

На правах рукописи

Трунов Виталий Леонидович

ЭКОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА
БОРОДАСТИКОВ (CAPITONIDAE: PICIFORMES, AVES)
РАВНИННЫХ ЛЕСОВ ЮЖНОГО ВЬЕТНАМА

Специальность 03.02.04 – зоология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва 2012

Работа выполнена в Российско-Вьетнамском Тропическом научно-исследовательском и технологическом центре при Тропическом отделении Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН.

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор Л.П. Корзун

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор В.А. Остапенко
зав. кафедрой зоологии, экологии и охраны природы
МВА им. К.И. Скрябина

доктор биологических наук Е.Г. Потапова
ст.н.с. лаб. экологии и функциональной морфологии
высших позвоночных ИПЭЭ им. Северцова РАН

Ведущая организация:

Московский педагогический государственный университет

Защита диссертации состоится 21 февраля 2012 г. в 14:00 на заседании
Диссертационного совета Д 002.213.01 в Институте проблем экологии и эволюции
им. А.Н. Северцова РАН по адресу: 119071, Москва, Ленинский проспект, д 33,
конференц-зал (e-mail: zashita@sevin.ru, www.sevin.ru).

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института проблем экологии и
эволюции им. А.Н. Северцова РАН по адресу: 119071, Москва, Ленинский проспект, д. 33.

Автореферат разослан «20» января 2012 г.

Ученый секретарь

диссертационного совета

кандидат биологических наук

Е.А. Кацман

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Тропические леса приэкваториальных областей как одна из самых древних растительных формаций с богатейшей эволюционной историей являются центрами происхождения и радиации большинства современных групп птиц. В связи с этим всестороннее изучение населяющей их авифауны важно для понимания путей формирования современного многообразия птиц, а также, на более общем уровне, механизмов адаптивной эволюции позвоночных в целом и организации сложных многоуровневых экологических систем. Однако многие группы тропических птиц на сегодняшний день изучены крайне недостаточно из-за сложности ведения научных исследований в условиях тропиков, а также стремительного исчезновения первичных лесов и ассоциированной с ними фауны, особенно в густонаселенных странах Юго-Восточной Азии, к которым относится и Вьетнам. Сказанное в полной мере относится к бородастикам (Capitonidae, Piciformes): экология и морфология азиатской ветви этого семейства дятлообразных, особенно лесных видов, изучена очень фрагментарно. В то же время по ряду особенностей строения и сочетанию экологических специализаций бородастики представляют собой уникальную группу птиц, которая может служить хорошим модельным объектом для изучения морфофункциональных адаптаций к обработке корма и долблению, а также роли фруктоядных птиц в функционировании сообществ тропических лесов. Особенно важной составляющей орнитологических исследований в тропиках является разработка и применение комплексных методологических подходов, которые позволяют получить более полное представление об эколого-морфологических особенностях тех или иных птиц, а также сравнимые данные по разным видам.

Цель и задачи исследования. Целью своей работы мы ставили изучение трофической специализации нескольких синтопических лесных видов бородастиков рода *Megalaima* (преимущественно *M. australis*, *M. faistricta*, *M. lineata*), особенностей их репродуктивной экологии и потенциальной роли этих птиц в сообществе первичного равнинного высокоствольного леса, а также морфологических адаптаций, лежащих в основе выявленных специализаций.

Для достижения этой цели мы поставили перед собой следующие задачи:

- установить состав рациона изучаемых видов и его сезонные изменения;
- выявить особенности кормодобывательного поведения каждого вида и характер манипуляций с кормом;
- подробно описать гнездостроительную деятельность бородастиков;
- установить состав рациона птенцов на разных стадиях выкармливания и выявить особенности поведения родителей в гнездовой период;

- оценить влияние пищеварительного тракта бородастиков на всхожесть семян их кормовых растений;
- изучить строение челюстного аппарата у максимально доступного числа видов бородастиков, обитающих в южной части Вьетнама (*Megalaima annamensis*, *M. australis*, *M. faiostricta*, *M. haemacephala*, *M. lagrandieri*, *M. lineata*, п/сем. Megalaimatinae), и провести его сравнение с представителем другой группы бородастиков (*Lybius guifsobalito*, п/сем. Lybiinae), для выявления возможных морфологических особенностей представителей рода *Megalaima*;
- выявить морфологические адаптации ротового аппарата изучаемых видов, обеспечивающие сбор и обработку предпочитаемых видов корма, а также обработку твердого субстрата при строительстве гнезда.

Научная новизна. Реализация поставленных научных задач позволила впервые получить подробные сведения по трофической и репродуктивной экологии наиболее распространенных видов бородастиков, обитающих в лесах южного Вьетнама (*M. australis*, *M. faiostricta*, *M. lineata*). Для каждого из этих видов впервые описаны основные пищевые предпочтения и сезонные изменения в кормовой базе, различия в способах обработки растительного и добычи животного корма, режим фуражировки. Впервые описан полный цикл строительства гнезда у *M. australis*, для всех изучаемых видов впервые получены данные о составе корма птенцов. Впервые экспериментально показано, что прохождение семян фикусов через пищеварительный тракт бородастиков не препятствует их всхожести. Впервые проведен подробный морфофункциональный анализ челюстного аппарата бородастиков; выявлена специфичность строения челюстного сустава этих птиц, а также показано, что строение ротового аппарата бородастиков представляет собой комплекс адаптаций, отражающих специализацию к фруктоядности и обработке твердого субстрата при строительстве гнезда.

Теоретическое и практическое значение. Полученные результаты имеют значение для понимания роли фруктоядных птиц-дуплогнездников в функционировании тропических лесных сообществ, роли морфологических адаптаций челюстного и подъязычного аппаратов в обеспечении трофических и репродуктивных специализаций, а также эволюции дятлообразных. Данные диссертации могут быть использованы при подготовке лекционных курсов и пособий по сравнительной анатомии, экологии и зоологии позвоночных, а также при разработке природоохранных мер.

Апробация работы. Основные результаты проведенных исследований представлены на Международном симпозиуме по биоразнообразию и систематике в тропических экосистемах (Бонн, Германия, 1994 г.), на 3-й Национальной научной конференции по экологии и биологическим ресурсам Вьетнама (Ханой, 2009) и на расширенном заседании Ученого

совета ИПЭЭ РАН им. А.Н. Северцова, посвященном деятельности Тропического центра (Москва, 2010 г.).

Публикации. По теме работы опубликованы 9 работ, из них 1 в журнале, рекомендованном ВАК; 2 статьи находятся в печати.

Структура и объем работы. Диссертация общим объемом 182 страницы состоит из введения, восьми глав, заключения, выводов, списка цитированной литературы, включающего 258 источников, из них 32 на русском и 226 на иностранных языках. Иллюстративный материал включает 31 рисунок и 11 таблиц.

Благодарности. Я выражаю глубокую благодарность моему научному руководителю, профессору Леониду Петровичу Корзуну, а также моему наставнику в овладении методами морфологических исследований профессору Феликсу Яновичу Дзержинскому. Ценными советами и доброжелательным вниманием к моей работе меня очень поддерживал профессор Борис Дмитриевич Васильев. Я благодарю руководство Российско-Вьетнамского Тропического центра – академика Дмитрия Сергеевича Павлова и профессора Вячеслава Владимировича Рожнова, а также В.С. Румака и В.В. Сунцова, за поддержку и предоставленную возможность проводить исследования во Вьетнаме. Я благодарен генеральному директору Тропцентра Андрею Николаевичу Кузнецову за помощь в работе и определении тропических растений, моим коллегам – товарищам по экспедиционной работе: С.П. Кузнецовой, Н.В. Беляевой, Д.В. Серову, Д.Н. Тархнишвили, Фам Лыонгу, Ву Суан Хою, Нгуйен Ван Тхиню; отдельное спасибо Нгуйен Ван Хиену за огромную помощь в проведении полевых наблюдений и организацию экспедиционного быта в лесу Ма Да. Я очень признателен молодому поколению орнитологов Тропического центра – И.В. Палько и С.С. Гоголевой, за помощь и энтузиазм в научной работе. За удовольствие от совместной полевой работы, а также ценные советы и критические замечания при подготовке рукописи я очень благодарен Михаилу Владимировичу Калякину. Огромная признательность моей жене, Анне Васильевой, за отзывчивость, огромную помощь и безграничное терпение.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Введение

Изучение экологии тропических птиц – сложная и многогранная проблема, имеющая принципиальное значение для развития экологии и зоологии в целом, а также для понимания путей и механизмов эволюции рецентных видов и сообществ. В частности, одним из важных вопросов является формирование разнообразных специализаций, которые позволяли бы отдельным видам избегать негативных влияний межвидовой конкуренции и в полной мере осваивать доступные ресурсы, необходимые

для их жизнедеятельности. Поскольку тропики отличаются наибольшим видовым богатством и разнообразием экологических ниш, именно в тропических сообществах наиболее продуктивно изучение разнообразных специализаций птиц. Важнейшими из них, безусловно, являются те, которые связаны с ключевыми функциями живых организмов – питанием и размножением. Изучение трофических и репродуктивных адаптаций образует один из основных разделов зоологии в целом и орнитологии в частности.

Отдельной, чрезвычайно актуальной проблемой, занимающей важное место в изучении тропических экосистем, является трофология фруктоядных птиц. Она имеет два существенных аспекта: с одной стороны, это морфологические, поведенческие и физиологические адаптации птиц, которые способны осваивать тип корма, обладающий рядом преимуществ и недостатков по сравнению с животным кормом, семенами и др. (например, Morton, 1973; Moermond, Denslow, 1985; Levey, del Rio, 2001; Shanahan et al., 2001; Корзун, 1986; Калякин, 2002), а с другой стороны – это роль фруктоядных птиц в расселении семян растений и их участие в возобновлении лесов (например, Corlett, 2002; Loiselle, Blake, 2002; Traveset et al., 2007; Reid, Armesto, 2011). Данное направление исследований является одним из наиболее актуальных в современной тропической экологии, так как оно важно, в том числе, и для разработки основ природоохранной деятельности.

С этой точки зрения бородастики (Capitonidae) являются необычайно перспективным объектом исследования. Эти птицы, принадлежащие к отряду дятлообразных (Piciformes), представляют собой хорошо обособленную группу, населяющую исключительно тропические и субтропические (в Африке) области Старого и Нового Света и тяготеющую к лесным биотопам. Большинство из них – по крайней мере частичные фруктояды, важную долю рациона которых составляют сочные плоды. Кроме того, они интересны тем, что многие из них гнездятся в дуплах, которые выдалбливают в древесине самостоятельно. Таким образом, бородастики вызывают большой интерес не только в силу своего своеобразия, но и как превосходная модель для изучения экологических специализаций видов и их значения для тропических сообществ.

В то же время, биология бородастиков Юго-Восточной Азии в целом и Вьетнама в особенности изучена очень слабо, а количественные данные отсутствуют практически полностью. Особенно тревожными эти пробелы выглядят в свете того, что площадь лесных массивов на территории Вьетнама стремительно сокращается в результате деятельности человека, и возможностей изучения тропических птиц в естественной среде обитания с каждым годом становится все меньше. Что же касается морфологии бородастиков и, в частности, строения их ротового аппарата, то эта тема изучена крайне фрагментарно.

В связи с этим мы сочли необходимым провести как можно более полное исследование ключевых аспектов экологии и морфологии нескольких видов бородастиков, обитающих на территории Вьетнама, с применением комплексного методологического подхода.

Глава 1. Обзор литературы

В главе приводится анализ имеющихся в научной литературе сведений по основным проблемам, близким к теме настоящего исследования: происхождение бородастиков и их место в системе птиц, особенности биологии бородастиков, феномен фруктоядности и его значение для функционирования тропических лесных экосистем, строение и функция ротового аппарата дятлообразных.

Глава 2. Материалы и методы

В качестве основных объектов исследования были выбраны 3 вида бородастиков рода *Megalaima* (синеухий бородастик *M. australis*, зеленоухий бородастик *M. faiostricta*, полосатый бородастик *M. lineata*), наиболее обычных в равнинных лесах южного Вьетнама; дополнительно собраны данные по двум более редким в этих лесах видам, красноголовому бородастику *M. haemacephala* и красногузому бородастику *M. lagrandieri*.

Полевые наблюдения проводили в основном на модельном участке равнинного высокоствольного диптерокарпового тропического леса площадью около 2 км² в лесу Ма Да (заповедник Донг Най), а также в примыкающем к нему национальном парке Кат Тьен (провинция Донг Най). Обе территории имеют равнинный рельеф (высота от 30 до 100 м над ур. м.) и расположены в зоне муссонного климата, с небольшими годовыми вариациями температур и двумя выраженными сезонами – сухим (приблизительно с декабря по апрель) и дождевым (с мая по ноябрь). Лес в районах работ сохранил небольшие участки первичных древостоев, перемежающихся участками рубок и вторичных сообществ. Структура древостоя отличается богатым составом пород и сложной ярусной структурой, включающей до 5 подъярусов.

Основные наблюдения выполнены в 1991, 1996–1997 и 2009–2010 годах в ходе регулярных ежемесячных экспедиций, в том числе на протяжении полного годового цикла с апреля 1996 по март 1997 гг.

Комплексный методологический подход включал в себя визуальные наблюдения за птицами в естественной среде обитания, экспериментальное изучение всхожести семян из помета вольтерных птиц и анатомическое исследование черепа и челюстной мускулатуры, а также подъязычного аппарата на фиксированных экземплярах.

Данные по питанию бородастиков собирали путем визуальных наблюдений во время маршрутных экскурсий и из засидок вблизи кормовых деревьев или в местах охоты птиц на насекомых. В ходе всех наблюдений фиксировали кормовые акты (КА), то есть факт поедания

птицей отдельного плода, насекомого или другого кормового объекта. Всего число зарегистрированных КА составило 776 для *Megalaima australis*, 877 для *M. faiostricta* и 80 для *M. lineata*.

Для оценки влияния пищеварительного тракта бородастиков на всхожесть семян фикусов молодую особь *M. lineata* содержали в вольере и кормили спелыми плодами фикуса. Затем две выборки семян (по 200 шт. из интактных спелых плодов и из помета птицы) высадили на гидропонную среду для оценки их всхожести; в каждой группе учитывали число проросших семян.

Поиск гнезд бородастиков осуществляли в ходе маршрутных экскурсий. Наблюдения за строящимися и жилыми гнездами, а также поведением родительских пар проводили из засидки с использованием бинокля и зрительной трубы с увеличением 30/60 крат, с подробной регистрацией и хронометражем всех поведенческих актов. Всего наблюдения проведены у 9 гнезд *M. australis*, 6 гнезд *M. faiostricta* и 4 гнезд *M. lineata*; наиболее полные данные, охватывающие разные стадии гнездового цикла, собраны для 5 гнезд *M. australis*, 3 гнезд *M. faiostricta* и 1 гнезда *M. lineata*.

Морфологию челюстного аппарата исследовали у 6 видов бородастиков рода *Megalaima* (*M. annamensis*, *M. australis*, *M. haemacephala*, *M. faiostricta*, *M. lineata*, *M. lagrandieri*). Экземпляры для анатомирования были добыты автором на территории Вьетнама. Дополнительно в качестве сравнительного образца в морфологическом анализе был использован экземпляр африканского бородастика черноклювой либии *Lybius guifsobalito* из научной коллекции Л.П. Корзуна. Всего в морфологическом анализе использованы 2 экземпляра *M. faiostricta* и по 1 экземпляру *M. australis*, *M. lineata*, *M. lagrandieri*, *M. haemacephala*, *M. annamensis*, *Lybius guifsobalito*. Препарирование голов птиц, фиксированных в 10% растворе формалина, проводили с использованием бинокля МБС-1 без использования контрастных красителей, последовательно зарисовывая стадии препарирования от более поверхностных слоев к более глубоким. При проведении функционального анализа челюстного аппарата использовали графические приемы, разработанные Ф.Я. Держинским (1972).

Глава 3. Состав рациона бородастиков, способы добычи и обработка корма

В главе приводятся результаты исследований питания 3 видов бородастиков (*M. australis*, *M. faiostricta*, *M. lineata*) на протяжении годового цикла.

В лесу Ма Да обнаружено более 20 видов деревьев и лиан, плоды которых достоверно входят в рацион бородастиков: в основном это представители семейств Moraceae, Sapindaceae, Myristicaceae, Arecaceae и др., имеющие относительно мелкие сочные плоды. Наиболее часто фуражировки бородастиков регистрировали на фикусах (*Ficus* spp.,

Moraceae). Плодоношение разных жизненных форм фикусов на модельном участке леса происходит в разные периоды года: крупные самостоятельные деревья I подъяруса массово плодоносят в основном в сухой сезон (с декабря по апрель), более мелкие полуэпифиты II–III подъярусов – в конце дождевого сезона, с сентября по ноябрь. Соответственно, в эти периоды плоды фикусов занимают устойчивый приоритет в питании бородастиков. В разгар дождевого сезона, когда урожаи фикусов очень скудны, бородастики переходят на питание плодами других деревьев, у которых отмечается плодоношение (Рис. 1).

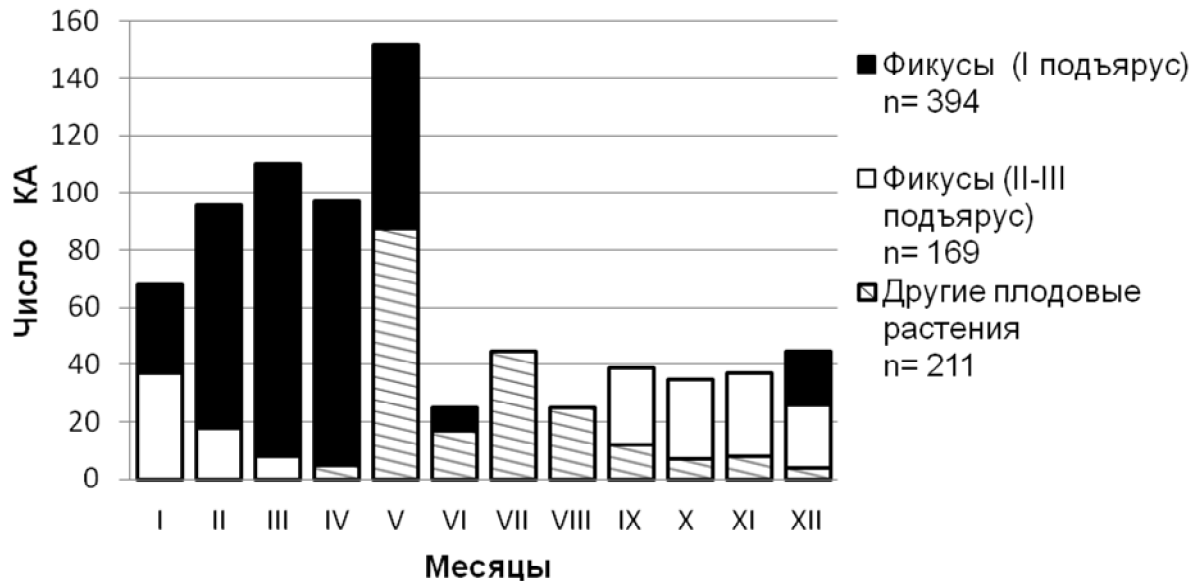


Рис. 1. Фуражировки *Megalaima faiostriкта*, зарегистрированные на различных кормовых растениях в течение года (1996–1997 гг.).

Наблюдения за кормящимися птицами показывают, что при поедании плодов они осуществляют их разнообразную обработку, включая разминание, фрагментацию и отжимание сока. Особенно сложной обработки требуют плоды некоторых сапиндовых (*Xerospermum microcarpum*, *Nephelium* sp.), которые являются важным кормовым объектом бородастиков в дождевой сезон. Для извлечения сочного ариллуса птица, не срывая плода с плодоножки, особым движением клюва взрезает оболочку по кругу и вырывает ее содержимое концом челюстей, затрачивая на обработку одного плода 4–6 секунд.

Животный корм составляет небольшую, но постоянную часть рациона бородастиков (Рис. 2). В его состав входят крупные насекомые (палочники, богомолы, крылатые формы термитов, перепончатокрылые, гусеницы бабочек) и пауки, а также, в редких случаях, мелкие позвоночные (у *M. lineata*). Основные способы охоты включают активный поиск добычи в кронах и схватывание насекомых в воздухе с присады. Для *M. lineata* и *M. faiostriкта* отмечено разорение гнезд общественных ос, селящихся в дуплах деревьев.

Результаты экспериментального изучения жизнеспособности семян фикусов, прошедших через пищеварительный тракт бородастиков (на примере *M. lineata*), показали, что их всхожесть незначительно отличается от всхожести семян из контрольной группы (интактных плодов) и составила 51% (против 60% в контроле).

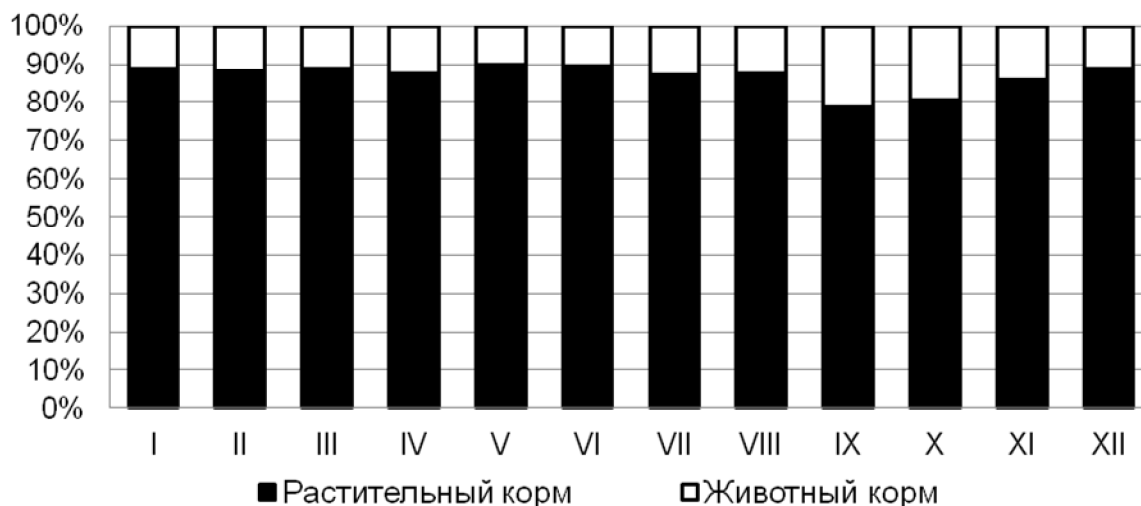


Рис. 2. Соотношение регистраций КА с растительным и животным кормом в течение года для *M. australis* (1996–1997, $n=776$).

Глава 4. Характеристика питания бородастиков в равнинных лесах южного Вьетнама

Данная глава содержит обсуждение результатов, приведенных в Главе 3.

Накопленные к настоящему времени сведения о питании бородастиков, населяющих тропики Старого и Нового Света, позволяют считать их обладателями смешанного типа питания с выраженным преобладанием фруктоядности (Remsen, Parker, 1984; Remsen et al., 1993; Степанян, 1995; Калякин и др., 1997; Mann, 1996; Short, Horne, 2001; Yahya, 2001), хотя подробные данные и тем более количественные исследования в этой области крайне немногочисленны. Некоторые опубликованные в научной литературе и наши собственные наблюдения позволяют прийти к более определенным выводам о пищевых предпочтениях и особенностях кормодобывания азиатских бородастиков рода *Megalaima*.

Многие авторы подчеркивают, что основу рациона бородастиков составляют плоды фикусов. Наши данные подтверждают, что благодаря очередности плодоношения фикусы разных жизненных форм являются главным пищевым ресурсом бородастиков на протяжении всего года, за исключением разгара сезона дождей (июль–август), когда эти птицы в значительной мере переходят на питание плодами других растений, главным образом сапиндовых, пальм и др. Изучение всхожести семян фикусов из помета бородастиков подтвердило, что эти птицы могут участвовать в дисперсии семян своих основных кормовых растений, что является одной из важных характеристик фруктоядных птиц.

Полевые наблюдения показывают, что бородастики глубоко адаптированы к манипуляции с плодами, что позволяет им питаться даже таким сложным в обработке кормом, как плоды *Xerospermum microcarpum*. Кроме бородастиков, плодами этого дерева активно питаются только гораздо более крупные птицы-носороги (*Anthracoceros albirostris* и *Buceros bicornis*), которые не вскрывают оболочку плодов, а давят их и заглатывают целиком; для остальных фруктоядных птиц этот корм недоступен.

Что касается животного корма, то большинство авторов, указывающих на его наличие в рационе бородастиков, подчеркивают его необходимость только в период выкармливания птенцов. Наши данные показывают, что животный корм присутствует в питании бородастиков круглогодично, причем, судя по количественным данным, полученным для *M. australis*, его относительная доля (по числу КА) достигает максимума не в период гнездования, а в конце дождевого сезона, когда эти птицы, как нам представляется, испытывают нехватку растительного корма.

Способы охоты и характер жертв – в основном крупные, легкие в добыче насекомые, – показывают, что бородастики не проявляют выраженной специализации к насекомоядности, и их «охотничье поведение» мало отличается от поискового поведения при сборе растительного корма. Отсутствие специальных адаптаций к насекомоядению позволяет рассматривать бородастиков как первично фруктоядных птиц, вынужденных иногда прибегать к охоте. Тем не менее, способность бородастиков к обработке твердого субстрата оказалась полезной для добывания таких специфических разновидностей животного корма, как общественные осы, селящиеся в дуплах. Это открывает птицам доступ к ценному пищевому ресурсу в периоды, когда недостаток энергетически насыщенной растительной пищи ощущается ими особенно остро.

Глава 5. Брачное поведение бородастиков, гнездование и выкармливание птенцов

Глава содержит результаты изучения различных аспектов репродуктивной биологии 3 видов бородастиков (*M. australis*, *M. faiostricta*, *M. lineata*) в исследуемых лесных районах; наиболее полные данные собраны по гнездованию *M. australis*.

Размножение бородастиков на изучаемой территории приходится на период с января по май (сухой сезон). Строительство дупла у *M. australis* занимает от 6 до 14 дней; инкубационный период составляет 13–14 дней; длительность периода выкармливания птенцов варьирует от 32 до 34 дней. Продолжительность инкубационного периода *M. faiostricta* составляет 14–15 дней, выкармливание выводка занимает 35–36 дней.

В выборе места для устройства гнезда, строительстве дупла, насиживании кладки, охране гнезда и выкармливании птенцов участвуют

оба родителя, хотя вклад каждого члена пары не всегда удавалось определить из-за отсутствия у бородастиков полового диморфизма.

Строительство дупла мы разделяли на четыре стадии: (I) выдалбливание воронки (пробивание прочной поверхности древесины), (II) обработка летка, (III) выборка гнездовой камеры и (IV) окончательная обработка дупла.

У *M. australis* основную работу – оформление летка и выборку большей части внутренней камеры (стадии I–III), – осуществляет самец, тогда как самка берет на себя дальнейшую работу по внутреннему обустройству дупла. Для *M. australis* отмечено, что участие самки в насиживании кладки значительно больше, чем вклад самца, который в период инкубации значительное время уделяет вокализации.

В выкармливании птенцов всех изучаемых видов и во всех случаях участвовали оба родителя. Рацион птенцов *M. australis* и *M. faiostricta* с первого дня включал растительный – плоды фикусов (Moraceae), и животный корм (членистоногие) (Рис. 3). В первые 3–5 дней выкармливания родители приносят мелких насекомых, держа их в кончике клюва, или сильно размятые ягоды; подросшим птенцам скармливают по 2–3 целых ягоды за один прилет. Родители носят корм в гнездо в течение всего дня, но нерегулярно; периоды интенсивного кормления (каждые 5–6 минут) чередуются с перерывами, которые могут достигать 20–25 минут и более.

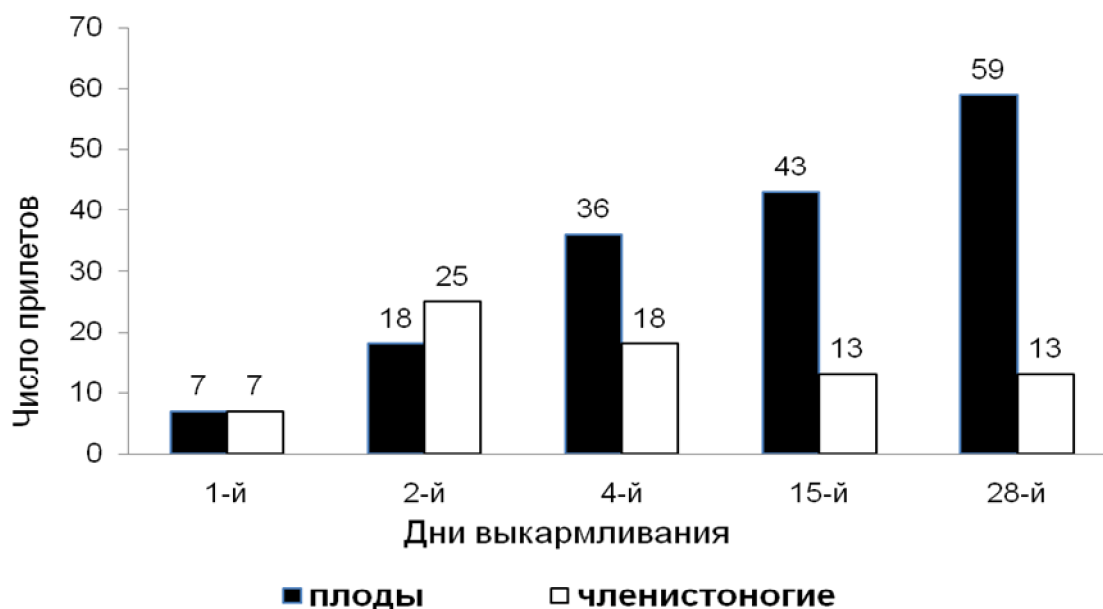


Рис. 3. Прилеты родителей с растительным и животным кормом на различных стадиях выкармливания (*M. faiostricta*).

В 1996 г. на модельном участке леса Ма Да наблюдался случай внеурочного гнездования бородастика *M. australis* в июле–августе, в разгар сезона дождей. Три пары одновременно строили гнезда на небольшом

расстоянии друг от друга, все вблизи крупного фикуса I подъяруса, который дал большой урожай плодов в нетипичное время года. После того, как урожай начал иссыхать и затем был уничтожен мощным циклоном, все гнезда были брошены, кладки в них не появились.

Глава 6. Особенности гнездовой биологии бородастиков в равнинных лесах южного Вьетнама

Глава содержит обсуждение результатов, приведенных в главе 5.

Выявленные нами особенности репродуктивной биологии трех видов бородастиков показывают, что им присущи основные черты брачного поведения, гнездостроительной деятельности и заботы о потомстве, характерные и для других изученных в этом отношении видов азиатских бородастиков.

В частности, наши данные подтверждают, что изучаемые виды строят дупла от начала до конца самостоятельно (каждый репродуктивный сезон новые). При этом более мелкие бородастики (*M. australis*) выбирают для строительства ветки меньшего диаметра, чем крупные (*M. faiostricta*, *M. lineata*); предположительно, это повышает безопасность гнезда, ограничивая число гнездовых конкурентов и доступность его для хищников.

Важнейшим этапом репродуктивного цикла птиц является период выкармливания птенцов, причем у фруктоядных птиц он заслуживает особого внимания. Мякоть плодов обладает значительно более низкой энергетической ценностью, чем семена или животный корм (насекомые), а кроме того, этот вид пищи обычно беден протеинами; если первое ограничение можно преодолеть благодаря обилию корма в сезон плодоношения кормовых растений, то дефицит белка считается главным лимитирующим фактором в питании фруктоядных птиц (Morton, 1973; Bosque, Pacheco, 2000; Levey, del Rio, 2001). Содержание белка в пище существенно влияет на скорость роста и развития птенцов, особенно на ранних стадиях выкармливания (Morton, 1973). Многие тропические фруктоядные птицы оптимизируют развитие птенцов, увеличивая долю животной компоненты в их корме. В частности, неотропические бородастики со смешанным питанием из рода *Eubucco* кормят птенцов исключительно насекомыми, хотя бы на некоторых этапах развития (Worth, 1938), а строго фруктоядные виды тукановых бородастиков (*Semnornis* spp.) начинают выкармливание с насекомых, а затем постепенно вводят в рацион птенцов сочные плоды (Skutch, 1944). То же самое показано и для туканов – группы специализированных фруктоядных птиц, филогенетически близкой к американским бородастикам: арасари (*Pteroglossus* spp.) также приносят в гнездо сначала только насекомых, а доля плодов в корме возрастает к концу периода выкармливания (Skutch, 1958). Азиатские бородастики рода *Megalaima* (Yahya 2000, 2001; наши данные), однако, с самых первых дней выкармливают птенцов смешанным

кормом, в котором присутствуют и плоды, и насекомые, хотя, например, у *M. faiostricta* относительная доля животного корма в рационе птенцов в первые дни заметно выше, чем на более поздних стадиях.

Обилие сочных плодов в рационе птенцов бородастиков приводит к нескольким важным следствиям. С одной стороны, использование корма с пониженным содержанием питательных веществ требует более частого кормления для обеспечения всех потребностей растущего потомства и, таким образом, больших усилий со стороны родительской пары. С другой стороны, большой объем корма требует и более частого выноса из гнезда отбросов, что тоже, во-первых, требует дополнительных затрат энергии от родителей, а во-вторых, еще более способствует расселению семян кормовых растений, которые вместе с пометом разбрасываются на некотором удалении от гнезда.

Потребность в большом количестве корма при таком интенсивном выкармливании, по нашему мнению, определяет приуроченность периода размножения бородастиков на юге Вьетнама к сухому сезону, т.е. к периоду наиболее обильных урожаев фикусов – излюбленных кормовых растений бородастиков. Отмеченный нами случай внеурочной активизации гнездостроительной деятельности *M. australis* в сезон дождей вблизи плодоносящего крупного фикуса подчеркивает связь репродуктивного цикла бородастиков с цикличностью обилия кормовых ресурсов.

Замедленный рост птенцов при питании относительно низкокалорийным кормом неизбежно приводит к удлинению периода их пребывания в гнезде; действительно, для фруктоядных птиц, выкармливающих потомство плодами, характерен более продолжительный гнездовой период, чем для насекомоядных птиц сходных размеров (Morton, 1973). В частности, у всех изученных в этом отношении бородастиков птенцы проводят в гнезде более 30 дней. Длительный гнездовой период повышает риск гибели потомства от хищников, который, однако, может быть скомпенсирован за счет выбора более безопасных мест для гнездования (Snow, 1962; Morton, 1973). Именно эта стратегия присуща бородастикам, которые устраивают гнезда в дуплах, к тому же сделанных самостоятельно, а значит, оптимально подходящих птицам.

Глава 7. Строение челюстного и подъязычного аппаратов бородастиков

Глава включает результаты анатомического исследования черепа и мускулатуры головы бородастиков *M. annamensis*, *M. australis*, *M. faiostricta*, *M. haemacephala*, *M. lagrandieri*, *M. lineata* и *Lybius guifsobalito*.

Поскольку строение черепа и мускулатуры у всех исследованных видов сходно, морфологическое описание построено по единому плану, с комментариями по поводу выявленных особенностей отдельных видов. Оно включает основные признаки морфологии клюва, неба, челюстного

сустава, связок и мышц челюстного аппарата (с кратким описанием каждой мышцы и ее обособленных порций) и апоневрозов, а также скелета и мышц подъязычного аппарата.

Особое внимание уделено строению квадратной кости и ее мышечков.

Морфологическое описание подробно проиллюстрировано рисунками, отражающими строение черепа и топографию всех поверхностных и глубоких мышц и апоневрозов на примере *M. faiostricta*, *M. lagrandieri*, *M. annamensis*, *M. haemacephala* и *L. guifsobalito*.

Глава 8. Особенности строения и функциональные свойства ротового аппарата азиатских бородастиков

Глава содержит обсуждение результатов, представленных в главе 7.

Морфология черепа и мускулатуры головы у всех изученных видов очень сходна. У представителей рода *Megalaima* выявленные различия касаются незначительных деталей строения или степени развития отдельных мускульных порций, а также заглазничной связки. Африканский вид *L. guifsobalito* отличается от азиатских в целом более мощным развитием челюстной мускулатуры и наличием зубцов на крае эпитеки, однако на функцию основных биомеханических узлов эти различия не влияют. Это позволяет предположить, что основные функциональные особенности черепа у бородастиков разных филетических линий сходны; это подтверждают и данные исследования ротового аппарата дятлообразных и ракшеобразных мировой фауны (Burton, 1984).

Яркими особенностями бородастиков являются следующие: 1) очень мощное развитие челюстной мускулатуры, которая занимает на черепе максимально возможное пространство, то есть всю заглазничную часть черепа, что свидетельствует о необычайно больших силовых возможностях челюстного аппарата этих птиц; 2) высокая подвижность надклювья, которая обеспечивается особым строением гибкой прокинетической зоны с синдесмозами по краям; 3) особое строение челюстного состава, которое обеспечивает уникальный механизм его запирания; 4) усиление каудальной порции жаберно-челюстного мускула, которое обеспечивает эффективную левацию языка.

Специфичность работы челюстного аппарата бородастиков наиболее ярко проявляется при срывании и обработке плодов, а также в процессе создания дупла и гнездовой камеры.

Бородастики не обладают специфическими адаптациями к нанесению колющего удара при долблении твердого субстрата, присущими специализированным группам (прежде всего дятлам), для которых характерно низкое надклювье и развитый механизм мышечного контроля его пассивной ретракции. Адаптация бородастиков к долблению реализуется на более генерализованной основе, где важны общая массивность и высокая прочность челюстей. Признаками специализации в

данном случае являются наблюдаемая у бородастиков тенденция к уменьшению высоты основания надклювья и, особенно, строение гибкой зоны. Ее утолщенные боковые участки, образующие синдесмозы, надежно передают действующую вдоль надклювья силу на лобную область. Благодаря синдесмозам центральная костная пластинка гибкой зоны при ударе не подвергается опасной нагрузке на сжатие. Возникающую при ударе пассивную ретракцию надклювья у бородастиков может ограничивать, наряду с протракторами крыловидной и квадратной костей, и характерная для них предлобно-скуловая связка.

В то же время, анализ характера нанесения бородастиками долбящего удара свидетельствует о присутствии факторов, которые ограничивают углубление морфофункциональных адаптаций в этом направлении. В качестве этих ограничителей выступают особенности строения ротового аппарата, обеспечивающие срывание и обработку плодов.

Прежде всего, при срывании прикрепленного плода птице необходимо преодолеть сопротивление плодоножки. В этом случае верхняя челюсть под воздействием силы сопротивления может протрагироваться и ослабить хватку, позволив тем самым плоду выскользнуть из клюва, если трение между ним и рамфотекой окажется недостаточным. В связи с этим более надежным оказывается, напротив, не уплощенное, а высокое в основании надклювье, способное эффективно противостоять протракции. Естественно, что при увеличении высоты надклювья создаются рычажные отношения, более благоприятные для требуемого мощного сжимания.

Высокие силовые возможности челюстного аппарата бородастиков играют важную роль и при специфических приемах обработки плодов, таких как прорезание плотной оболочки и извлечение сочного содержимого из плодов сапидовых. Строение прокинетической гибкой зоны, позволяющее сочетать прочность надклювья с его подвижностью, отражает один из важнейших аспектов пищевой специализации бородастиков, основу которого составляет способность их клюва к резанию. Благодаря этому бородастики могут резко расширить спектр потребляемых плодов, не ограничивая его только размерами зева. Так, плоды некоторых фикусов из-за их относительно крупных размеров недоступны для мелких неспециализированных фруктоядных птиц, но легко используются бородастиками и составляют весомую долю их рациона. Не менее яркой и специфичной чертой специализации бородастиков является их способность выжимать из плодов полужидкую пульпу. Нижняя челюсть, дистальная половина которой благодаря длинному симфизу образует объемный желоб, и монолитное надклювье прекрасно приспособлены к роли «пресса».

Среди механизмов, обеспечивающих перечисленные способности челюстного аппарата бородастиков, особое место занимает специфический механизм запирания челюстного сустава, который участвует почти во всех ответственных действиях клюва и представляет собой центр

функциональной специфики челюстного аппарата этих птиц. Благодаря ему челюстная мускулатура может, развив при сжатии объекта требуемое усилие, сделать после блокировки сустава «передышку», не ослабив при этом сжимающего усилия челюстей, и затем по необходимости нарастить его новым кратковременным, но более мощным импульсным сокращением. Эта способность имеет большое значение при срывании плодов или выщипывании волокон древесины, при всех вариантах фрагментации плодов и, особенно, при выжимании их содержимого. Кроме того, ее можно выгодно использовать и для продолжительного удержания корма в клюве, например, при переносе корма от плодового дерева к гнезду, и собственно во время сбора плодов для птенцов, когда в клюве уже зажато несколько ягод.

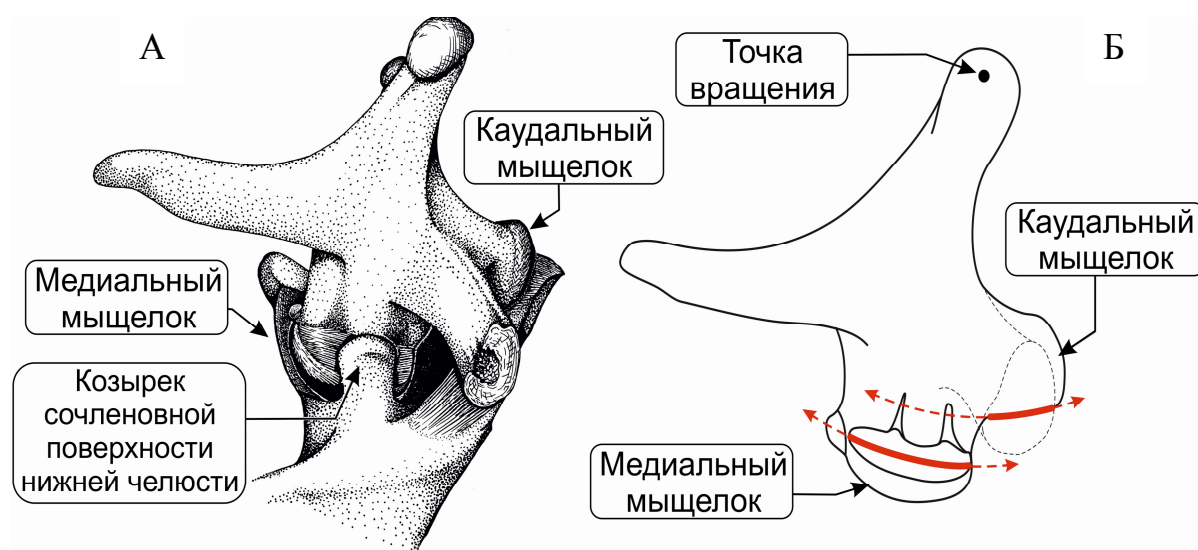


Рис. 4. Вид на квадратно-челюстной сустав *M. faiostricta* спереди и сверху (А), разнесенные точки опоры на квадратной кости (показаны жирной линией), на медиальном и каудальном мыщелках (Б).

Принципиальную роль в работе высокоспециализированного механизма запирания сустава бородастиков играет строение медиального мыщелка квадратной кости в челюстном суставе, латеральный гребень которого уходит под нависающий над ним козырек сочленовной поверхности нижней челюсти, т.е. фактически попадает в глубокий желоб, по которому может скользить. Для запирания такого сустава достаточно привести нижнюю челюсть в переднее положение и, ретрагировав надклювье, ввести латеральный гребень медиального мыщелка в сочленовный желоб (Рис. 4).

Некоторые вспомогательные, но важные манипуляторные характеристики ротового аппарата птиц обеспечивает хорошо развитый механизм левации языка. Согласно существующей биомеханической

модели (Корзун, 1978), подъязычный аппарат бородастиков обладает полным набором свойств, обеспечивающих эту левацию: это в первую очередь длинные, загибающиеся вверх и прижатые к депрессору нижней челюсти рожки подъязычного аппарата, наличие в составе жаберно-челюстного мускула каудальной порции (порции-тетивы) и подвижный сустав языка.

Таким образом, своеобразие морфофункциональной характеристики челюстного аппарата бородастиков обусловлено уникальным сочетанием адаптаций к колющему удару, применяемому при обустройстве гнездового дупла, и к потреблению широкого спектра плодов, которое обеспечивается возможностью использовать разнообразные приемы их механической обработки.

Заключение

Важнейшими особенностями биологии азиатских бородастиков рода *Megalaima* мы считаем, с одной стороны, их фруктоядность, которая в пределах отряда Piciformes свойственна только собственно бородастикам и родственным им туканам, а с другой стороны – гнездование в самостоятельно построенных дуплах.

Свидетельством фруктоядной специализации изученных видов бородастиков является заметное преобладание плодов в их рационе над другими видами корма, выкармливание птенцов плодами начиная с первых дней после вылупления, а также приуроченность их сезона гнездования к периоду массового плодоношения главных кормовых растений бородастиков в равнинном тропическом лесу – фикусов. Поскольку мутуализм между птицами – потребителями плодов и их кормовыми растениями принято рассматривать как дополнительный показатель специализации к фруктоядности, важно подчеркнуть, что, по нашим данным, изученные виды бородастиков соответствуют всем критериям эффективных расселителей семян (Howe, 1977) в приложении к фикусам. Таким образом, мы можем обоснованно рассматривать их как специализированную группу птиц, жизнь которых неразрывно связана с их предпочитаемыми кормовыми объектами.

Ограничения, связанные с сезонностью плодоношения основных кормовых растений, бородастики как оседлые птицы вынуждены преодолевать, переходя на питание плодами других растений, иногда довольно сложными в обработке (например, *Xerospermum microcarpum*), а потому малодоступными для конкурентов – прочих фруктоядных птиц. Именно при питании такими плодами приобретает важность адаптивное «совершенство» ротового аппарата бородастиков: обеспечивая исключительные манипуляторные возможности, оно позволяет переживать неблагоприятные сезоны годового цикла за счет перехода на

альтернативные источники корма, и тем самым преодолевать «узкое место» трофической специализации этих птиц.

Способность бородастиков строить дупла также имеет большое значение для лесных экосистем, так как первичные дуплогнездники среди птиц вообще немногочисленны, а эффективно долбить твердую древесину, за исключением дятлов и бородастиков, среди птиц мировой фауны фактически не может никто. При этом закрытые, хорошо защищенные гнезда особенно важны для фруктоядных птиц, поскольку из-за питания низкокалорийным растительным кормом их птенцы развиваются относительно долго и больше рискуют стать добычей хищников. Хотя среди специализированных фруктоядных птиц, особенно неворобьиных, немало дуплогнездников (например, тулканы, птицы-носороги, троганы), бородастики – единственные фруктояды, которые самостоятельно строят дупла в твердой древесине, и в этом заключается уникальность экологического облика этой группы птиц.

Изучение морфологии и функции ротового аппарата бородастиков показало, что у них приспособления к обработке плодов и нанесению долбящего удара конфликтуют между собой, взаимно ограничивая совершенствование специализации в том и другом направлении, и здесь мы видим уникальный среди птиц случай, когда трофическая специализация конкурирует с гнездостроительной. Среди дятлообразных мы можем наблюдать развитие обеих тенденций – дальнейшую специализацию к фруктоядению и к долблению, у тулканы и дятлов, соответственно. Учитывая вывод Бертон (Burton, 1984) о том, что бородастики среди всех Piciformes обладают наиболее генерализованной морфологией ротового аппарата, можно предположить, что именно подобная предковая морфология стала основой для дальнейшей дивергенции дятлообразных по различным направлениям.

Особенности трофической и репродуктивной экологии бородастиков определяют важное и вместе с тем уникальное место, которое эти птицы занимают в структуре сообщества тропического леса. С одной стороны, благодаря участию в дисперсии семян они способствуют возобновлению собственной кормовой базы и в целом опосредованно участвуют в поддержании высокого уровня биоразнообразия тропических лесных экосистем. С другой стороны, потенциально важна и роль этих птиц как производителей дупел, которые могут использовать разнообразные вторичные дуплогнездники; в этом случае бородастики наряду с дятлами могут способствовать обогащению и поддержанию населения лесных птиц, для которых дупла являются лимитирующим ресурсом.

Таким образом, специфические черты эколого-морфологического облика азиатских бородастиков, населяющих равнинные леса на юге Вьетнама, обуславливают уникальность этой группы птиц в составе тропических дятлообразных и определяют их особую роль в лесных сообществах.

ВЫВОДЫ

1. В рационе изучаемых видов азиатских бородастиков рода *Megalaima* преобладает растительный корм – сочные плоды широкого набора видов деревьев и лиан, среди которых ведущее место занимают разнообразные фикусы. Для бородастиков, населяющих равнинные леса южного Вьетнама, характерна сезонная смена основных видов корма, в соответствии с периодичностью плодоношения кормовых растений.
2. Животный корм составляет небольшую (до 20% от общего числа регистраций кормовых актов у *M. australis* и *M. faiostricta*), но постоянную долю рациона бородастиков, которая несколько увеличивается в конце дождевого сезона – периода наибольшего дефицита растительного корма.
3. Азиатские бородастики демонстрируют специфические способности к манипуляции с кормом, в том числе его фрагментации или разминанию, а также к взрезанию плотных кожистых оболочек плодов. Это позволяет бородастикам использовать кормовые ресурсы, малодоступные другим фруктоядным птицам, обитающим в тех же биотопах.
4. Семена фикусов – основных кормовых растений бородастиков, сохраняют всхожесть после прохождения через пищеварительный тракт этих птиц.
5. Сезон размножения бородастиков на юге Вьетнама приурочен к периоду массового плодоношения фикусов, которое в районе исследований приходится на сухой и на начало влажного сезона года (январь–май).
6. Изучаемые виды бородастиков самостоятельно строят гнездовые дупла в мертвой, но прочной древесине, каждый сезон размножения выдалбливая новое дупло. В его строительстве принимают участие оба члена пары.
7. В рационе птенцов *M. australis* и *M. faiostricta* сочные плоды присутствуют с первого дня выкармливания наряду с животным кормом. По мере развития птенцов доля растительного корма в их рационе возрастает, а доля животного сокращается.

8. Строение ротового аппарата, а также способы его функционирования у изученных видов бородастиков разных размерных групп обладают большим сходством. Имеющиеся различия носят незначительный характер и не затрагивают работы основных биомеханических узлов.
9. Ярко выраженные способности бородастиков к манипуляции с кормом определяются специфическими морфофункциональными адаптациями, среди которых ключевое значение имеют особое строение челюстного сустава и механизм его запираания.
10. Строение челюстного аппарата бородастиков демонстрирует компромиссное сочетание адаптаций к питанию плодами и долблению твердого субстрата при гнездостроительной деятельности.

ПУБЛИКАЦИИ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

- Буракова О.В., Калякин М.В., Корзун Л.П., Серова Е.М., Трунов В.Л. 1992. К характеристике фруктоядных птиц Южного Вьетнама. Тропцентр-91 (тезисы докладов и материалы исследований сотрудников Российско-Вьетнамского троп. центра к первой научной конференции). Москва-Ханой-Хошимин-Нячанг, Ч. 1. С. 25–27.
- Калякин М.В., Корзун Л.П., Трунов В.Л., Данг Хъи Хуинь, Чан Ван Дык, Фам Чонг Ань, Нгуен Суан Дан. 1992. Материалы к сравнению состояния орнитокомплексов равнинных лесов южного Вьетнама на примере заповедника Нам Катъен и лесхоза Мада. Тропцентр-91 (тезисы докладов и материалы исследований сотрудников Российско-Вьетнамского троп. центра к первой научной конференции). С. 67–69.
- Kalyakin M.V., Korzun L.P., Trunov V.L. 1994. On the biodiversity of birds in lowland tropical forests of South Vietnam. International symposium on biodiversity and systematics in tropical ecosystems. Bonn, 2–7 May 1994. Program and Abstracts. Koenig Museum, Bonn. P. 37–38.
- Kalyakin M.V., Korzun L.P., Trunov V.L., Burakova O.V., Kuznetsov A.N. 1994. Diversity of trophic adaptations of birds in lowland Dipterocarpaceous forest in South Vietnam. International symposium on biodiversity and systematics in tropical ecosystems. Bonn, 2–7 May 1994. Program and Abstracts. Koenig Museum. Bonn. P. 38–39.
- Калякин М.В., Корзун Л.П., Трунов В.Л. 1997. Характеристика орнитокомплекса равнинного диптерокарпового леса Ма Да (провинция Донг Най, Южный Вьетнам). Биологическое разнообразие и современное состояние тропических экосистем Вьетнама. Кн. 1, Ч. 1–2. Москва-Ханой. С. 74–114.

- Трунов В.Л., Корзун Л.П., Держинский Ф.Я. 1996. Морфофункциональные особенности трофической адаптации бородастиков (*Megalaima*, Capitonidae). Бюлл. МОИП, отдел. Биол., Т. 101, Вып. 5, С. 39–49
- Трунов В.Л. 1997. К вопросу о роли фикусов-душителей (Moraceae) в размножении синеухого бородастика (*Megalaima australis*). Сб. Биологическое разнообразие и современное состояние тропических экосистем Вьетнама. Кн. 1. Части 1–2, Москва-Ханой. С. 134–141.
- Корзун Л.П., Трунов В.Л. 1997. Трофическая адаптация птиц-носорогов в свете морфофункционального анализа челюстного аппарата (Bucerotidae). Сб. Биологическое разнообразие и современное состояние тропических экосистем Вьетнама. Кн. 1. Ч. 1–2. Москва-Ханой. С. 114–133.
- Trounov V.L., Nguyen Van Thinh. 2009. Feeding ecology of barbets (order Piciformes, family Capitonidae) in the plain forests of Southern Vietnam. In: Proceedings of the 3rd national scientific conference on ecology and biological resources. Hanoi, 22 October 2009, p. 1728–1734.
- Трунов В.Л. 2012. Питание бородастиков (Piciformes, Capitonidae) равнинных лесов южного Вьетнама. Бюлл. МОИП, отд. Биол., Т. 117, Вып. 1 (*в печати*).
- Трунов В.Л., Васильева А.Б. 2012. Биология гнездования синеухого бородастика *Megalaima australis* (Capitonidae: Piciformes) в равнинных лесах на юге Вьетнама. Зоол. журн., Т. 91, № 3 (*в печати*).