ПОВЕДЕНИЕ / BEHAVIOUR

СОЦИАЛЬНОЕ ПОВЕДЕНИЕ КОРОТКОХВОСТКИ

П.В. Квартальнов

Кафедра зоологии позвоночных, Биологический ф-т МГУ им. М.В. Ломоносова, Москва, 119991, Россия; e-mail: cettia@yandex.ru

Короткохвостка (*Urosphena squameiceps*) — крохотная воробьиная птица, обитающая в лесах Дальнего Востока России, на Северо-Востоке Китая, в Японии и на Корейском п-ове. Короткохвостка легко подпускает человека на близкое расстояние, но образ её жизни изучен слабо, главным образом потому, что птица значительную часть времени проводит на земле и тщательно укрывает свои гнёзда. Данные о её поведении разбросаны по немногим работам, посвящённым биологии гнездования вида (Спангенберг, 1965; Neufeldt, 1967; Панов, 1973; Kawaji et al., 1995, 1996; и др.). Несколько сообщений посвящены встречам у гнёзд короткохвостки посторонних птиц, приносивших корм птенцам наравне с родителями (Ohara, Yamagishi, 1984, 1985; Пукинский, 2003; Квартальнов, 2007; и др.).

В ходе исследований экологии и поведения славковых птиц на юге Приморья нам удалось познакомиться с биологией этого вида (Квартальнов, 2006а, 2007). В настоящей статье собран материал о социальном поведении короткохвостки, не вошедший в предыдущие публикации.

Материал и методы

Исследования проведены 30.05–18.06.2004 г. и 20.05–13.06.2005 г. в Партизанском р-не Приморского края, в долине р. Литовки близ с. Михайловки (42º57´ с.ш., 132º53´ в.д.), на станции кольцевания ДВГУ и Биолого-почвенного института ДВО РАН. Место проведения работ представляет собой долину, занятую полями пшеницы, сои и других культур; по берегам р. Литовки и её притоков растут пойменные леса из *Alnus hirsuta*, *Ulmus japonica*, *Juglans mandshurica*, *Phellodendron amurense*, *Fraxinus mandshurica*, *Salix nipponica* и других деревьев с подлеском из *Lonifera maakii*, *Philadelphus tenuifolis*, *Padus asiatica*, *Acer ginnala* и др. Сопки покрыты лесами, в которых ближе к реке доминирует *Tilia amurensis*, а выше по склону — *Querqus mongolica*; наиболее распространённым кустарником на склонах является *Lespedeza bicolor*.

Оба сезона мы работали на одном участке долины. Изучение короткохвосток совмещали с изучением других славковых птиц, поэтому наблюдениям за каждой парой уделяли не более нескольких часов в день. Территории короткохвосток, на которых были известны жилые гнёзда, старались посещать ежедневно или через день. Места расположения гнёзд, встречи выводков, другие точки картировали с помощью GPS-навигатора. Схема расположения гнёзд и участков составлена с использованием данных программы GoogleMap.

Специальный отлов короткохвосток, находившихся под наблюдением, мы не проводили. Работниками станции кольцевания ДВГУ в районе наших исследований с апреля 2003 по июль 2005 гг. были отловлены и окольцованы стандартными алюминиевыми кольцами 152 птицы данного вида, в том числе 4 в мае и июне 2004 г. и 11 в мае и июне 2005 г. (12 из них были отловлены повторно; данные предоставлены О.П. Вальчук). Только 3 самца, отловленные в период наших работ, были помечены цветными пластиковыми кольцами и цветным гримом. Среди особей, за которыми мы наблюдали, оказались 2 самца, имевших индивидуальные метки, и одна

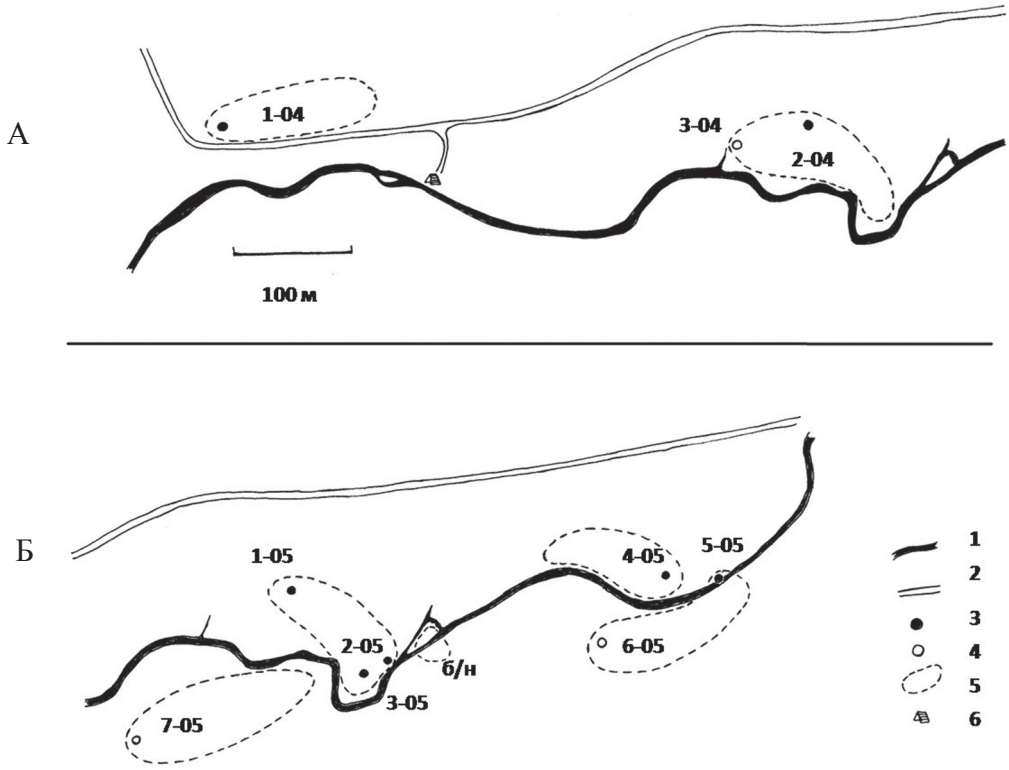

Рис. *Схема расположения участков короткохвосток, их гнёзд и выводков в 2004 (А) и 2005 (Б) гг. Участки короткохвосток, не упомянутых в статье, не показаны. Обозначены номера гнёзд и выводков; б/н — участок самца, запевшего 25.06.2005 г. Условные обозначения: 1 — река; 2 — дорога; 3 — гнездо; 4 — место первой встречи выводка; 5 — участок самца; 6 — расположение походного лагеря.*

Fig. *A scheme of distribution of territories, nests and broods of Short-tailed Bush Warblers in 2004 (A) and 2005 (Б). Territories of males not mentioned in the text are not shown here. Numbers indicate those of nests and broods; also the territory of a male that started singing on 25 June 2005 is shown. Designations: 1 — river; 2 — road; 3 — nest; 4 — place, where a brood was first recorded; 5 — male territory; 6 — camp.*

самка, имевшая алюминиевое кольцо. Поскольку самку мы постоянно встречали на одной и той же территории, мы полагаем, что каждый раз это была одна и та же птица. О статусе немеченых птиц мы судили на основании длительных наблюдений за их перемещениями по гнездовым участкам и в их ближайших окрестностях. Половой диморфизм у короткохвосток не выражен (Kawaji, 1995); пол мы определяли на основании наблюдений за поведением птиц.

В настоящей работе номер гнездившейся птицы соответствует номеру её гнезда или выводка, обнаруженного первым. Ниже приведён перечень особей, находившихся под наблюдением, с указанием даты (точно установленной или рассчитанной) откладки первого яйца в их гнёздах (ПЯ). Данные о гнездовании этих птиц опубликованы ранее (Квартальнов, 2006а). Примерные границы участков самцов, места расположения гнёзд и встреч выводков показаны на схеме (Рис.).

В 2004 г. найдены гнёзда птиц №№ 1-04 (ПЯ: 17.05) и 2-04 (ПЯ: 16.05), оба с птенцами. Пара № 2-04 гнездилась повторно: на том же участке встречен выводок № 3-04 (ПЯ: 15.06). Самка 2-04 была окольцована (вероятно, в предыдущем сезоне: см. ниже). Птенцы в гнёздах №№ 1-04 и 2-04 окольцованы нами.

В 2005 г. подробные наблюдения проведены на участке самца № 1-05, обитавшего там, где в предыдущем сезоне жил самец № 2-04. Самец № 1-05 отловлен и индивидуально помечен. Первая его самка, начавшая строить гнездо № 1-05 (откладка яиц должна была начаться примерно 17.05), исчезла, — предположительно, погибла в паутинной сети. Так как гнездо № 1-05, несмотря на богатый выбор укрытий, располагалось в той же

нише, что и № 2-04, мы считаем, что это была самка № 2-04: в те дни (15.05.2005 г.) в паутинной сети погибла самка, окольцованная 25.05.2003 г. (данные О.П. Вальчук). Вторая самка, привлечённая после гибели первой, построила гнездо № 2-05 (ПЯ: 29.05). Третья самка этого самца, построившая гнездо № 3-05 (ПЯ: 03.06), погибла в период откладки яиц (съедена хищником). При гнезде № 2-05 после вылупления птенцов наблюдали немеченого самца-«помощника».

Гнездо пары № 4-05 (ПЯ: 17.05) найдено с птенцами, при гнезде держалась пара немеченых птиц. Самец № 5-05, вероятно, был полигамным: он посещал как гнездо № 5-05 с птенцами (ПЯ: 22.05; птенцы окольцованы), так и выводок № 6-05 (ПЯ: 17.05). Удалось проследить перемещения этого самца между выводком № 6-05, гнездом № 5-05 (при которых другие самцы не были встречены) и гнездом соседнего самца № 4-05. На участке другого самца встречен выводок № 7-05 (ПЯ: 17.05). Самец № 7-05 был отловлен и индивидуально помечен.

Птенцы благополучно вылетели из всех гнёзд, кроме №№ 1-05 и 3-05.

Длительные наблюдения (более одного дня, продолжительностью до 3 часов в день) проведены за гнёздами и выводками: № 1-04 — в период выкармливания птенцов (запротоколированы 4 часа наблюдений) и слётков, № 2-04 — в период выкармливания слётков первого и второго выводков, № 2-05 — в период строительства гнезда, насиживания кладки, выкармливания птенцов (запротоколированы 2 часа наблюдений) и слётков. Около 4 часов наблюдали за гнездом № 4-05 в день перед вылетом слётков, позже наблюдали за птицами в период вождения выводка. Гнездо № 5-05 посещали два дня подряд, но наблюдали за ним не дольше чем по часу каждый день; за выводком № 3-04 наблюдали около часа в день обнаружения и непродолжительное время — в другие дни. Непродолжительные (в пределах часа) наблюдения проведены за выводками №№ 6-05 и 7-05. От повременного протоколирования наблюдений мы отказались из-за сложности совмещения наблюдений за социальным поведением птиц и одновременного ведения записей. Часть наблюдений за гнёздами, выводками и за социальными взаимоотношениями птиц записана на видеокамеру (90 мин. записей).

Результаты

Поведение самцов до начала гнездования, организация поселений

Самцы короткохвостки появляются на юге Приморья в конце I — начале II декады апреля и занимают участки в первые дни прилёта (Neufeldt, 1967; Панов, 1973). Поначалу они поют как в дневные, так и в ночные часы, как правило, в кронах деревьев, листва на которых только-только начинает распускаться (Панов, 1973).

Ко времени начала наших наблюдений большинство территориальных самцов привлекли самок, но ещё продолжали пение. Они пели только в светлое время суток, присаживаясь невысоко над землёй (в 0.5–1.5 м), но по-прежнему облетали участки, что дало возможность оценить границы последних. Участки большинства птиц оказались вытянуты вдоль рек и канав в долине или балок на склоне холма. В длину участки перечисленных выше 6 самцов имели не менее 150–200 м. Подробного их картирования мы не проводили. Границы участков соседей не соприкасались, участки были разделены рекой или грядой между ложбинами, т.е. пространством в 30 и более метров.

Самцы, занимавшие соседние участки, постоянно перекликались. Один самец, которого видели сопровождающим самку, очевидно для того, чтобы слышать пение соседа, доносившееся из-за гряды, поднимался в крону высокого дерева, хотя в целом для птиц, образовавших пару, такое поведение нехарактерно.

С началом насиживания короткохвостки прекратили пение. Позже в районе наблюдений появились другие самцы. Один из них запел 25.06.2005 г., в то время, когда в гнёздах по соседству появились птенцы, и продолжал рекламировать участок в последующие дни (Рис.). Нельзя исключить, что этот самец сменил участок, однако все соседние птицы продолжали петь или кормить птенцов на прежних местах.

Взаимоотношение партнёров по размножению в начале гнездования

В период, предшествующий началу размножения, партнёры кормятся на участке самца, преимущественно в окрестностях того места, где впоследствии самка построит

гнездо (по наблюдениям за самцом № 1-05 и самками №№ 2-05, 3-05). Птицы кормятся то рядом, то на удалении до 20 м один от другого. Перемещаясь вместе с самкой, самец топорщит перья на голове (самка делает это крайне редко). То и дело он запевает, перекликаясь с самкой. Самка № 2-05, услышав голос партнёра, подзывала его короткой позывкой («*чрр*...») или звонким верещанием («*ци-ты*... *ци-ты-ру-ру-ру-ру*...»). Самец подлетал на голос и следовал за самкой. При приближении человека птицы начинали волноваться.

Надолго теряя самку из виду, самец облетает участок, возбуждённо поёт, чередуя пение с позывками «*цпрр! цпрр!*». Самка обнаруживает себя, произнося звонкое «*бзынь*!». Более сложную перекличку партнёров наблюдали между самцом № 1-05 и самкой № 2-05 (27.05.2005 г., уже во время строительства гнезда). Самец, потеряв из вида подругу, запел; та ответила ему громкой позывкой «*тиди*!». Самец ответил самке «*тпирри!*» и подлетел к ней. Птицы сидели одна близ другой на ветке чубушника; самка крикнула «*тиди!*», потом сидела молча, слегка трепетала концами крыльев; самец поднимал оперение на голове. Позже пара перелетала по бурелому: самец следовал за самкой, явно ориентируясь на её позывки.

Самец № 1-05 27.05.2005 г. сопровождал самку во время сбора материала, но отставал от неё, когда та летела к гнезду. От гнезда самка возвращалась к партнёру.

Спаривание у короткохвосток происходит, по-видимому, на земле. Поведение партнёров во время спаривания наблюдали один раз: 29.05.2005 г. пара кормилась в траве, на земле, перемещаясь скрытно, в основном шагом. Самка молчала, самец тихо верещал («*пцрр*... *пцрр*...»). Он то кормился близ самки на земле, то вылезал на веточки над травой (на высоту не более 0.5 м) и высматривал самку молча, или издавая тихое верещание. Когда пара оказалась под буреломом в месте, лишённом густой травы, самец начал издавать тихую песенку: «*ци-ци-ци-ци*...». Самка ответила тихим верещанием. Пригнувшись к земле, она трепетала крыльями, слегка отведёнными в стороны. Самец прыгал вокруг самки, подняв оперение на голове. Несколько раз он вскакивал ей на спину, но садку так и не сделал: постояв на спине самки, спрыгивал вниз. Заметив человека, самка быстро ушла по земле, самец последовал за ней.

В день, когда самка № 3-05 отложила первое яйцо (4.06.2005 г.), её партнёр, самец № 1-05, взволнованно запевал на своём участке («*ци-ци-ци-ци! црр*... *ци-ци-ци-ци! црр*...»). Он перемещался за самкой № 3-05, когда та кормилась на земле в окрестностях гнезда самки № 2-05. Оба партнёра трепетали слегка отведёнными крыльями и исполняли тихую песенку «*ци-ци-ци-ци-ци!*». Самец неоднократно пытался сблизиться с самкой, но та улетала или отгоняла самца. Отгоняя, она оборачивалась в сторону партнёра и исполняла короткую песенку. В тот день наблюдали кратковременные погони самца за самкой. Пение самца и ответное верещание самки слышали также накануне.

Насиживает кладку только самка. Самец регулярно сопровождает её, когда та сходит кормиться.

После начала насиживания самцы короткохвостки прекращают рекламное пение. В этот период обнаружить птиц на участках очень трудно, если не известно расположение гнезда. Однако пение самцов, которое они продолжают издавать в первое время после образования пары и в период откладки яиц, позволяет им привлекать вторых самок.

Нами отмечены два случая полигамии (Квартальнов, 2006а): по две самки одновременно гнездились на участках самцов №№ 1-05 и 5-05. Агрессия между самками не отмечена, хотя вторая самка (№ 3-05) на участке самца № 1-05 неоднократно появлялась в ближайших окрестностях гнезда первой самки (№ 2-05).

Поведение в период кормления птенцов

Родительское поведение и характер взаимодействия партнёров короткохвостки в период выкармливания птенцов заметно отличаются у разных пар. В это время, при первой в сезоне попытке гнездования, многие самцы начинают ухаживать за самками, добиваясь спаривания. Нами отмечена только одна успешная попытка второго цикла гнездования, однако полициклия у короткохвостки, по-видимому, не представляет редкости (Спангенберг, 1964; Kawaji et al., 1996; Квартальнов, 2006а). Очевидно, в основе индивидуальных различий поведения самцов и самок лежат различия в их отношении к воз-

можности продолжения размножения в середине гнездового сезона.

Птицы, у гнёзд которых нами проведены достаточно длительные наблюдения, вели себя следующим образом.

Вариант 1. Самец ухаживает за своей самкой, птенцов в гнезде кормят оба партнёра.

Самец № 1-04 в день появления птенцов (5.06.2004 г.) отслеживал перемещения самки, сопровождал её во время сбора корма, пел и трепетал крыльями. Самка в ответ также трепетала крыльями и издавала тихие трели, продолжая собирать корм. Возвращаясь к гнезду, она садилась обогревать кладку и птенцов. В следующие два дня самец следовал за самкой от гнезда и к гнезду молча, или издавая тихий писк. В поисках самки он заглядывал в гнездо, но птенцов не кормил. Ожидая самку неподалёку от гнезда, самец сидел в кроне куста, громко пел, чистил оперение. По-видимому первую порцию корма он принёс в гнездо днём 8.06 (небольшая гусеница, принос отмечен спустя час после начала наблюдений). В тот день самец, возвращаясь за самкой к гнезду, несколько раз садился рядом с ней и наблюдал за кормлением птенцов. Следующую порцию корма самец принёс ещё час спустя: он удалился от гнезда, когда самка обогревала птенцов, вернулся с несколькими гусеницами и заглянул в гнездо. Когда самка вылетела, самец покормил птенцов, зайдя в гнездо примерно на 10 сек.

В последующие дни самец также регулярно пел близ гнезда и кормил птенцов, но делал это реже, чем самка (Квартальнов, 2006а); он часто подлетал к гнезду и без корма, следуя за самкой, и сидел перед входом в нишу с гнездом, а затем перемещался за ней от гнезда; 11.07 самец погнался за самкой, когда та улетала от гнезда за новой порцией корма. Если самец терял самку из виду вдали от гнезда, то, вернувшись, сначала заглядывал в гнездо, а затем запевал в кроне куста поблизости.

В день, предшествовавший вылету птенцов, 12.06.2004 г., самец № 1-04 у гнезда уже не пел. После того, как выводок покинул гнездо, самец регулярно облетал с пением свой участок.

Вариант 2. Самец кормит птенцов, самка в кормлении участия не принимает.

Самец № 1-05 кормил птенцов в гнезде № 2-05 со дня их вылупления. Около гнезда он не пел. Самка всё время, пока проводили наблюдения, не покидала гнездо. Она обогревала птенцов или стояла в нише у задней стенки гнезда (в том числе тогда, когда самец приносил корм). Покидая гнездо при осмотре его человеком, она кормилась в ближайших окрестностях, а затем возвращалась в гнездо без корма. Самец старался приближаться к гнезду как можно более скрытно. Утром 25.06 2005 г., в день вылета птенцов, самки на гнезде не было.

У нас создалось впечатление, что самка № 2-05 скрывалась в гнезде от возможных попыток самца (её партнёра) сблизиться с ней с целью копуляции. Действительно, когда птенцы вылетели, она демонстрировала агрессивное отношение к партнёру (описано ниже).

За другими гнёздами нам удалось наблюдать не долее нескольких часов одного дня. Несмотря на отрывочность наблюдений, мы приводим эти данные, так как они, в сравнении с приведёнными выше, показывают, насколько разнообразным может быть поведение короткохвосток у гнёзд с птенцами.

Вариант 3. Самец ухаживает за своей самкой и в это время не собирает корм, птенцов в часы наблюдений кормит только самка.

Самец № 4-05 в то время, когда самка кормила птенцов в гнезде (12.06.2005 г., в день перед вылетом), неоднократно предпринимал попытки сблизиться с ней, время от времени запевая. В это время он часто гонялся за самкой, корм в гнездо не приносил. Самец также прогонял от гнезда самца № 5-07, также предпринимавшего попытки сблизиться с самкой (см. выше). Когда самка садилась обогревать птенцов, самец молча сидел неподалёку от гнезда.

В день обнаружения гнезда № 2-04, 11.06.2004 г., птенцов кормила только самка. Самец пел поблизости и был, как показалось, взволнован; приносил ли он корм в гнездо, неизвестно. Птенцы, потревоженные нами, покинули гнездо в тот же день. Эта пара затем гнездилась повторно (выводок № 3-04).

Вариант 4. Самец ухаживает как за своей, так и за чужими самками, корм в это время не собирает.

Самец № 5-05 сопровождал свою вторую самку (№ 5-05), когда та носила корм в гнездо (13.06.2005 г.); случаев приноса этим самцом корма птенцам не отмечено. Когда самец № 5-05 запевал рядом с гнездом, самка отвечала

ему. На следующий день, услышав тревожные крики самки у гнезда, где мы кольцевали птенцов, самец прилетал и беспокоился рядом. Поведение этого самца при гнезде № 6-06, т.е. гнезда его первой самки, не прослежено; значительное время он проводил на чужом участке, добиваясь спаривания с самкой № 4-05.

Поведение в период вождения выводка

Многие выводки не делятся, и их наравне выкармливают как самец, так и самка (выводки №№ 1-04, 2-04 и 4-05).

Когда оба партнёра принимают участие в кормлении, они регулярно перекликаются позывками или пением «*цры-цры-цры-цры-цры-цры-цры!*». В отличие от рекламного пения самца, от начала к концу такого пения его частота не меняется, лишь незначительно увеличивается громкость. Пение самки звучит более тихо, чем пение самца. В случае опасности самка подзывает партнёра пением. Когда обе птицы оказываются при выводке, они отводят слётков в безопасное место: увлекая их за собой, родители верещат и трепещут крыльями. Собирая разлетевшихся молодых, самец и самка могут петь. Подлетая к слёткам, самка иногда издаёт тихое верещание «*цк-цк-цк-црр…*».

Как и к гнезду, к затаившимся слёткам птицы обычно приближаются скрытно: прижимаются к земле, вытягивая вперёд голову, перемещаются мелкими шажками; так же скрытно они уходят от слётков. Реже подлетают к ним: как правило, низко над землёй.

В первый день встречи слётков из выводка № 3-04 (второго выводка пары № 2-04) самец и самка кормили молодых, сидевших относительно недалеко друг от друга. Когда самка беспокоилась, самец издавал тихое пение, но не подлетал к ним. В последующие дни самка кормила двух слётков, самца с оставшейся частью выводка (3 или 4 птенца) не видели: вероятно, он откочевал с гнездового участка.

Реже слётков кормит один из партнёров. Так, слётков из гнезда № 2-05 кормил почти исключительно самец № 1-05. В день вылета, 25.06.2005 г., самка скрытно приближалась к слёткам, но улетала при приближении самца № 1-05. Она дважды приносила птенцам корм в день их вылета и на следующий день, чаще же приближалась к выводку без корма; 25.06 и 26.06.2005 г. самка нападала на самца, когда тот прилетал кормить слётков.

Самец № 7-05 кормил слётков с первых дней после их вылета (наблюдение в день обнаружения выводка, 20.06.2005 г.). Самку при этом выводке не видели; принимала ли она участие в кормлении, неизвестно.

Слёткам из выводка № 6-05 в день наших наблюдений, 14.06.2005 г., корм приносила только самка — первая самка самца № 5-07, проводившего много времени у гнезда № 4-05, т.е. на чужом участке. Самец навещал выводок и запевал поблизости, самка № 6-05 отвечала ему громким верещанием или пением. Самец пытался сблизиться с самкой. Неизвестно, принимал ли этот самец участие в выкармливании выводка № 5-05.

В первые дни после вылета слётков самцы короткохвостки могут на короткий период, не более недели, возобновлять рекламирование участков (наблюдения за самцами №№ 1-04, 2-04 и 5-05). Наблюдали, как самец № 2-04, оставив самку, кормившую слётков, облетал с пением свою территорию. В других случаях самец, облетая участок, по-видимому, искал самку, потерянную им из виду. Необходимо учитывать, что по крайней мере на одном из этих участков (№ 2-04) пара гнездилась повторно.

Поведение птиц на чужих участках

Известно, что короткохвостки регулярно залетают на участки соседей (Kawaji et al., 1995, 1996). Поскольку причины, побуждающие птиц нарушать границы чужих территорий, до конца не выяснены, мы перечисляем все случаи встреч посторонних особей у гнёзд или на участках, где проводились наблюдения.

Случай 1. Самец и самка из пары № 1-04, издавая писк, прогнали 11.06.2004 г. от гнезда с птенцами третью птицу; больше у этого гнезда посторонних птиц не наблюдали.

Случай 2. У гнезда № 2-04 с птенцами, готовыми к вылету, вместе с парой 11.06.2004 г. перемещалась третья птица. Самка беспокоилась в присутствии человека, не обращала на неё внимания. Самец (судя по поведению, хозяин участка) запевал, взволнованно цикал, перелетал за посторонней птицей, удаляясь от гнезда на расстояние до 15 м. Кормила птенцов в этот день только самка. На постороннюю птицу никто из партнёров не нападал. В последующие дни, после вылета птенцов из гнезда, посторонних птиц на этом

участке не обнаружили (несмотря на специальные поиски).

Случай 3. Утром 24.05.2005 г. самец № 1-05 облетал свой участок с возбуждённым пением. Пение короткохвостки было слышно и с участка самца № 7-05. Вскоре со стороны участка самца № 7-05, расположенного на другом берегу реки, вылетели две птицы. Одна из них (вероятно, самец № 7-05) прекратила погоню и вернулась, другая перелетела реку и залетела в бурелом на участке самца № 1-05, где долго сидела, занимаясь чисткой оперения, а затем переместилась к месту, где позже было найдено гнездо № 2-05 и где регулярно кормились самец № 1-05 и самка № 2-05. Когда эта птица появилась на участке самца № 1-05, тот прекратил пение. Прекратилось пение и на соседнем участке. Мы считаем, что короткохвостка, залетавшая на участок самца № 7-05, была самкой № 2-05.

На следующий день, 25.05.2005 г., меченый самец № 7-05 перелетел на участок самца № 1-05 и перемещался по нему с пением. Позже в тот же день на своём участке пел и самец № 1-05. Сутки спустя голос самца № 7-05 слышали со стороны его собственной территории; 28.05.2005 г. самец № 7-05 снова перелетал с громким пением (подняв оперение на голове) по участку самца № 1-05 и, судя по поведению, искал там самку.

Позже, 29.05, самец № 7-05 с пением снова перелетал по чужому участку в районе, где были построены гнёзда №№ 1-05 и 2-05. Там же, на земле, кормилась и пара хозяев: самец тихо верещал («*пцрр… пцрр…*»), осматривался, вылезая на бурелом. Тогда же наблюдали и неудачную попытку спаривания у этой пары, описанную выше. Затем три птицы перелетали рядом. Самец № 7-05 иногда хлопал крыльями, отводя и складывая их; два самца перемещались один за другим неподалёку от самки. При приближении человека самка № 2-05 перелетела ближе к своему партнёру, самец № 7-05 улетел прочь. Самец № 1-05 начал тревожно верещать, но вскоре замолчал, оставаясь рядом с самкой. Самец № 7-05 вскоре вернулся и перелетал близко от пары; самец № 1-05 полетел за ним; через 15 м оба самца опустились в бурелом, перемещались там, а затем самец № 1-05 вернулся к самке. Чуть позже самец № 1-05 перелетал следом за самцом № 7-05, иногда хлопая крыльями, но не нападал на него. Самец № 7-05 подлетал ближе к самке и следовал за ней. Когда к самке подлетел самец № 1-05, та улетела, преследуемая обоими самцами. Когда самка скрылась, самец № 1-05 стал гоняться за самцом № 7-05, сначала молча, а потом с писком («*и-и-и-и-и…*»), оба самца на время покинули самку. Самец № 1-05 сначала вернулся один, однако вскоре появился и самец № 7-05. Самец № 1-05 тут же напал на него и прогнал; потом, когда самец № 7-05 вновь вернулся, прогнал его ещё раз. Вечером того же дня самец № 7-05, перелетев реку, пел на периферии участка самца № 1-05, затем полетел в сторону гнезда № 2-05.

Самец № 7-05 пел на периферии участка самца № 1-05 также 2–4.06, а 5.06 видели, как какая-то короткохвостка (возможно, самец № 7-05) перелетела реку и удалилась в сторону гнезда № 2-05. В эти дни самец № 1-05 ухаживал за самкой № 3-05, однако посторонних птиц при этой паре не видели.

Случай 4. В паутинной сети на участке самца № 7-05, чья самка в то время насиживала кладку, 12.06.2005 г. погиб немеченый самец короткохвостки.

Случай 5. У гнезда № 4-05 12.06.2005 г. кроме хозяев присутствовал самец № 5-05. Два самца пытались сблизиться с самкой; то и дело три птицы начинали с верещанием гоняться друг за другом. Самец № 4-05 неоднократно прогонял самца № 5-05; тот после продолжительной погони улетал на свой участок, за реку, запевал там, но вскоре возвращался обратно. После настойчивых преследований самцу № 5-05 удалось настигнуть самку № 4-05, когда та подходила с кормом к гнезду, схватить клювом и, удерживая, спариться с нею. Оба самца запевали в окрестностях гнезда № 4-05. На следующий день, уже после вылета слётков, самец № 5-05 снова перелетал поблизости от пары № 4-05. Последний раз постороннюю птицу — возможно, самца № 5-05, — видели близ пары № 4-05 с выводком 16.05.2005 г., когда те уже переместились за пределы территории самца № 4-05, примерно на 150 м от гнезда.

Случай 6. После того, как в гнезде № 2-05 вывелись птенцы, поблизости от него начали отмечать постороннего самца, который позже принимал участие в их кормлении. Он пытался ухаживать за самцом № 1-05, игнорируя самку. Подробно этот случай рассмотрен в другой работе (Квартальнов, 2007).

Поведение при беспокойстве

Самка при приближении наблюдателя к гнезду сидит плотно. В последний момент (например, когда человек протягивает руку к гнезду) она резко спрыгивает с гнезда и быстро убегает, при этом бьёт крыльями по земле, тем самым отвлекая внимание потенциального хищника. Если человек остаётся поблизости, самка и самец перемещаются по земле неподалёку, издавая тревожные позывки, бьют крыльями (опуская и поднимая их с большой амплитудой), пытаясь отводить от птенцов. Птицы стараются отвести человека и от недавно покинувших гнездо слётков. Так же короткохвостки тревожились в присутствии собаки.

При слабом беспокойстве короткохвостки издают отрывистое «*цк! цк! цк!*», несколько схожее с тревожными криками белки. Волнуясь, птицы быстро отводят и складывают крылья, или трепещут ими. Помимо циканья, птицы, беспокоящиеся при гнёздах или выводках, нередко издают верещание, самец может запевать.

Если в гнезде находятся птенцы, готовые к вылету, самка издаёт звонкий треск, услышав который птенцы выскакивают из гнезда, разбегаются и разлетаются в разные стороны, затаиваясь в траве. Такой же крик взрослые птицы издают и при приближении человека к месту, где находится выводок. Сигналу, побуждающему слётков разлетаться, может предшествовать более тихий треск «*тррр…*».

При сильном возбуждении (как правило, при социальных взаимодействиях) короткохвостки слегка задирают хвост. В спокойном состоянии они держат хвост горизонтально.

Поведение птенцов

Птенцы в гнезде сидят молча. Покинув гнездо, даже раньше срока, они сразу же начинают издавать громкие крики («*пртцц! пртцц!*»).

Потревоженные птенцы, покидая гнездо, разлетаются, прячутся на земле или на веточках низко над землёй; затем постепенно собираются в одно место, явно ориентируясь на позывки других слётков, выпрашивающих корм, а также на призывные крики родителей. Покидая гнездо № 1-05 в положенный срок, птенцы вылезли на бурелом, под которым располагалась постройка, и поначалу держались независимо друг от друга. Группы слётков обычно сидят на корягах или ветках, лежащих на земле, или на ветках кустов. В первые дни после вылета они, как правило, тесно прижимаются друг к другу. Слётки, сбившиеся в кучу, сидят молча. Когда взрослая птица, покормив некоторых из них, улетает, то птенцы, оставшиеся голодными, могут провожать её просящими позывками «*ци-и… ци-и…*».

Слётки, ставшие относительно самостоятельными, волнуются при приближении человека: как и взрослые, они быстро отводят и складывают крылья, а также подёргивают хвостом. Волнуясь, они издают крики «*ц-ц-ц! ц-ц-ц!*»

Заключение

Объём данных, собранных нами по поведению короткохвостки, относительно невелик, в первую очередь из-за малого числа охваченных наблюдениями пар. Позволяя с большой долей осторожности судить о закономерностях в социальном поведении короткохвостки, они, тем не менее, показывают, что социальное поведение у этого вида достаточно разнообразно и заметно варьирует индивидуально. Наши наблюдения за другими представителями славковых птиц, в первую очередь — камышевок (*Acrocephalus* spp.) (Квартальнов, 2005, 2006б и неопубл. данные), а также данные других авторов (Hamao, 1998), позволяют утверждать, что отличия в социальном поведении птиц обусловлены комплексом различных причин — их возрастом, опытом, социальной обстановкой в поселении и др. Наибольшее разнообразие вариантов поведения, которые для себя может «выбрать» та или иная особь, имеется у видов, для которых известны регулярные случаи полигамии и/или внебрачных сексуальных контактов. В таких случаях у самца, например, есть выбор, уделять ему большую часть времени заботе о кладке и птенцах, попыткам привлечь вторую самку, или попыткам склонить к копуляции самок на участках соседних самцов. В зависимости от перечисленных выше и от ряда других причин, каждая птица выбирает свой вариант поведения. С уменьшением степеней свободы (например, в случае промискуитета или строгой моногамии) разнообразие поведения особей уменьшается.

Данные о социальном поведении короткохвосток хорошо согласуются с данными о регулярных попытках внебрачных копуляций у этого вида, а также с возможностью образования полигинных союзов и выкармливания двух успешных выводков за сезон. Готовность или неготовность приступить ко второму циклу гнездования отчасти определяет и различия в поведении самок. Схожие результаты относительно индивидуальных различий в поведении описали для короткохвосток Х. Охара и С. Ямагиси (Ohara, Yamagishi, 1984, 1985). Однако, по результатам наиболее объёмных по количеству наблюдений исследований, проведённых на о. Хоккайдо Н. Каваджи с соавт. (Kawaji et al., 1995, 1996), складывается другая картина. По утверждениям Н. Каваджи и его коллег, в большинстве пар птенцов кормит преимущественно самец, участие самки в выкармливании гнездовых птенцов невелико, а выводок она и вовсе оставляет спустя несколько дней после того, как слётки покинули гнездо. Вероятность успешных внебрачных копуляций эти авторы оценивают скептически. Причины различий в полученных результатах не ясны, очевидно, они связаны с изменчивостью соответствующих показателей в разных популяциях.

Наши данные, как и материалы японских зоологов, позволяют считать ошибочными утверждения Е.С. Птушенко (1954) о том, что участок пары короткохвосток может быть ограничен одной кучей бурелома: по данным Н. Каваджи с соавт. (Kawaji et al., 1996), участки короткохвосток занимали площадь 5286±1489 м² (n = 23). В то же время, крайне интересно сообщение Е.П. Спангенберга (1964) о плотном поселении короткохвосток, в котором гнёзда разных пар находились на расстоянии 20–30 м одно от другого. Поселение, в котором проводил наблюдения Е.П. Спангенберг, находилось в исключительно благоприятных для птиц условиях (скопление большого количества валежника на ограниченной площади), что и могло быть причиной отличий его данных и результатов других исследований.

Благодарности

Я глубоко признателен В.В. Иваницкому, И.М. Маровой и А.С. Опаеву за помощь в организации исследований, а также за обсуждение результатов. Полевые работы в Приморье стали возможны благодаря радушному гостеприимству О.П. Вальчук и работников станции кольцевания ДВГУ и Биолого-почвенного института ДВО РАН. Замечания, высказанные анонимным рецензентом, позволили переработать и улучшить статью. Публикация поддержана грантами РФФИ (07-04-01363-а) и Президента РФ (МК-1741.2007.4).

Литература

Квартальнов П.В. 2005. Гнездовая биология камышевки-барсучка в Восточном Приазовье. — Орнитология, 32: 71–77.

Квартальнов П.В. 2006а. Биология короткохвостки — *Urosphena squameiceps* (Aves, Sylviidae) в Южном Приморье. — Бюлл. МОИП. Отд. биол., 111 (6): 3–9.

Квартальнов П.В. 2006б. Чернобровая камышевка: индивидуальные стратегии размножения. — Орнитологические исследования в Северной Евразии: Тезисы XII Международной орнитол. конф. Северной Евразии. Ставрополь, с. 257–258.

Квартальнов П.В. 2007. Помощники у гнёзд короткохвостки. — Орнитология, 34 (1): 107–110.

Панов Е.Н. 1973. Птицы Южного Приморья. Новосибирск: 376 с.

Птушенко Е.С. 1954. Семейство славковые Sylviidae. — Птицы Советского Союза, Г.П. Дементьев и Н.А. Гладков (ред.). Т. 6. М., с. 142–398.

Пукинский Ю.Б. 2003. Гнездовая жизнь птиц бассейна реки Бикин. — Тр. С.-Петербургского об-ва естествоиспытателей. Сер. 4. Т. 86. СПб., 267 с.

Спангенберг Е.П. 1965. Птицы бассейна р. Имана. — Сб. трудов Зоол. музея МГУ. Т. 9: 198–202.

Hamao S. 1998. Male reproductive tactics after the first mate`s fertile period in the polygynous Black-Browed Reed-Warbler. — Ostrich, 69: 322.

Kawaji N. 1995. Validity of sex determination of the Short-tailed Bush Warbler *Cettia squameiceps* based on morphological measurements. — Bull. JBBA, 10: 18–22.

Kawaji N., Kawaji K., Hirokawa J. 1996. Breeding biology of the Short-tailed Bush Warbler *Cettia squameiceps* in Western Hokkaido. — Japanese Journal of Ornithology, 45: 1–15.

Kawaji N., Saitoh T., Ishibashi Y., Yoshide M.C. 1995. An example of polygyny in the Short-tailed Bush Warbler *Cettia squameiceps.* — Japanese Journal of Ornithology, 44: 93–97.

Neufeldt I.A. 1967. Der Kurzschwanzsänger, *Urosphena squameiceps* (Swinhoe). — Der Falke, 14 (11): 376–382.

Ohara H., Yamagishi S. 1984. The first record of helping at the nest in the Short-tailed Bush Warbler *Cettia squameiceps*. — Tori, 33: 39–41.

Ohara H., Yamagishi S. 1985. A helper at the nest of Short-tailed Bush Warbler *Cettia squameiceps*. — J. Yamashina Inst. Ornith., 17: 67–73.

SOCIAL BEHAVIOUR OF THE SHORT-TAILED BUSH WARBLER (*UROSPHENA SQUAMEICEPS*)

P.V. Kvartalnov

Department of Vertebrate Zoology, Faculty of Biology, Moscow State University, Moscow, 119991, Russia; e-mail: cettia@yandex.ru

Summary

The social behaviour of the Short-tailed Bush Warbler was studied in the south of the Ussuriland (42º57' N, 132º53' E) in 2004 and 2005. The male territorial behaviour, interactions of mates, parental behaviour and behaviour of fledglings is described. Males visit territories of neighbours in search for extrapair copulations; in such cases territory holders are unable to protect effectively their females. Parental role of partners varies extensively and depends, in particular, on their readiness to start second breeding.