136.
- Fuller E. 2001. Extinct birds. Cornell University Press, Ithaca, New York, 398 p.
- Galvan I. 2004. Age-related spatial segregation of Great Cormorants in a roost. — Waterbirds, 27 (4): 377–381.
- Gaston A.J. 1978. Social behaviour of the yellow-eyed babbler *Chrysomma sinensis*. — Ibis, 120: 361–364.
- Gill B.J., Dow D.D. 1985. Waking and roosting of Grey-crowned Babblers *Pomatostomus temporalis* in Southeast Queensland during spring. — Emu, 85 (2): 97–105.
- Goss-Custard J.D. 1970. Feeding dispersion in some overwintering wading birds. — Social behaviour in birds and mammals (Essays on the social ethology of animals and man): 3–35.
- Goss-Custard J.D. 1980. Competition for food and interference among waders. — Ardea, 68: 31–52.
- Gurr L. 1968. Communal roosting behaviour of the Australasian harrier *Circus approximans* in New Zealand. — Ibis, 110: 332–337.
- Gyllian R., Källander H. 1977. Sovsträck och övernatthning hos staren *Sturnus vulgaris*. — Vår fågelvärld, 36 (1): 1–13.

- Hansen H., Smedshaug C.A., Sonerud G.A. 2000. Pre-roosting behaviour of Hooded crows (*Corvus corone cornix*) — Can. J. Zool., 78 (10): 1818–1821.
- Harms K.E., Eberhard J.R. 2003. Roosting behavior of the Brown-throated Parakeet (*Aratinga pertinax*) and roost locations on four southern Caribbean Islands. — Ornithologia Neotropical, 14: 79–89.
- Harper W.G. 1959. Roosting movements of birds and migration departures from roosts as seen by radar. — Ibis, 101: 201–208.
- Haynes V.M., Ingram C., Ward J.K. 1980. Communal roosting by wrens. — British Birds, 73: 104–106.
- Hayworth A.M., Weathers W.W. 1984. Temperature regulation and climatic adaptation in Black-billed and Yellow-billed Magpies. — Condor, 86: 19–26.
- Heinrich B. 1988. Winter foraging at carcasses by three sympatric corvids, with emphasis on recruitment by the raven, *Corvus corax*. — Behavioral Ecology and Sociobiology, 23 (3): 141–156.
- Heinrich B. 1994. Does the early Common Raven get (and show) the meat? — Auk, 111 (3): 764–769.
- Heinrich B., Marzluff J.M., Marzluff C.S. 1993. Common ravens are attracted by appeasement calls of food discoverers when attacked. — Auk, 110 (2): 247–254.
- Heinrich B., Kaye D., Knight T., Schaumburg K. 1994. Dispersal and association among common ravens. — Condor, 96: 545–551.
- Hewson R. 1969. Roosts and roosting habits of the dipper. — Bird Study, 16: 89–100.
- Keister G.P. Jr. 1981. Characteristics of winter roosts and populations of bald eagles in the Klamath Basin. — M.S. thesis, Oregon State University, Corvallis.
- Kelty M.P., Lustick I. S. 1977. Energetics of the Starling (*Sturnus vulgaris*) in a pine woods. — Ecology, 58 (5): 1181–1185.
- Khan H.A. 2002. Diurnal rhythms of the Rose-ringed Parakeet (*Psittacula krameri*) in daylight hours in its communal roost. — J. Biological Sciences, 2 (8): 551–553.
- Knight S.K. 1981. Aspects of food finding and avoidance behavior of wintering bald eagles. M.S. thesis, Western Washington University, Bellingham.
- Knight S.K., Knight R.L. 1983. Aspects of food finding by wintering bald eagles. — Auk, 100: 477–484.
- Knorr O.A. 1957. Communal roosting of the Pygmy Nuthatch. — Wilson Bull., 59: 398.
- Komar O. 1997. Communal roosting behavior of the Cave Swallow in El Salvador. — Wilson Bull., 109 (2): 332–337.
- Kort S.R., Emery N.J., Clayton N.S. 2003. Food offering in Jackdaws (*Corvus monedula*). — Naturwissenschaften, 90: 238–240.
- Lazarus J. 1979. The early warning function of flocking in birds: an experimental study with captive Quelea. — Animal Behaviour, 27: 855–865.
- Liebezeit J.R., George T.L. 2002. A summary of predation by corvids on threatened and endangered species in California and management recommendations to reduce corvid predation. — Calif. Dept. Fish and Game, Species conservation and recovery program Rpt. Sacramento. 103 p.
- Loman J. 1985. Social organization in a population of the Hooded Crow. — Ardea, 73: 61–75.
- Martin B.P. 1992. Birds of prey of the British Isles. D&C: 192 p.
- Marzluff J.M., Heinrich B., Marzluff C.S. 1996. Raven roost are mobile information centers. — Anim. Behaviour, 51: 89–103.
- Marzluff J.M., Heinrich B. 2001. Raven roosts are still information centres. — Anim. Behaviour, 61: F14–F15.
- McClelland B.R., Young L.S., Shea D.S., McClelland P.T., Allen H.L., Spettigue E.B. 1982. The bald eagle concentration in Glacier National Park, Montana: origin, growth, and variation in numbers. — Living Bird, 19: 133–155.
- McKinstry M.C., Knight R.L. 1993. Foraging ecology of wintering Black-billed Magpies. — Auk, 110 (3): 632–635.
- Meinertzhagen R. 1956. Roost of wintering harriers. — Ibis, 98: 535.
- Millar J.B. 1964. Autumn movements of young magpies. — Bird Banding, 35: 265.
- Moore J.E., Switzer P.V. 1998. Pre-roosting aggregations in the American crow, *Corvus brachyrhynchos*. — Can. J. Zool., 76: 508–512.
- Moreau R.E. 1972. The palearctic-african bird migration systems. — Academic Press, London & New York: 384 p.
- Morrison D.W., Caccamise D.F. 1985. Ephemeral roosts and stable patches? A radiotelemetry study of communally roosting starlings. — Auk, 102: 793–804.
- Morrison D.W., Caccamise D.F. 1990. Comparison of roost use by three species of communal roostmates. — Condor, 92: 405–412.
- Noske R.A. 1985. Huddle-roosting behaviour of the Varied Sittella *Daphoenositta chrysoptera* in relation to social status. — Emu, 3: 188–194.
- Pearson O.P. 1953. Use of caves by hummingbirds and other species at high altitudes in Peru. — Condor, 55: 17–20.
- Pulliam H.R. 1973. On the advantage of flocking. — J. Theoret. Biol., 38: 419–422.
- Richardson W.J., Haight M.E. 1970. Migration departures from starling roosts. — Can. J. Zool., 48: 31–39.
- Richner H., Heeb P. 1996. Communal life: honest signaling and the recruitment center hypothesis. — Behaviour Ecol., 7: 115–118.
- Richner H., Danchin E. 2001. On the importance of slight nuances in evolutionary scenario. — Anim. Behaviour, 61: F17–F18.
- Röell A. 1978. Social behaviour of the Jackdaw, *Corvus monedula*, in relation to its niche. — Behaviour, 64: 1–124.
- Rowley I. 1978. Communal activities among white-winged choughs *Corcorax melanorhamphus*. — Ibis, 120: 178–179.
- Rózsa L., Rékási J., Reiczigel J. 1996. Relationship of host coloniality to the population ecology of avian lice (Insecta: Phthiraptera). — J. Anim. Ecol., 65: 242–248.
- Russelli K.R., Gauthreaux J.R. 1999. Spatial and temporal dynamics of a Purple Martin pre-migratory roost. — Willson Bull., 111 (3): 354–362.
- Schaefer J.M., Miller S. 2001. Nighttime bird roosts. — Department of Wildlife Ecology and Conservation. Florida Cooperative extension service, Institute of Food and Agriculture Science, University of Florida (SS-WIS-53).
- Shaw G. 1979. Functions of dipper roosts. — Bird Study, 26: 171–178.
- Siegfried W., Underhill L.G. 1975. Flocking as an anti-predator strategy in doves. — Anim. Behaviour, 23 (3): 504–508.

- Skutch A.F. 1989. Birds asleep. Austin, University of Texas press, 219 p.
- Sonerud G.A., Smedshaug C.A., Bråthen Ø. 2001. Ignorant hooded crows follow knowledgeable roost-mates to food: support for the information centre hypothesis. — Proc. Roy. Soc., 268 (1469): 827–831.
- Sparling D.W., Krapu G.L. 1994. Communal roosting and foraging behavior of Staging Sandhill Cranes. — Wilson Bull., 16 (1): 62–77.
- Stafford J. 1969. Large roosts of wren in nest-boxes. — British Birds, 62: 244.
- Stagg A. 2003. Large concentration of roosting European Nightjars. — British Birds, 96: 139.
- Stalmaster M.V., Gessaman J.A. 1984. Ecological energetics and foraging behavior of overwintering bald eagles. — Ecol. Monogr., 54: 407–428.
- Stalmaster M.V., Kaiser J.L. 1997. Winter ecology of bald eagles in the Nisqually River drainage, Washington. — Northwest. Sci., 71: 214–223.
- Stolen E.D., Taylor W.K. 2003. Movements of Black Vultures between communal roosts in Florida. — Wilson Bull., 115 (3): 316–320.
- Swann R.L. 1975. Seasonal variations in suburban Blackbird roosts in Aberdeen. — Ringing and Migr., 1 (1): 37–42.
- Swingland I.R. 1977. The social and spatial organization of winter communal roosting in rooks (*Corvus frugilegus*). — J. Zool. Lond., 182: 509–528.
- Tast J., Rassi P. 1973. Roosts and roosting flights of wintering jackdaws *Corvus monedula* at Tampere, Finland. — Ornith. Fenn., 50: 29–45.
- Tella J.L. 2002. The evolutionary transition to coloniality promotes higher blood parasitism in birds. — Journal of Evolutionary Biology, 15 (1): 32.
- van der Winden I. 2005. Nocturnal breeding behavior and related parental investment of the Black Tern. — Waterbirds, 28 (2): 188–192.
- Wang X., Trost C.H. 2000. Dispersal pattern of Black-billed Magpies (*Pica hudsonia*) measured by molecular genetic (Rapid) analysis. — Auk, 118 (1): 137–146.
- Ward P., Zahavi A. 1973. The importance of certain assemblages of birds as “information centres” for food-finding. — Ibis, 115: 517–534.
- Weatherhead P.J., Hoysak D.J. 1984. Dominance structuring of a Red-winged Blackbird roost. — Auk, 101: 551–555.
- Weatherhead P.J., Hoysak D.J. 1985. Response to J.-F. Giroux. — Auk, 102: 901–902.
- White S.B., Dolbeer R.A., Bookhout T.A. 1985. Ecology, bioenergetics, and agricultural impacts of a winter-roosting population of Blackbirds and Starlings. — Wildlife monographs, 93: 1–42.
- Wiles G.L. 1998. Records of communal roosting in Mariana Crows. — Wilson Bull., 110 (1): 126–128.
- Wright J., Stone R. E., Brown N. 2003. Communal roosts as structured information centers in the raven, *Corvus corax*. — J. Anim. Ecol., 72. (6): 1003.
- Yom-Tov Y. 1979. The disadvantage of low position in colonial roosts: An experiment to test the effect of droppings on plumage quality. — Ibis, 121: 331–333.
- Yom-Tov Y., Imber A., Otterman J. 1977. The microclimate of winter roosts of the Starling *Sturnus vulgaris*. — Ibis, 3: 366–368.
- Zahavi A. 1996. The evolution of communal roosts as information centers and the pitfall of group selection: a rejoinder to Richner and Heeb. — Behav. Ecol., 7: 118–119.

Possible functions of birds' communal roosts and relative phenomena

O. A. Brezgunova

Research Institute of biology of Kharkov V. N. Karazin National University, 61077, Svobody Sq., 4, Kharkov, Ukraine; e-mail: o_brezgunova@mail.ru

Summary

The existing popular hypotheses, which explain origin and significance of communal roosting behaviour in birds, are discussed. Based on personal studies and analysis of literature sources, I suppose that the information-center, predator avoidance and energetics hypotheses are unlikely to be sufficient explanation of communal roosting in most avian species. The information-center hypothesis doesn't explain the reason of existence of birds' communal roosting behaviour in breeding period when food resources are stable. Moreover, Magpies (*Pica pica*) and Starlings (*Sturnus vulgaris*), Magpies and Fieldfares (*Turdus pilaris*) etc., which form combined communal roosts on traditional territories, usually aren't found in mixed foraging flocks. This behaviour excludes the transfer of information on food resources' distribution. Evidently, huge gathering of birds may attract potential predators, although flock protection is more effective than individual. Birds of many species perish from predators on traditional communal roosts. Apparently, winter communal roost favours reduction of heat loss, but it remains unknown why birds form roosting aggregations during breeding and early postbreeding periods. Besides, investigations of parent roosting behaviour in breeding Magpies, Starlings and other bird species show that males are traveling long distances to roost communally at night leaving females and offspring on nesting territories without protection at night. This fact and negative effect of communal roosting behaviour displayed in spreading of infections, ecto- and endoparasites at roosts may serve re-evaluation of the entrenched hypotheses. It is suggested that intraspecific and, probably, interspecific aspiration to form an aggregation can be the primary factor in the origin of communal roosts.