

УДК 591.523

СТРАТЕГИЯ ГНЕЗДОВОГО ПАРАЗИТИЗМА: НОВОЕ В СТАРОЙ ПРОБЛЕМЕ

© 2019 г. И. Р. Бёме*

Биологический факультет, Московский государственный университет
им. М.В. Ломоносова, Москва 119234, Россия

*e-mail: irbeme@mail.ru

Поступила в редакцию 09.02.2019 г.

После доработки 12.03.2019 г.

Принята к публикации 21.03.2019 г.

Гнездовой паразитизм у птиц — это специфическое репродуктивное поведение, при котором самка подкидывает оплодотворенные яйца в чужие гнезда, не насиживает кладку и не кормит птенцов. Вероятно, гнездовой паразитизм возник независимо в 8 группах птиц. В настоящее время такой способ размножения известен у 84 видов, относящихся к пяти семействам и четырем отрядам. До недавнего времени исследователи пытались выяснить, как виды-паразиты способны обмануть птиц-хозяев, подкладывая им в гнезда яйца, схожие по окраске и форме с их собственными, и как действуют птицы-хозяева. Однако не только на стадии яйца происходит обман приемных родителей. Птенцы птиц-паразитов способны мимикрировать пищевое поведение птенцов птиц-хозяев и копировать их голоса. В современной литературе нет данных о том, как птенцы-подкидыши впоследствии при поиске партнера распознают сородичей и избегают научения от приемных родителей и как формируется вокальный репертуар этих видов.

Ключевые слова: гнездовой паразитизм, кукушки, трупалы, мимикрия яиц, мимикрия птенцов, птицы-хозяева

DOI: 10.1134/S0044513419120043

Гнездовой паразитизм у птиц — это специфическое репродуктивное поведение некоторых видов птиц, при котором самка подкидывает оплодотворенные яйца в чужие гнезда, не насиживает кладку и не кормит птенцов. Вероятно, гнездовой паразитизм возник независимо в 8 группах птиц. В настоящее время такой способ размножения известен у 84 видов, относящихся к пяти семействам и четырем отрядам.

Предполагают, что гнездовой паразитизм семь раз независимо возникал в ходе эволюции птиц. Три раза он проявился в эволюции кукушек и по одному среди трупалов, вдовушек, медоуказчиков и у черноголовой южноамериканской утки (*Heteronetta atricapilla*). Гнездовой паразитизм часто используют в качестве модели для исследования и коэволюции в природе. Паразитирующий вид начинает использовать для подкладки своих яиц гнезда нового хозяина, нанося ему этим вред. Постепенно птицы-хозяева развивают способность распознавать чужие яйца и удалять их из гнезда. В ответ птицы-паразиты все лучше мимикрируют яйца хозяев, а хозяева все лучше их идентифицируют. Такой упрощенный сценарий не всегда подходит. Гнездовой паразитизм у разных видов отражает различные эволюционные

стадии, на которых находятся хозяева и паразиты, а также совершенно разные траектории коэволюции (Stevens, 2013).

До недавнего времени внимание исследователей в основном привлекала проблема, как виды-паразиты способны обмануть птиц-хозяев, подкладывая им в гнезда яйца, схожие по окраске и форме с их собственными, и как действуют птицы-хозяева.

Не менее интересно, как самки птиц-паразитов выбирают подходящее гнездо и как ведут себя рядом с ним.

Наименее изученным остается вопрос, как птенцы-подкидыши впоследствии распознают сородичей в период размножения (например, при поиске партнера) и при этом избегают научения от приемных родителей.

Уже в работах Промптова (Промптов, Лукина, 1940) и Пайна (Payne, 1977, 1998) говорилось, что не только на стадии яйца происходит обман приемных родителей. Птенцы птиц-паразитов способны мимикрировать пищевое поведение птенцов птиц-хозяев и копировать голоса их птенцов.

В данной статье мы остановимся на этих проблемах.

Выбор гнезда для подкладывания яиц

Одна из самых интригующих особенностей гнездового паразитизма — это коэволюция в окраске яиц вида-хозяина (т.е. вида-воспитателя) и паразита. Действительно, в интересах первых выявить подложенные яйца и удалить их, а в интересах вторых — свести такое поведение хозяев к минимуму. Наибольшего развития такая “гонка вооружений” достигла во взаимоотношениях кукушки с ее воспитателями. Предполагается, что обыкновенная кукушка является облигатным гнездовым паразитом уже в течение 6.3–8.4 млн. лет, поэтому времени для коэволюции видов-хозяев и этого гнездового паразита было достаточно (Abernathy, Peer, 2015).

Но есть виды птиц, которые вступили на путь паразитизма позже. Один из них — это буроголовый трупал (Molothrus ater), широко распространенный в Северной Америке. По имеющимся оценкам, он начал паразитировать около 2.8–3.8 млн. лет назад. Поэтому коэволюция этого трупала и его видов-хозяев зашла не так далеко, как у кукушек. Различия с кукушкой здесь проявляются в двух аспектах. С одной стороны, яйца трупала в целом меньше похожи на яйца видов-хозяев — эта адаптация паразита еще не достигла своего предела. С другой стороны, виды-хозяева пока не умеют хорошо определять яйца паразита и реже отвергают их — т.е. реже выбрасывают из гнезд подкинутые яйца. Но все же одни виды-хозяева выкидывают яйца трупала чаще, чем другие (Abernathy, Peer, 2015).

Последние исследования показали, что при опознавании птицей собственных (и, соответственно, при выявлении подложенных) яиц окраска в ультрафиолетовом спектре может играть не меньшую роль, чем в видимом. Конечно, это вовсе не значит, что птицы меньше используют видимую часть спектра: ведь не случайно яйца кукушек так похожи на яйца их хозяев (Abernathy, Peer, 2015).

Взаимодействие с птицами-хозяевами

До недавнего времени считалось, что переложив заботу о потомстве на птиц-хозяев, птицы-паразиты дальше не интересуются судьбой своего потомства. Однако последние работы показывают ошибочность такой точки зрения. Если для обыкновенной кукушки отмечается, что взрослые птицы постоянно держатся в том районе, где они отложили яйца, но не известно, зачем они это делают, то для других видов, таких как бурый трупал, было доказано, что взрослые птицы принимают участие в воспитании птенцов. Было показано (Louder et al., 2015), что в возрасте 20–25 дней птенцы трупала покидают гнездо хозяина вскоре после захода солнца и ночуют в местах, где

обычно держатся бурые трупалы, а на следующий день вновь возвращаются в свои приемные семьи. Автор считает, что экскурсии молодых птиц на поля, где в ночное время собираются взрослые трупалы, могут также дать им возможность пообщаться с их собственными видами и узнать правильное поведение.

В 1968 г. сотрудник Смитсоновского института исследования тропиков Смит (Smith, 1968) наблюдал в Панаме за большой воловией птицей (*Scaphidura oryzivora*) — гнездовым паразитом, который подкладывает свои яйца птицам семейства трупаловых, в том числе желтопоясничному черному кассику (*Cacicus cela*) и оропендоле (*Zarhynchus wagleri*). У разных самок *S. oryzivora* яйца выглядят по-разному, иногда они очень похожи на хозяйские, в других же случаях сильно отличаются от яиц птицы-хозяина. Такие яйца некоторые самки выкидывают из гнезда, а другие же никак на это не реагируют. Их поведение автор объяснял тем, что птенцы большой воловией птицы вылупляются первыми и уничтожают насекомых, ползающих в гнезде, в том числе личинок оводов *Philornis* sp., которые входят под кожу птенцов, что иногда приводит их к гибели. Птенцы *S. oryzivora* покрыты плотным пухом, и им эти личинки не страшны. Таким образом, большая воловья птица выступает в двух ипостасях: гнездового паразита и защитника птенцов птиц-хозяев. Интересно, что те птицы, которые выбраковывают яйца воловией птицы, устраивают гнезда рядом с лесными осами *Protopolybia* и *Stelopolybia* или пчелами *Trigona*. Эти насекомые охотятся на оводов и прекрасно защищают птенчиков.

Описывая этот случай, Нил Смит отметил, что взаимодействие гнездовых паразитов и хозяина не всегда таково, каким кажется на первый взгляд. Его работа приобрела широкую известность, даже вошла в учебники, однако вывод не получил подтверждения, и до сих пор птицы, откладывающие яйца в чужие гнезда, считались только паразитами.

Недавно к этому вопросу вернулись испанские исследователи под руководством В. Баглионе и Д. Канестрари из Университета Овьедо. Они обнаружили, что некоторые птицы действительно получают выгоды от чужих птенцов в своем гнезде (D. Canestrari et al., 2014). Объектом исследования стала хохлатая кукушка (*Clamator glandarius*), обитатель Юго-Западной и Южной Европы и Малой Азии. Она специализируется на гнездах врановых, в основном сороки (*Pica pica*) и черной вороны (*Corvus corone corone*). Сороки по мере сил борются с паразитами, а кукушки заметно снижают численность их потомства. Однако вороны от кукушек видимым образом не страдают, хотя более 67% вороньих гнезд заражены яйцами *C. glandarius*, и вороны их не выкидывают.

Получают ли вороны какое-то преимущество от присутствия кукушат в своем гнезде? Исследователи проанализировали данные, собранные в течение 16 лет наблюдений, и оценили влияние паразитов на репродуктивный успех ворон. Яйца во всех вороньих гнездах, независимо от того, заражены ли они, проклеиваются примерно с одинаковой вероятностью (0.77–0.73). Тогда был проведен эксперимент. Исследователи забирали кукушат из “родных” гнезд и перемещали в другие, изначально не зараженные. Таким образом, в эксперименте участвовало четыре группы гнезд: зараженные, незараженные, зараженные с изъятым кукушонком и незараженные, в которые подложили чужого птенца. Тут и проявилась связь между гнездовым паразитизмом и успехом кладки. Вероятность успеха в обычной зараженной (контрольной) кладке составляет около 0.7. Если удалить из нее кукушат (обычно их 1–2 в гнезде), вероятность успеха снизится до 0.3, а если подложить кукушкины яйца к незараженной вороней кладке, вероятность успеха возрастет вдвое, с 0.37 до 0.71. В контрольных экспериментах из кладок удаляли воронят, но эти действия не повлияли на их успешность.

Причина успеха заключается в зловонном секрете, который схваченный кукушонок выделяет из клоаки. Объем секрета значительный, около миллилитра, в его состав входят едкие и дурно пахнущие вещества: кислоты, индолы, фенолы. Они отпугивают хищников, посягающих на беззащитных птенцов, в том числе диких кошек (*Felis silvestris*), генетт (*Genetta genetta*), каменных куниц (*Martes foina*), ястребов-тетеревятников (*Accipiter gentilis*) и сарычей (*Buteo buteo*), воронов (*Corvus corax*) и соек (*Garrulus glandarius*).

Испанские ученые проверили действие пахучего секрета на трех главных группах хищников, угрожающих вороньим яйцам: одичавших кошкам, врановым и хищным птицам. Им предлагали куски курицы, смоченные водой или обработанные секретом кукушат. Кошки не отказывались от мокрой курицы, но лишь одна из десяти попробовала кусок, пропахший кукушонком. Птицы также избегают этого аромата.

Нападению хищников подвергается не меньше половины вороньих гнезд, поэтому кукушки приносят им существенную пользу. Степень их полезности зависит от численности хищников; таким образом, взаимоотношения хохлатой кукушки и черной вороны могут колебаться от паразитизма до комменсализма (взаимовыгодного сотрудничества). Впрочем, ущерб, который паразиты наносят хозяевам, не так уж и велик. Когда кукушка откладывает свои яйца, она никогда не портит яйца вороны. Кукушонок весит примерно в три раза меньше птенца вороны, так что выкормить его легче. Вес и состояние воронят, вырос-

ших вместе с кукушатами, не хуже, чем у птенцов, которые росли без паразитов (Canestrari et al., 2014).

Подкладывание яиц. Мимикрия окраски яиц

Буроголовый трупиял является единственным гнездовым паразитом, который широко распространен в Северной Америке. В последние годы численность трупияла увеличилась, а ареал стал значительно шире. Вид использует более 200 видов-хозяев, имея иногда чрезвычайно высокие показатели паразитизма. Хозяева трупиялов либо принимают, либо выкидывают яйца паразита. Причем способность к мимикрии яиц у трупияла не слишком развита. Птенцы трупияла обычно не выбрасывают птенцов птицы-хозяина из гнезда, но вместо этого активно сражаются с ними. У небольших по размеру видов-хозяев их птенцы часто умирают от голода, тогда как в гнездах более крупных видов все птенцы могут выжить. В отличие от обыкновенной кукушки, которая выкидывает яйца или птенцов хозяев, чтобы уменьшить конкуренцию, буроголовые трупиялы извлекают выгоду, сохраняя птенцов хозяина в гнезде, потому что это обеспечивает более высокий уровень активности приемных родителей. Крупный птенец птицы-паразита способен получать больше корма, чем птенец-хозяин.

Среди трупиялов есть и другие виды гнездовых паразитов. Крикливый трупиял (*Molothrus rufoaxillaris*) после подкладывания яиц в гнездо птицы хозяина в среднем 27 раз возвращается к гнезду и осматривает кладку, а одна птица возвращалась к одному и тому же гнезду 39 раз. Иначе себя ведет блестящий трупиял (*M. bonariensis*). Он не возвращается к гнездам, в которые подложил яйца. Все дело в том, что этот трупиял прокалывает яйца хозяев, а при повторном посещении может повредить и собственное яйцо (Hoover, Reetz, 2006).

Такое поведение птиц очень вредит другим видам: в Аргентине страдают шафранный кассик (*Xanthopsar flavus*), чья популяция частично уменьшилась из-за уничтожения яиц блестящим коровим трупиялом. В США подобное поведение буроголового трупияла серьезно угрожает двум видам птиц.

Трупиялы отличаются самыми жестокими тактиками среди всех подобных птиц. Они также практикуют то, что называют “мафиозным поведением”. Если птица-хозяин выбросила подкинутое яйцо, то коровий трупиял снова и снова будет разорять это гнездо (Feeney et al., 2013, 2014, 2015).

Поведение птенцов в гнезде

Еще до вылупления у птенцов птиц-паразитов проявляются адаптации, которые повышают их

конкурентоспособность. Быстрое эмбриональное развитие наблюдалось у многих паразитических видов, их инкубационные периоды короче, чем у хозяев (Payne, 2005). Одним из факторов, увеличивающих гибель птенцов-паразитов, является то, что скорлупа их яиц обладает повышенной твердостью (Payne, 2005). В работе Хонзы (Honza et al., 2001) было показано, что птенцам кукушки требуется больше времени и усилий, чтобы расколоть скорлупу яйца по сравнению с птенцами птиц-хозяева. Вскоре после вылупления паразитарные птенцы большинства видов кукушек и медоуказчиков устраняют конкуренцию с птенцами-хозяевами путем их выбрасывания или убийства (Davies, 2000; Payne, 2005). Напротив, птенцы других видов кукушек, трупялы и вдовушки обычно растут вместе с птенцами-хозяевами. Имеются убедительные доказательства того, что благодаря своим крупным размерам и более высокой активности, птенцы птиц-паразитов вызывают у приемных родителей стимул предпочтительной отдачи корма именно им (Redondo, 1993; Dearborn, 1998). Но почему же эти виды не умерщвляют птенцов-хозяев? Птенцы птиц-паразитов обладают рядом приспособлений, чтобы получить как можно больше пищи. Они, как правило, используют чрезвычайно громкие позывы и заметные демонстрации (включая яркие цвета ротовой полости). Вокализации птенца часто напоминают звуки выпрашивания пищи, издаваемые не одним, а целым выводком птенцов хозяина. Это, вероятно, не истинная мимикрия, но такое поведение может рассматриваться как “сверхстимул”, который особенно эффективно вынуждает хозяев приносить больше пищи. Эксперименты с воспроизведением громких позывов показывают, что они важны для увеличения частоты посещения гнезда приемным родителем.

Было показано, что именно крупный размер птенца-кукушки является стимулом для проявления адекватного ухода со стороны приемных родителей. Вместе с этим важной чертой кукушонка является его необычная вокализация, которая имитирует позывы выпрашивания пищи птенцов-хозяев.

Птенцы трупяла обычно не выбрасывают птенцов птицы-хозяина из гнезда, но вместо этого сражаются с ними. У небольших по размеру видов хозяев менее активные птенцы часто умирают от голода, так как родители не способны прокормить весь выводок. В гнездах более крупных видов все птенцы могут выжить. В отличие от обыкновенной кукушки, которая убивает птенцов хозяев, чтобы уменьшить конкуренцию, бурые трупялы, извлекают выгоду, сохраняя птенцов хозяина в гнезде, потому что это обеспечивает высокий уровень активности родителей родителей. Более крупный птенец птицы паразита спо-

собен получать больше корма, чем птенец-хозяин (Stevens, 2013).

На примере буроголового трупяла Килнером (Kilner et al., 2004) было показано, что птенцы, выращиваемые вместе с птенцами-хозяевами, росли быстрее птенцов, выращиваемых в одиночестве. А как же птенцы птиц-паразитов, уничтожающие других птенцов, могут получить достаточную родительскую заботу? Было показано, что птенцы обыкновенной кукушки имеют очень быстрые позывы выпрашивания пищи, которые имитируют крики сразу нескольких птенцов птицы-хозяина. Такой акустический сверхстимул может компенсировать визуальный стимул одного раскрытого клюва, и птенец получает достаточное количество пищи (Davies et al., 1998; Kilner et al., 1999). Аналогичные наблюдения были выполнены для птенцов медоуказчиков (Fry, 1974). Последние данные свидетельствуют о том, что различия в сигналах выпрашивания пищи и особенно ответ на крики тревоги приемных родителей может быть следствием обособления рас обыкновенной кукушки (Butchart et al., 2003; Davies et al., 2006), следовательно, тонкая настройка связи хозяина и паразита может быть еще более сложной, чем это представлялось раньше. Интересно, что, несмотря на тонкие корректировки попрошайничества, зрительная мимикрия птенцов птиц-паразитов практически отсутствует, за исключением крикливого трупяла и вдовушек (Davies, 2000; Payne, 2005).

Многие африканские вдовушки (*Vidua*) демонстрируют близкое сходство с узорами и яркими пятнами рта их хозяев. Как и в предыдущем случае, это, вероятно, не точная мимикрия, а скорее конвергенция между выпрашивающими сигналами птиц-хозяев и гнездовых паразитов при создании высокоэффективных стимулов для приемных родителей приносить больше корма. У вдовушек разнообразные и красочные отметины рта, характерные для хозяев, очень точно имитируются птенцом-паразитом. Такая специфика маркировки рта носителем может быть объяснена только через последующую коэволюцию системы паразит-хозяин (Payne et al., 2000; Sorenson, Payne, 2002).

Птенцы ширококрылой кукушки (*Hierococcyx fugax*) показывают яркие желтые пятна на нижней стороне крыльев, когда родители-хозяева кормят их. Считается, что такие пятна имитируют наличие дополнительного числа птенцов, побуждая родителей приносить больше пищи. Эти пятна также очень заметны в ультрафиолетовой части спектра (Tanaka, Ueda, 2005).

Птенцы птиц-паразитов способны мимикрировать пищевое поведение птенцов птиц-хозяев и копировать голоса их птенцов. Птенцы рыжехвостой кукушки (*Chalcites basalis*) могут изменять

свои позывы в зависимости от того, в чье гнездо они попадают. Эта кукушка паразитирует на двух видах птиц: прекрасном расписном малюре (*Malurus cyaneus*), птенцы которого издают нечто похожее на короткое “чип-чип”, и на шипоклювках (*Acanthiza*), издающих совсем другой, протяжный и скрежещущий, звук. По мнению доктора Лэнгмор (Langmore et al., 2008), подстройка диапазона частот заложена в кукушках на генетическом уровне. Когда они понимают, что им не достается корм, они начинают пробовать другие варианты. Кукушата довольно быстро могут настроиться на нужную волну, хотя никогда не слышали “детей” той птицы, в гнездо которой их подкинули.

Многие африканские вдовушки *Vidua* демонстрируют близкое сходство с образцовыми узорами и яркими пятнами рта их хозяев. Как и в предыдущем случае, это, вероятно, не точная мимикрия, а скорее конвергенция между выпрашивающими сигналами птиц-хозяев и гнездовых паразитов при создании высокоэффективных стимулов для приемных родителей приносить больше корма.

В последние годы появились работы, которые показывают, что птенцы обыкновенной кукушки (*Cuculis canorus*) реагируют на сигналы тревоги приемных родителей при появлении у гнезда опасности. Птенцы в таком случае перестают издавать сигналы выпрашивания пищи, затаиваются. Однако если пересадить птенцов кукушки в гнездо другого вида (например, зарянки), птенцы никак не реагируют на его тревожные позывы. Остается неясно, как передается способность воспринимать сигналы вида-воспитателя: через гены или в результате обучения.

Когда яйцо птицы (не паразита) подкладывали в чужое гнездо, вылупившийся птенец перенимал поведенческие привычки и песни вида-воспитателя (Нумеров, 2003). В будущем у таких птиц возникали проблемы с поиском пары. У птиц-облигатных паразитов таких проблем не возникает, они сохраняют свои видовые особенности. Был исследован мозг буроголовых трупялов, которые являются строгими гнездовыми паразитами (Lynch et al., 2017). По одной из гипотез, опознание сородичей в таких случаях обеспечивает специфический “пароль” — своеобразное врожденное щебетание, не требующее научения. При этом за восприятие такого щебетания должны отвечать определенные участки слуховой зоны переднего мозга. В ходе работы авторы давали взрослым и молодым трупялам слушать “паразитарный” щебет, после чего оценивали индукцию гена ZENK как маркера активации разных зон мозга. Результаты показали, что у взрослых особей звуки активировали две области слуховой зоны и у птенцов — только одну. Причем в последнем случае активация происходила только в ответ на

“родной” щебет при условии, что птенец слышал его ранее. Таким образом, авторы раскрыли нейробиологический “шифр” паразитов, позволяющий им распознавать сородичей и защищаться от неверного научения. Такое игнорирование чужих сигналов птенцами приводит к тому, что трупялы учатся петь во взрослом возрасте, тогда как обычные птицы перенимают песни родителей, еще будучи птенцами.

Но для обыкновенной кукушки пока не показано, что птенцы подстраивают свои позывы под голос птенцов птицы-хозяина (Petruskova et al., 2017). Правда, исследовали голоса птенцов кукушек в гнездах тростниковой (*Acrocephalus scirpaceus*) и дроздовидной (*A. arundinaceus*) камышевок, сигналы птенцов которых очень похожи.

Стратегия приемных родителей

Удивительно что, хотя обычно птенцы кукушки совсем не похожи на птенцов-хозяев, они, вероятно, не отвергаются. Было высказано предположение, что если хозяева вырастили птенца-паразита в своей первой попытке размножения, они научились распознавать (заимпринтировали) птенца кукушки как своего собственного. В следующем они отвергли бы всех своих птенцов. Считалось, что эта элегантная идея применима ко всем гнездовым паразитам. Однако у некоторых австралийских видов-хозяев кукушек отторжение птенцов происходит. Так, почему эти системы различаются и действительно ли здесь мы сталкиваемся с феноменом импринтинга, пока неясно (Lotem, 1993).

Некоторые австралийские птицы-хозяева отвергают и выбрасывают чужих птенцов из гнезда. У некоторых видов это привело к замечательной мимикрии птенцами кукушки птенцов хозяина. Однако обитающие в Австралии прекрасные расписные малюры используют оригинальный способ для отличия своих птенцов от птенцов краснохвостой бронзовой кукушки. Птенец малюра знает особую песню, которую самка пела ему в течение пяти суток перед самым вулуплением. Такая песня уникальна для каждой самки и обладает исключительными частотными характеристиками и длительностью. А поскольку оказавшиеся в гнезде приемных родителей кукушата вулупляются на три дня раньше птенцов малюров, то они не успевают запомнить всю песню. Когда же наступает время кормежки, птенец должен повторить выученную песню, тем самым попросив родителей покормить его. Но кукушонок не может этого сделать и поэтому не получает пищи. Поняв, что в гнезде осталась только птенец кукушки (ведь кукушонок выбрасывает из гнезда все имеющиеся там яйца и всех птенцов), малюры отправляются строить другое гнездо (Lotem 1993).

Интересно, что песню малюров не в состоянии имитировать лишь птенцы краснохвостой бронзовой кукушки. Но некоторые другие виды кукушек, как показали эксперименты, могут это сделать. Они начинают исполнять разные песни и довольно часто “подбирают” подходящую.

Таким образом, этот “звуковой пароль” пусть и не помогает птицам сохранить своих птенцов, зато позволяет сберечь силы и время для следующей попытки вырастить потомство. Возможно, это поможет выяснить, почему некоторые австралийские птицы заменили защиту на стадии яйца в пользу защиты, которая действует позже во время развития потомства. Несомненно, еще многое предстоит выяснить, в частности, почему эти способы настолько отличаются от стратегии обыкновенной кукушки?

Появившиеся новые данные по взаимоотношению птиц-гнездовых паразитов с их хозяевами тем не менее не позволяют выдвинуть обоснованную гипотезу о происхождении облигатного гнездового паразитизма. Понятно, что в разных систематических группах использование птиц-хозяев строится по-разному. У наиболее приспособленных и древних гнездовых паразитов (таких как обыкновенная и глухая кукушки) наибольшее значение имеет мимикрия окраски яиц и уничтожение всей кладки и птенцов. Возможно, это связано с тем, что эти виды кладут свои яйца в гнезда мелких певчих птиц, которые не способны выкормить большое количество птенцов. Птенцы этих кукушек не подражают голосам птенцов, но зато выучивают тревожные сигналы выкормивших их видов.

Напротив, у австралийских воробьинообразных на первое место выступает защита кладки, которая действует позднее во время развития потомства: появление своеобразного “пароля”, которому самки обучают своих птенцов на стадии яйца. С другой стороны, австралийские кукушки, использующие всего два вида хозяина, имеют генетически закрепленную способность менять пищевые сигналы в зависимости от того, в чьем гнезде развивается птенец. Понятно, что такой способ невозможно применить для обыкновенной кукушки, которая подкладывает яйца в гнезда более чем 200 видов.

Слабо изученными остаются действие и развитие мафиозного поведения у птиц-паразитов Старого и Нового Света. Также требуют дальнейшего изучения симбиотические отношения птиц-паразитов и их хозяев.

Остается неясным, как возник гнездовой паразитизм, на каких стадиях онтогенеза формируется акустический репертуар этих птиц, как они отличают половых партнеров своего вида.

Несомненно, что еще многое предстоит выяснить для полного понимания гнездового паразитизма.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Нумеров А.Д., 2003. Межвидовой и внутривидовой гнездовой паразитизм у птиц // Воронеж: Изд. ФГУП ИПФ Воронеж. 515 с.
- Промитов А.П., Лукина Е.В., 1940. О биологических взаимоотношениях кукушки и некоторых видов птиц, ее воспитателей // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Новая серия. Отдел биологический. Т. 49. Вып. 5–6. С. 82–96.
- Abernathy V.E.B., Peer D., 2015. Mechanisms of egg recognition in Brown-headed Cowbird hosts: the role of ultraviolet reflectance // *Animal Behaviour*. V. 109. P. 73–79.
- Butchart S.H.M., Kilner R.M., Fuisz T., Davies N.B., 2003. Differences in the nestling begging calls of hosts and host-races of the common cuckoo, *Cuculus canorus* // *Animal Behavior*. V. 65. P. 345–354.
- Canestrari D., Bolopo D., Turlings T.C., Röder G., Marcos J.M., Baglione V., 2014. From parasitism to mutualism: unexpected interactions between a cuckoo and its host // *Science*. V. 343. № 177. P. 1350–1352.
- Davies N.B., 2000. Cuckoos, cowbirds and other cheats. London, UK: T. and A. D. Poysse. 450 p.
- Davies N.B., Kilner R., Noble D.G., 1998. Nestling cuckoos, *Cuculus canorus*, exploit hosts with begging calls that mimic a brood // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. V. 265. P. 673–678.
- Davies N.B., Madden J.R., Butchart S.H.M., Rutila J., 2006. A host race of the cuckoo *Cuculus canorus* with nestlings attuned to the parental alarm calls of the host species // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. V. 273. P. 693–699.
- Dearborn D.C., 1998. Begging behaviour and food acquisition by brown-headed cowbird nestlings // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. V. 43. P. 259–270.
- Feeney W.E., Medina I., Somveille M., Heinsohn R., Hall M.L., Mulder R.A., Stein J.A., Kilner R.M., Langmore N.E., 2013. Brood parasitism and the evolution of cooperative breeding in birds // *Science*. V. 342. P. 1506–1508.
- Feeney W.E., Troschianko J., Langmore N.E., Spottiswoode C.N., 2015. Evidence for aggressive mimicry in an adult brood parasitic bird, and generalized defences in its host // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. V. 282. № 20150795. P. 1–9.
- Feeney W.E., Welbergen J.A., Langmore N.E., 2014. Advances in the study of coevolution between avian brood parasites and their hosts // *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. V. 45. P. 227–246.
- Fry C.H., 1974. Vocal mimesis in greater honey-guides // *Bulletin of the British Ornithologists' Club*. V. 94. P. 58–59.
- Honza M., Picman J., Grim T., Novak V., Capek M. Jr., Mrlik V., 2001. How to hatch from an egg of great structural strength. A case study of the common cuckoo // *Avian Biology*. V. 2. P. 249–255.
- Hoover J.P., Reetz M.J., 2006/ Brood parasitism increases provisioning rate, and reduces offspring recruitment

- and adult return rates, in a cowbird host // *Oecologia*. V. 49. № 1. P. 165–173.
- Kilner R.M., Madden J.R., Hauber M.E., 2004. Brood parasitic cowbird nestlings use host young to procure resource // *Science*. V. 305. P. 77–79.
- Kilner R.M., Noble D.G., Davies N.B., 1999. Signals of need in parent-offspring communication and their exploitation by the common cuckoo // *Nature*. V. 397. P. 667–672.
- Langmore N.E., Maurer G., Adcock G.J., Kilner R.M., 2008. Socially acquired host-specific mimicry and the evolution of host races in Horsfield's bronze-cuckoo *Chalcites basalis* // *Evolution*. V.62. P. 1689–1699.
- Lynch K.S., Gaglio A., Tyler E., Coculo J, Louder M.I.M., Hauber M.E., 2017. A neural basis for password-based species recognition in an avian brood parasite // *Experimental Biology*. № 7. P. 2345–2353.
- Lotem A., 1993. Learning to recognize nestlings is maladaptive for cuckoo *Cuculus canorus* hosts // *Nature*. № 362. P. 743–745
- Louder M.I.M. Ward M.P. Schelsky W.M. Hauber M.E. Hoover J. P., 2015. Out on their own: a test of adult-assisted dispersal in fledgling brood parasites reveals solitary departures from hosts // *Animal Behaviour*. V. 110. P. 29–37.
- Payne R.B., 1977. The ecology of brood parasitism in birds // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. P. 1–28.
- Payne R.B., 1998. Brood Parasitism in Birds: Strangers in the Nest Why do birds rear young that are not their own? // *Bioscience*. V.48. № 5. P. 377–385.
- Payne R.B., 2005. *The Cuckoos*. Oxford. Oxford University Press. 340 p.
- Payne R.B., Payne L.L., Woods J.L., Sorenson M.D., 2000. Imprinting and the origin of parasite-host species associations in brood-parasitic indigobirds, *Vidua chalybeata* // *Animal Behaviour*. V. 59. № 1. P. 69–81.
- Petrusková T., Žabková K., Honza M., Požygajová M., Procházka P., 2017. Tuned for provider? Do cuckoo nestlings adjust their begging characteristics to the host species? XXVI International Bioacoustics Congress, Haridwar, India . Abstracts. P. 41.
- Redondo T., 1993. Exploitation of host mechanisms for parental care by avian brood parasites // *Etología*. № 3. P. 235–297.
- Smith N., 1968. The Advantage of being Parasitized // *Nature*. V. 219. P. 690–694.
- Sorenson M.D.I., Payne R.B., 2002. Molecular genetic perspectives on avian brood parasitism // *Integrative And Comparative Biology*. V. 42. № 2. P. 388–400.
- Stevens M. 2013. Brood parasitism in birds // *Currant Biology*. V. 23. N.20. P. 909–913
- Stoddard M.C., Hauber M.E., 2017. Colour, vision and co-evolution in avian brood parasitism // *Philosophical Transactions of The Royal Society B Biological Sciences*. V. 372. № 1724. P. 2–10.
- Tanaka K.D., Ueda K., 2005. Horsfield's Hawk-Cuckoo Nestlings Simulate Multiple Gapes for Begging // *Science*. V. 308. № 5722. P. 653.

BROOD PARASITISM STRATEGY: NEWS IN THE OLD PROBLEM

I. R. Beme*

Biology Faculty, Lomonosov Moscow State University, Moscow 119234, Russia

**e-mail: irbeme@mail.ru*

Brood parasitism in birds is a specific reproductive behavior, in which the female introduces its fertilized eggs into other people's nests, neither incubating the clutch nor feeding the chicks. Nest parasitism seems to have arisen independently in eight groups of birds. This way of reproduction is presently known to occur in 84 species belonging to five families and four orders. Nesting parasitism is believed to have evolved seven times independently during the evolution of birds. Three times it could have arisen in the evolution of cuckoos and one each amongst the corpses, widows, medoukazchikov and black-headed South American duck. Nesting parasitism is often used as a model for research and for co-evolution in nature. Until recently, the attention of researchers was mainly attracted by the questions of how parasitic species are able to deceive the host birds, putting their eggs similar in color and shape to host ones into host nests, and of how the host birds operate. However, cheating the adoptive parents takes place not only at the egg stage. Nestlings of parasitic birds are capable of mimicking the eating behavior of the host birds and copying the voices of their chicks. The least studied question is how the foundling chicks subsequently recognize relatives in the search for a sex partner and avoid learning from adoptive parents.

Keywords: brood parasitism, cuckoos, cowbirds, egg mimicry, chick mimicry