

**А.Г. Резанов,**

**А.А. Резанов**

## **Инновации кормового поведения птиц: исторический и эколого-географический анализ явления**

На основе литературных данных и собственных полевых исследований авторов проведен исторический и эколого-географический анализ инноваций кормового поведения птиц. Выделены естественные и антропогенные инновации поведения, исторически сложившиеся и новые, широко распространенные и локальные.

*Ключевые слова:* птицы; кормовое поведение; инновации поведения; география инноваций поведения; история инноваций поведения.

**В** классическую орнитологию термин «инновации поведения» пришел из работ экспериментально-этологического направления [41, 53, 61]. Инновации кормового поведения в целом широко распространенное явление в классе птиц. До недавнего времени в орнитологической литературе в основном использовался термин «необычные кормовые методы» (unusual feeding methods) [14], а необычные кормовые методы антропогенного происхождения, не выходящие за пределы стереотипного (видоспецифического) поведения, получили название антропогенных модификаций кормового поведения [14, 15, 25, 29].

## Материал и методика

Материалом для настоящей публикации послужили как литературные данные, так и полевые исследования, проведенные авторами начиная с 1970-х гг. по настоящее время в различных регионах Евразии (от Западной Европы до Магаданской области, от Кольского п-ова до Закавказья, Казахстана, Непала, Индии, Шри-Ланки, Индонезии), Северной Африки, Южной Америки (Венесуэла) и Северной Америки (США).

Оценка доли антропогенных модификаций (антропогенных инноваций) кормового поведения птиц проведена с использованием метода цифрового кодирования поведения по специально разработанной системе классификаторов, учитывающей различные параметры поведения птицы-фуражира на всех стадиях развертывания кормовой поведенческой последовательности [14]. Элементом среды антропогенного происхождения, с которыми связано поведение птиц при поиске и добывании пищевых объектов, были присвоены специальные цифровые коды, легко распознаваемые в сводной матричной таблице Excel через систему автофильтра. Таким образом, оценивалась доля антропогенных модификаций кормового поведения выбранных видов птиц.

## Результаты и обсуждение

### **1. Эколого-географическая и историческая оценка инноваций кормового поведения птиц.**

Нами предпринята попытка популяционно-географической и исторической оценки инноваций кормового поведения птиц (см. табл. 1). Для антропогенных инноваций в ряде случаев достаточно точно можно установить период их возникновения и даже точную дату.

В отличие от антропогенных инноваций кормового поведения дать реальную историческую оценку естественным инновациям значительно сложнее, поскольку конкретная информация по возникновению и становлению нативного поведения отсутствует.

Таблица 1

## Популяционно-географическая оценка инноваций кормового поведения птиц

Названия инноваций кормового поведения	Популяционно-географическая и историческая оценка инноваций	Источники информации
<b>Естественные инновации</b>		
Пастбищные кормовые ассоциации	Для ряда видов и групп птиц ( <i>Ciconia ciconia</i> , <i>Bubulcus ibis</i> , <i>Motacilla spp.</i> , <i>Sturnus vulgaris</i> , <i>Hirundidae</i> и др.) исторически сложившееся явление, на значительной части их ареалов	[12, 13, 21, 30–33, 35, 37, 38]
Стервятник ( <i>Neophron percnopterus</i> ) использует камень для разбивания яйца страуса	Исторически сложившаяся (генетически детерминированная) повадка у эфиопской популяции (Эфиопская зоогеографическая область — Африка к югу от Сахары)	[17]
Добывание воронами ( <i>C.corone</i> , <i>C.cornix</i> ) рыбы при помощи ныряния с воздуха	Индивидуальный уровень в пределах отдельных локальных и элементарных популяций	[18, 51, 52, 57, 62]
Охота щурок ( <i>Merops apiaster</i> , <i>M.persicus</i> ) на рыб с воздуха	Индивидуальный уровень в отдельных локалитетах	[4, 9]
Добывание травником ( <i>Tringa totanus</i> ) рыбы в манере большого улита ( <i>T.nebularia</i> )	Индивидуальный уровень в отдельных локалитетах — Англия, Дагестан (Россия) (имитация невидоспецифического поведения)	[11, 24, 56]
<b>Антропогенные инновации</b>		
Сопровождение птицами плуга	Исторически сложившаяся инновация (вероятное время возникновения в отдельных локалитетах — появление плужного земледелия в III тыс. до н. э. в Древнем Вавилоне и Древнем Египте; на Руси — в X веке) на значительной части ареала ( <i>Corvus spp.</i> , <i>Larus spp.</i> и др.)	[19]
Сопровождение птицами водного транспорта	Исторически сложившаяся инновация (вероятное время возникновения — появление парусного судоходства 5–6 тыс. лет назад в Египте и Месопотамии) на значительной части ареала ( <i>Procellariiformes: Diomedea spp.</i> , <i>Fulmaris spp.</i> , <i>Procellaria spp.</i> и др.;	[23]

Названия инноваций кормового поведения	Популяционно-географическая и историческая оценка инноваций	Источники информации
	<i>Pelecaniformes: Sula spp., Fregata spp.; Charadriiformes: Larus spp.</i> и др.)	
Ночная охота на насекомых, привлекаемых осветительными приборами	Вероятно, исторически сложившаяся инновация (в Англии в Лондоне уличные фонари появились в начале XV века), наблюдаемая у различных видов птиц на уровне локально-элементарных популяций	[20]
Открытие молочных бутылок	Инновация впервые отмечена у синиц ( <i>Parus major, P.coeruleus</i> ) в Англии в 1921 г. Встречается в различных регионах Западной Европы у более чем 10 видов птиц	[43, 47, 48, 53, 61]
Обследование птицами решеток радиаторов автомобилей	Сравнительно новая кормовая повадка домовых воробьев ( <i>Passer domesticus</i> ), известная с 1940-х гг. для Англии. Зарегистрирована в различных странах Западной Европы, в России, Австралии. Данная повадка также отмечена для африканской капской трясогузки ( <i>Motacilla capensis</i> )	[34, 40, 44, 49, 59, 60]
Обследование птицами технического оборудования вагонов электричек, уличных кондиционеров (см. рис. 1), осветительных приборов, оконных сеток и пр.	Одна из новейших кормовых инноваций, характерная для урбанизированных популяций домового воробья, скворца, большой синицы и др.	[26, 28, 39]
Обследование сороками ( <i>Pica pica</i> ) стен зданий	Независимая инновация встречается в различных географических регионах (Казахстан, Болгария, Европейская Россия)	[3, 8, 27]
Выкладывание орехов и других твердых плодов под движущийся автотранспорт	Сравнительно новая кормовая повадка (с 1970-х гг.), известная для некоторых видов врановых птиц из различных географических локалитетов	[46, 54, 55]
Использование черным коршуном ( <i>Milvus migrans</i> ) движущихся машин как фактора, отвлекающего внимание потенциальной добычи	Сравнительно новая (1970-е гг.), узколокальная инновация, описанная для Минусинской котловины (Восточная Сибирь, Россия)	[6]



**Рис. 1.** Кафедральный собор Светицховели, XI век (Грузия, Мцхета). Домовые воробьи (*Passer domesticus*) обследуют каменную кладку крепостной стены и наружный блок кондиционера. 28 октября 2018 г. Фото А.Г. Резанова

## 2. Доля антропогенных инноваций в кормовом поведении птиц.

Для анализа доли антропогенных инноваций в кормовом поведении врановых птиц (*Aves: Passeriformes, Corvidae*) использована необходимая информация о видовом наборе кормовых методов выбранных модельных видов [14, 19, 22, 42 и др.] (табл. 2).

Таблица 2

**Антропогенные инновации в кормовом поведении врановых птиц (*Passeriformes, Corvidae*) [22]**

Виды	Видовой набор кормовых методов	Число антропогенных инноваций в видовом наборе	Доля антропогенных инноваций в видовом наборе, %
Ворона ( <i>Corvus corone, C. cornix</i> )	75	14	18,67
Галка ( <i>C. monedula</i> )	36	10	27,78
Грач ( <i>C. frugilegus</i> )	40	6	15,00
Ворон ( <i>C. corax</i> )	17	5	29,40
Сорока ( <i>Pica pica</i> )	51	6	11,76
Сойка ( <i>Garrulus glandarius</i> )	31	2	6,45
Кедровка ( <i>Nucifraga caryocatactes</i> )	33	1	3,03
Клушица ( <i>Pyrhcorax pyrrhcorax</i> )	23	1	4,35
Альпийская галка ( <i>P. graculus</i> )	19	1	5,26

Если проводить сравнение доли антропогенных инноваций к общим видовым наборам кормовых методов, то максимальные показатели выявлены у ворона (29,4 %) и галки (27,78 %); ворона (18,67 %) занимает только 3-е место (табл. 2), поскольку показатель у вороны как бы размыт необычайно высоким разнообразием ее кормового поведения. В целом же очевидно, что инновационный показатель относительно высок у видов, в составе которых присутствуют урбанизированные популяции, постоянно проживающие в условиях среды, отличающейся высоким разнообразием новых элементов антропогенного происхождения.

В кормовом поведении урбанизированных популяций белой трясогузки *Motacilla alba* выделено 77 кормовых методов [16], из них 16 (около 21 %) приходится на специализированные антропогенные модификации [29]. Все эти



инновации сравнительно новые, но имеющие широкое распространение в антропогенном ландшафте.

### **3. Возникновение и возможные механизмы распространения поведенческих инноваций.**

Вероятный алгоритм возникновения и распространения поведенческих инноваций неоднократно обсуждался в орнитологической литературе, в частности в работах, рассматривающих поведение синиц (*Parus spp.*) по открыванию молочных бутылок [43, 47, 48, 53, 61]. В Англии с 1921 г. большие синицы (*Parus major*) научились прокалывать клювом восковые пробки молочных бутылок. За 20 лет эту повадку освоило более 10 видов птиц, включая и неворобьиных птиц, например большого пестрого дятла (*Dendrocopos major*) [43].

Одна из выдвинутых гипотез рассматривает вариант спонтанного возникновения в различных локалитетах (начиная с отдельных особей в элементарных популяциях) независимых поведенческих инноваций и их дальнейшее распространение путем культурной трансмиссии (факультативное имитационное научение). Особую роль здесь играет «биологический контакт поколений» [10]. Контакт поколений осуществляется в формате элементарных популяций, или семейных групп.

Очаги спонтанных инноваций в дальнейшем могут играть роль центров культурных трансмиссий. Из них осуществляется инновационный переход в соседний локалитет, если там до этого не проявлялась рассматриваемая инновация, хотя некоторые исследователи [53] не поддерживают волновую модель распространения поведенческих инноваций (wave-of-advance model of cultural transmission). Наиболее вероятный механизм — внезапное возникновение независимых поведенческих инноваций. В частности, как показано в работе Фишера и Хайнда [43], в некоторые годы рассматриваемая повадка возникала одновременно в удаленных и изолированных друг от друга регионах (Ирландия и Англия) в один и тот же год. В этом случае полагать распространение инновации путем культурной трансмиссии некорректно.

Инновации, если они не являются достаточно эффективными для успешного функционирования популяций, могут угасать, как это бывает с необычными кормовыми методами, которые проявляются как сугубо случайные [14].

Интересен пример с альпийской галкой, которая в Альпах начиная с 1950-х годов активно использует антропогенную подкормку, посещая стоянки альпинистов, высокогорные рестораны [42, 50, 58]. В Гималаях альпийские

галки сопровождают альпинистов при восхождениях на Эверест [44], которые стали регулярными начиная с 1953 года.

В настоящее время отмеченная антропогенная инновация кормового поведения альпийской галки характерна для альпийского пояса гор Западной Европы (Пиренеи, Альпы), Азии — Кавказа [5, 7, 36], Гималаев (см. рис 2–5).



**Рис. 2.** Альпийские галки на Домбае (Кавказ, Карачаево-Черкесия), 19 апреля 2009 г.; на нижней фотографии: галки в ожидании подкормки на площадке около ресторана. Фото А.Г. Резанова





Рис. 3. Альпинист кормит альпийских галок (Словения, Альпы) [2]

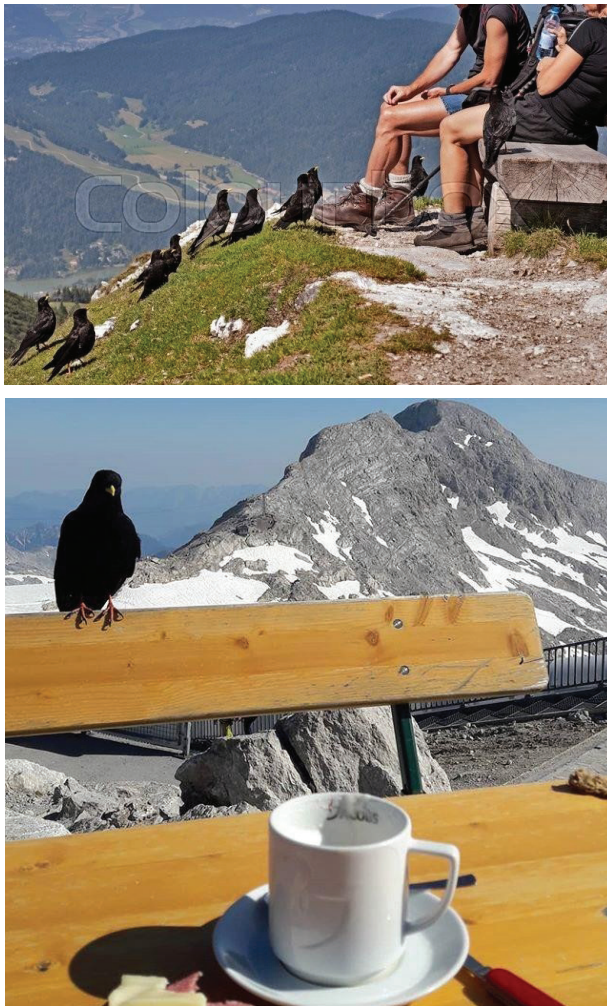


Рис. 4. Альпийские галки в ожидании подкормки. Австрийские Альпы.  
Фото Carsten Medom Medsen [1]



**Рис. 5.** Ареал альпийской галки (кружками указаны горные системы, в которых местные популяции альпийской галки, согласно источникам информации, проявляют тенденции трофической синантропизации)

Возникновение и закрепление трофического инновационного поведения популяций альпийских галок в первую очередь связано с развитием горного туризма и, как следствие, появлением многочисленных источников кормов антропогенного происхождения. Таким образом, в географически изолированных горных системах, в рамках изолированных высокогорных популяций альпийской галки, возникли и функционируют своеобразные очаги независимых трофических инноваций.

Таким образом, антропогенные инновации кормового поведения могут проявляться как на уровне отдельных видовых популяций птиц (например, следование грачей за плугом), так и на уровне отдельных особей. Возникают такие инновации на базе нативных кормовых методов и существуют параллельно с ними, не замещая их. В результате отмечается заметный рост разнообразия используемых птицами кормовых приемов, расширяется кормовой репертуар, что позволяет популяции в целом наиболее полно использовать ресурсы окружающей среды, в том числе среды, подверженной антропогенной трансформации и обогащенной новыми элементами (постройки и сооружения человека, движущийся транспорт и т. п.).

В целом возникновение, распространение и закрепление поведенческих инноваций можно рассматривать как расширение эволюционного пространства (адаптивной зоны) видовых популяций животных, в частности птиц.

### Литература

1. Альпийские галки в ожидании подкормки. Австрийские Альпы. Фото Carsten Medom Medsen, Maxim Gorrión. URL: <https://www.colourbox.com/image/hikers-and-black-birds-image-17712951>; <https://picnano.com/tags/%D0%B4%D0%B0%D1%85%D1%88%D1%82%D0%B0%D0%B9%D0%BD> (дата обращения: 09.10.2019).
2. Альпинист кормит альпийских галок (Словения, Альпы). URL: <https://ru.deposit-photos.com/183188790/stock-photo-mountaineer-feeding-alpine-chough-pyrrhocorax.html> (дата обращения: 09.10.2019).
3. Березовиков Н.Н. Сороки *Pica pica* — стенолазы // Русский орнитологический журнал. 2014. Т. 23. № 976. С. 709–712.
4. Вилков Е.В. Ловля рыбы щурками *Merops apiaster* и *M. persicus* в лагунах Дагестана // Русский орнитологический журнал. 2015. Т. 24. № 1102. С. 391–393.
5. Комаров Ю.Е. Распространение и биология врановых в горных районах Осетии // Врановые птицы в естественных и антропогенных ландшафтах. Ч. 2. Липецк, 1989. С. 91–94.
6. Кустов Ю.И. К экологии черного коршуна в антропогенном ландшафте Минусинской котловины // Гнездовая жизнь птиц. Пермь, 1979. С. 80–82.
7. Маловичко Л.В., Федосов В.Н. Распределение врановых птиц в Центральном Предкавказье // Экология врановых птиц в условиях естественных и антропогенных ландшафтов России. Казань, 2005. С. 106–111.
8. Нанкинов Д.Н. Осенние поиски пищи сороками *Pica pica* на стенах домов // Русский орнитологический журнал. 2013. Т. 22. № 947. С. 3334–3337.
9. Нанкинов Д.Н., Иванов С.К. Золотистые щурки *Merops apiaster* ловят рыбу подобно крачкам рода *Sterna* // Русский орнитологический журнал. 2013. Т. 22. № 882. С. 1405–1407.
10. Промптов А.Н. Очерки по проблеме биологической адаптации поведения воробьиных птиц. М.-Л., 1956. 310 с.
11. Резанов А.Г. Необычный способ охоты травника (*Tringa totanus* L.) // Фауна и экология позвоночных животных. М.: МПГИ, 1976. С. 98–101.
12. Резанов А.Г. О кормовых ассоциациях белых аистов *Ciconia ciconia* с коровами в Белоруссии // Русский орнитологический журнал. 1997. Т. 6. № 22. С. 17–19.
13. Резанов А.Г. Заметки по кормовому поведению птиц Непала // Русский орнитологический журнал. 1999. Т. 8. № 68. С. 6–16.
14. Резанов А.Г. Кормовое поведение птиц: метод цифрового кодирования и анализ базы данных. М.: Издат-школа, 2000. 224 с.
15. Резанов А.Г. Эколого-эволюционный анализ антропогенных модификаций кормового поведения врановых птиц (*Passeriformes*, *Corvidae*) // Врановые птицы в антропогенном ландшафте. Вып. 4. Липецк, 2001. С. 84–104.
16. Резанов А.Г. Кормовое поведение *Motacilla alba* L. 1758 (*Aves*, *Passeriformes*, *Motacillidae*): экологический, географический и эволюционный аспекты. М.: МГПУ, 2003. 390 с.

17. Резанов А.Г. Историко-географический и микроэволюционный аспекты орудийной деятельности стервятника (*Neophron percnopterus*) // Хищные птицы и совы в зоопарках и питомниках. 2005. № 14. С. 67–72.
18. Резанов А.Г. Добывание серой вороной *Corvus cornix* корма из воды // Русский орнитологический журнал. 2007. Т. 16. № 352. С. 460–461.
19. Резанов А.Г. Историко-географический анализ «следования за плугом» у птиц // Русский орнитологический журнал. 2008. Т. 17. № 410. С. 499–513.
20. Резанов А.Г. Кормовое поведение птиц в условиях искусственного ночного освещения // Русский орнитологический журнал. 2008. Т. 17. № 429. С. 1066–1072.
21. Резанов А.Г. Кормовые ассоциации некоторых палеарктических ласточек *Hirundinidae* с пасущимися животными и транспортными средствами // Русский орнитологический журнал. 2010. Т. 19. № 551. С. 287–292.
22. Резанов А.Г. Антропогенные инновации в кормовом поведении врановых *Corvidae* // Врановые птицы Северной Евразии. Омск: Изд-во Омского гос. пед. ун-та, 2010. С. 113–116.
23. Резанов А.Г. Трофические связи птиц с водным транспортом и их происхождение // Русский орнитологический журнал. 2011. Т. 20. № 627. С. 143–162.
24. Резанов А.Г. Добывание рыбы Палеарктическими улитами *Tringinae* // Русский орнитологический журнал. 2012. Т. 21. № 757. С. 1103–1111.
25. Резанов А.Г. О модификациях стереотипа кормового поведения птиц // Проблемы эволюции птиц. Систематика, морфология, экология и поведение. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2013. С. 166–170.
26. Резанов А.Г. Большие синицы *Parus major* кормятся осенью насекомыми, застрявшими в металлической оконной сетке // Русский орнитологический журнал. 2014. Т. 23. № 1021. С. 2109–2110.
27. Резанов А.Г. Сорока *Pica pica* кормится на стене деревянного дачного дома // Русский орнитологический журнал. 2017. Т. 26. № 1412. С. 824–826.
28. Резанов А.Г. Скворцы *Sturnus vulgaris* и домовые воробьи *Passer domesticus* в поиске насекомых обследуют крыши моторных вагонов электричек // Русский орнитологический журнал. 2018. Т. 27. № 1704. С. 5919–5921.
29. Резанов А.Г. Антропогенные модификации кормового поведения синантропных популяций белой трясогузки *Motacilla alba*: анализ явления // Вестник МГПУ. Серия: «Естественные науки». 2018. № 2 (30). С. 8–22.
30. Резанов А.Г. Пастбищные кормовые ассоциации трясогузок рода *Motacilla*: оценка количественных показателей и географического распространения ассоциаций // Русский орнитологический журнал. 2019. Т. 28. № 1767. С. 2081–2099.
31. Резанов А.Г., Резанов А.А. Орнитологические наблюдения на острове Шри-Ланка в августе 2005 года // Русский орнитологический журнал. 2006. Т. 15. № 329. С. 811–824.
32. Резанов А.Г., Резанов А.А. Кормовые ассоциации аистообразных (*Ciconiiformes*) с крупными травоядными млекопитающими, землеобрабатывающей и уборочной техникой // Бранта 2007. Вып. 10. С. 167–175.

33. Резанов А.Г., Резанов А.А. Кормовые ассоциации скворца *Sturnus vulgaris* с пасущимися копытными // Русский орнитологический журнал. 2009. Т. 18. № 458. С. 76–82.
34. Резанов А.Г., Резанов А.А. Трофические связи птиц с транспортными магистралями и наземным транспортом // Русский орнитологический журнал. 2009. Т. 18. № 481. С. 723–742.
35. Резанов А.Г., Резанов А.А. Египетская цапля *Bubulcus ibis* в агроландшафтах долины Нила // Русский орнитологический журнал. 2009. Т. 18. № 512. С. 1616–1617.
36. Резанов А.Г., Резанов А.А. О синантропизации альпийской галки *Pyrrhocorax graculus* // Русский орнитологический журнал. 2009. Т. 18. № 491. С. 1026–1029.
37. Резанов А.Г., Резанов А.А. О кормовой ассоциации египетской цапли *Bubulcus ibis* с домашними копытными животными на пастбищных лугах Лос-Льянос в Венесуэле // Русский орнитологический журнал. 2013. Т. 22. № 886. С. 1509–1512.
38. Резанов А.Г., Резанов А.А. Пастбищные кормовые ассоциации египетской цапли *Bubulcus ibis*: эколого-географический и исторический анализ // Вестник МГПУ. Серия: «Естественные науки». 2018. № 1 (29). С. 8–25.
39. Резанов А.Г., Резанов А.А. Домовые воробьи *Passer domesticus* кормятся насекомыми на осветительных приборах // Русский орнитологический журнал. 2018. Т. 27. № 1664. С. 4409–4413.
40. Спиридонов С.Н. Кормовые связи домового воробья *Passer domesticus* с транспортными средствами // Русский орнитологический журнал. 2019. Т. 28. № 1772. С. 2309–2310.
41. Aplin L.M., Sheldon B.C., Morand-Ferron J. Milk bottles revisited: social learning and individual variation in the blue tit, *Cyanistes caeruleus* // Animal Behaviour. 2013. Vol. 85. № 6. P. 1225–1232.
42. Cramp S., Perrins C.M., Brooks D.J. Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. The Birds of the Western Palearctic. Crows to Finches. Oxford Univ. Press. 1994. Vol. VIII. 899 p.
43. Fisher J., Hinde R.A. The opening of milk bottles by birds // British Birds. 1949. Vol. 42. № 11. P. 347–357.
44. Flux J.E.C., Thompson C.F. House Sparrows taking insects from car radiators // Notornis. 1986. Vol. 33. № 3. P. 190–191.
45. Goodwin D. Crows of the World. Brit. Museum (Nat. History). London, 1976. 354 p.
46. Grobecker D.B., Pietsch T.W. Crows use automobiles as nutcrackers // Auk. 1978. Vol. 95. № 4. P. 760–761.
47. Hinde R., Fisher J. Further observations on the opening of milk bottles by birds // British Birds. 1951. Vol. 44. № 12. P. 393–396.
48. Hinde R.A., Fisher J. Some comments on the re-publication of two papers on the opening of milk bottles by birds // Function and Evolution of Behavior. 1972. P. 377–378.
49. Hobbs J.N. Sparrows taking dead grasshoppers from car radiators // Emu — Austral Ornithology. 1955. Vol. 55. № 3. P. 202.



50. *Holyoak D.* Behaviour and ecology of the Chough and the Alpine Chough // *Birds Study*. 1972. Vol. 19. P. 215–227.
51. *Hugh J.* Carrion Crows taking fish from water // *British Birds*. 1955. Vol. 48. № 2. P. 91.
52. *Hughes S.* Carrion Crows submerging to catch fish // *British Birds*. 1976. Vol. 69. № 7. P. 273.
53. *Lefebvre L.* The opening of milk bottles by birds: evidence for accelerating learning rates, but against the wave-of-advance model of cultural transmission // *Behavioural Processes*. 1995. Vol. 34. P. 43–54.
54. *Maple T.* Do crows use automobiles as nutcrackers? // *Western Birds*. 1974. Vol. 5. № 3. P. 97–98.
55. *Nihei Y., Higuchi H.* When and where did crows learn to use automobiles as nutcrackers? // *Tohoku Psychol. Folia*. 2001. Vol. 60. P. 93–97.
56. *Reynolds J.F.* Feeding habits of Redshank // *British Birds*. 1949. Vol. 42. № 7. P. 220.
57. *Roberts E.L.* Carrion Crows taking fish from water // *British Birds*. 1955. Vol. 48. № 2. P. 91.
58. *Rolando A., Patterson I.J.* Range and movements of the Alpine Chough *Pyrrhocorax graculus* in relation to human developments in the Italian Alps in summer // *J. Ornithol.* 1993. Vol. 134. № 5. P. 338–344.
59. *Sinclair I., Hockey P., Tarboton W., Ryan P.* *Sasol birds of Southern Africa*. 4<sup>th</sup> Edition. Struik Publishers. 2011. 464 p.
60. *Shelley N.* Innovative foraging by the House Sparrow *Passer domesticus* // *Australian Field Ornithology*. 2005. Vol. 22. № 1. P. 46–47.
61. *Sherry D., Galef B.G.* Cultural transmission without imitation: Milk bottle opening by birds // *Animal Behaviour*. 1984. Vol. 32. № 2. P. 451–464.
62. *Tully H.* Carrion Crow taking fish // *British Birds*. 1951. Vol. 44. № 9. P. 323.

### Literatura

1. Al`pijskie galki v ozhidanii podkormki. Avstrijskie Al`py`. Foto Carsten Medom Medsen, Maxim Gorrion. URL: <https://www.colourbox.com/image/hikers-and-black-birds-image-17712951>; <https://picnano.com/tags/%D0%B4%D0%B0%D1%85%D1%88%D1%82%D0%B0%D0%B9%D0%BD> (data obrashheniya: 09.10.2019).
2. Al`pinist kormit al`pijskix galok (Sloveniya, Al`py`). URL: <https://ru.deposit-photos.com/183188790/stock-photo-mountaineer-feeding-alpine-chough-pyrrhocorax.html> (data obrashheniya: 09.10.2019).
3. *Berezovikov N.N.* Soroki *Pica pica* — stenolazy` // *Russkij ornitologicheskij zhurnal*. 2014. T. 23. № 976. S. 709–712.
4. *Vilkov E.V.* Lovlya ry`by` shhurkami *Merops apiaster* i *M. persicus* v lagunax Dagestana // *Russkij ornitologicheskij zhurnal*. 2015. T. 24. № 1102. S. 391–393.
5. *Komarov Yu.E.* Rasprostranenie i biologiya vranovy`x v gorny`x rajonax Osetii // *Vranovy`e pticy` v estestvenny`x i antropogenny`x landshaftax*. Ch. 2. Lipeck, 1989. S. 91–94.
6. *Kustov Yu.I.* K e`kologii chernogo korshuna v antropogennom landshafte Minusinskoj kotloviny` // *Gnezdovalaya zhizn` pticz.* Perm`, 1979. S. 80–82.



7. Malovichko L.V., Fedosov V.N. Raspredelenie vranovy`x pticz v Central`nom Predkavkaz`e // E`kologiya vranovy`x pticz v usloviyax estestvenny`x i antropogenny`x landshaftov Rossii. Kazan`, 2005. S. 106–111.
8. Nankinov D.N. Osennie poiski pishhi sorokami *Pica pica* na stenax domov // Russkij ornitologicheskij zhurnal. 2013. T. 22. № 947. S. 3334–3337.
9. Nankinov D.N., Ivanov S.K. Zolotisty`e shhurki *Merops apiaster* lovyat ry`bu podobno krachkam roda *Sterna* // Russkij ornitologicheskij zhurnal. 2013. T. 22. № 882. S. 1405–1407.
10. Promptov A.N. Oчерki po probleme biologicheskoy adaptacii povedeniya vorob`iny`x pticz. M.-L., 1956. 310 s.
11. Rezanov A.G. Neoby`chny`j sposob oxoty` travnika (*Tringa totanus L.*) // Fauna i e`kologiya pozvonochny`x zhivotny`x. M.: MPGI, 1976. S. 98–101.
12. Rezanov A.G. O kormovy`x associaciyax bely`x aistov *Ciconia ciconia* s korovami v Belorussii // Russkij ornitologicheskij zhurnal. 1997. T. 6. № 22. S. 17–19.
13. Rezanov A.G. Zametki po kormovomu povedeniyu pticz Nepala // Russkij ornitologicheskij zhurnal. 1999. T. 8. № 68. S. 6–16.
14. Rezanov A.G. Kormovoe povedenie pticz: metod cifrovogo kodirovaniya i analiz bazy` danny`x. M.: Izdat-shkola, 2000. 224 s.
15. Rezanov A.G. E`kologo-e`volyucionny`j analiz antropogenny`x modifikacij kormovogo povedeniya vranovy`x pticz (*Passeriformes, Corvidae*) // Vranovy`e pticzy` v antropogennom landshafte. Vy`p. 4. Lipeczk, 2001. S. 84–104.
16. Rezanov A.G. Kormovoe povedenie *Motacilla alba L. 1758* (*Aves, Passeriformes, Motacillidae*): e`kologicheskij, geograficheskij i e`volyucionny`j aspekty`. M.: MGPU, 2003. 390 s.
17. Rezanov A.G. Istoriko-geograficheskij i mikroe`volyucionny`j aspekty` orudijnoj deyatel`nosti stervyatnika (*Neophron percnopterus*) // Xishhny`e pticzy` i sovy` v zooparkax i pitomnikax. 2005. № 14. S. 67–72.
18. Rezanov A.G. Doby`vanie seroj voronoy *Corvus cornix* korma iz vody` // Russkij ornitologicheskij zhurnal. 2007. T. 16. № 352. S. 460–461.
19. Rezanov A.G. Istoriko-geograficheskij analiz «sledovaniya za plugom» u pticz // Russkij ornitologicheskij zhurnal. 2008. T. 17. № 410. S. 499–513.
20. Rezanov A.G. Kormovoe povedenie pticz v usloviyax iskusstvennogo nochnogo osveshheniya // Russkij ornitologicheskij zhurnal. 2008. T. 17. № 429. S. 1066–1072.
21. Rezanov A.G. Kormovy`e associacii nekotory`x palearkticheskix lastochek *Hirundinidae* s pasushhimisya zhivotny`mi i transportny`mi sredstvami // Russkij ornitologicheskij zhurnal. 2010. T. 19. № 551. S. 287–292.
22. Rezanov A.G. Antropogenny`e innovacii v kormovom povedenii vranovy`x *Corvidae* // Vranovy`e pticzy` Severnoj Evrazii. Omsk: Izd-vo Omskogo gos. ped. un-ta, 2010. S. 113–116.
23. Rezanov A.G. Troficheskie svyazi pticz s vodny`m transportom i ix proisxozhdenie // Russkij ornitologicheskij zhurnal. 2011. T. 20. № 627. S. 143–162.
24. Rezanov A.G. Doby`vanie ry`by` Palearkticheskimi ulitami *Tringinae* // Russkij ornitologicheskij zhurnal. 2012. T. 21. № 757. S. 1103–1111.
25. Rezanov A.G. O modifikacijax stereotipa kormovogo povedeniya pticz // Problemy` e`volyucii ptic. Sistematika, morfologiya, e`kologiya i povedenie. M.: Tovarishhestvo nauchny`x izdanij KMK, 2013. S. 166–170.

26. Rezanov A.G. Bol'shie siniczy` *Parus major* kormyatsya osen`yu nasekomy`mi, zastryavshimi v metallicheskoj okonnoj setke // Russkij ornitologicheskij zhurnal. 2014. T. 23. № 1021. S. 2109–2110.
27. Rezanov A.G. Soroka *Pica pica* kormitsya na stene derevyannogo dachnogo doma // Russkij ornitologicheskij zhurnal. 2017. T. 26. № 1412. S. 824–826.
28. Rezanov A.G. Skvorczy` *Sturnus vulgaris* i domovy`e vorob`i *Passer domesticus* v poiske nasekomy`x obsleduyut kry`shi motorny`x vagonov e`lektrichek // Russkij ornitologicheskij zhurnal. 2018. T. 27. № 1704. S. 5919–5921.
29. Rezanov A.G. Antropogenny`e modifikacii kormovogo povedeniya sinantropny`x populyacij beloj tryasoguzki *Motacilla alba*: analiz yavleniya // Vestnik MGPU. Seriya: «Estestvenny`e nauki». 2018. № 2 (30). S. 8–22.
30. Rezanov A.G. Pastbishhny`e kormovy`e associacii tryasoguzok roda *Motacilla*: ocenka kolichestvenny`x pokazatelej i geograficheskogo rasprostraneniya associacij // Russkij ornitologicheskij zhurnal. 2019. T. 28. № 1767. S. 2081–2099.
31. Rezanov A.G., Rezanov A.A. Ornitologicheskie nablyudeniya na ostrove Shri-Lanka v avguste 2005 goda // Russkij ornitologicheskij zhurnal. 2006. T. 15. № 329. S. 811–824.
32. Rezanov A.G., Rezanov A.A. Kormovy`e associacii aistoobrazny`x (*Ciconiiformes*) s krupny`mi travoyadny`mi mlekopitayushhimi, zemleobrabaty`vayushhej i uborochnoj texnikoj // Branta 2007. Vy`p. 10. S. 167–175.
33. Rezanov A.G., Rezanov A.A. Kormovy`e associacii skvorcza *Sturnus vulgaris* s pashhimisya kopy`tny`mi // Russkij ornitologicheskij zhurnal. 2009. T. 18. № 458. S. 76–82.
34. Rezanov A.G., Rezanov A.A. Troficheskie svyazi pticz s transportny`mi magistralyami i nazemny`m transportom // Russkij ornitologicheskij zhurnal. 2009. T. 18. № 481. S. 723–742.
35. Rezanov A.G., Rezanov A.A. Egipetskaya czaplya *Bubulcus ibis* v agrolandshaftax doliny` Nila // Russkij ornitologicheskij zhurnal. 2009. T. 18. № 512. S. 1616–1617.
36. Rezanov A.G., Rezanov A.A. O sinantropizacii al`pijskoj galki *Pyrhocorax graculus* // Russkij ornitologicheskij zhurnal. 2009. T. 18. № 491. S. 1026–1029.
37. Rezanov A.G., Rezanov A.A. O kormovoj associacii egipetskoj czapli *Bubulcus ibis* s domashnimi kopy`tny`mi zhivotny`mi na pastbishhny`x lugax Los-L`yanos v Venesue`le // Russkij ornitologicheskij zhurnal. 2013. T. 22. № 886. S. 1509–1512.
38. Rezanov A.G., Rezanov A.A. Pastbishhny`e kormovy`e associacii egipetskoj czapli *Bubulcus ibis*: e`kologo-geograficheskij i istoricheskij analiz // Vestnik MGPU. Seriya: «Estestvenny`e nauki». 2018. № 1 (29). S. 8–25.
39. Rezanov A.G., Rezanov A.A. Domovy`e vorob`i *Passer domesticus* kormyatsya nasekomy`mi na osvetitel`ny`x priborax // Russkij ornitologicheskij zhurnal. 2018. T. 27. № 1664. S. 4409–4413.
40. Spiridonov S.N. Kormovy`e svyazi domovogo vorob`ya *Passer domesticus* s transportny`mi sredstvami // Russkij ornitologicheskij zhurnal. 2019. T. 28. № 1772. S. 2309–2310.
41. Aplin L.M., Sheldon B.C., Morand-Ferron J. Milk bottles revisited: social learning and individual variation in the blue tit, *Cyanistes caeruleus* // Animal Behaviour. 2013. Vol. 85. № 6. P. 1225–1232.

42. *Cramp S., Perrins C.M., Brooks D.J.* Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. The Birds of the Western Palearctic. Crows to Finches. Oxford Univ. Press. 1994. Vol. VIII. 899 p.
43. *Fisher J., Hinde R.A.* The opening of milk bottles by birds // *British Birds*. 1949. Vol. 42. № 11. P. 347–357.
44. *Flux J.E.C., Thompson C.F.* House Sparrows taking insects from car radiators // *Notornis*. 1986. Vol. 33. № 3. P. 190–191.
45. *Goodwin D.* Crows of the World. Brit. Museum (Nat. History). London, 1976. 354 p.
46. *Grobecker D.B., Pietsch T.W.* Crows use automobiles as nutcrackers // *Auk*. 1978. Vol. 95. № 4. P. 760–761.
47. *Hinde R., Fisher J.* Further observations on the opening of milk bottles by birds // *British Birds*. 1951. Vol. 44. № 12. P. 393–396.
48. *Hinde R.A., Fisher J.* Some comments on the re-publication of two papers on the opening of milk bottles by birds // *Function and Evolution of Behavior*. 1972. P. 377–378.
49. *Hobbs J.N.* Sparrows taking dead grasshoppers from car radiators // *Emu — Austral Ornithology*. 1955. Vol. 55. № 3. P. 202.
50. *Holyoak D.* Behaviour and ecology of the Chough and the Alpine Chough // *Birds Study*. 1972. Vol. 19. P. 215–227.
51. *Hugh J.* Carrion Crows taking fish from water // *British Birds*. 1955. Vol. 48. № 2. P. 91.
52. *Hughes S.* Carrion Crows submerging to catch fish // *British Birds*. 1976. Vol. 69. № 7. P. 273.
53. *Lefebvre L.* The opening of milk bottles by birds: evidence for accelerating learning rates, but against the wave-of-advance model of cultural transmission // *Behavioural Processes*. 1995. Vol. 34. P. 43–54.
54. *Maple T.* Do crows use automobiles as nutcrackers? // *Western Birds*. 1974. Vol. 5. № 3. P. 97–98.
55. *Nihei Y., Higuchi H.* When and where did crows learn to use automobiles as nutcrackers? // *Tohoku Psychol. Folia*. 2001. Vol. 60. P. 93–97.
56. *Reynolds J.F.* Feeding habits of Redshank // *British Birds*. 1949. Vol. 42. № 7. P. 220.
57. *Roberts E.L.* Carrion Crows taking fish from water // *British Birds*. 1955. Vol. 48. № 2. P. 91.
58. *Rolando A., Patterson I.J.* Range and movements of the Alpine Chough *Pyrrhocorax graculus* in relation to human developments in the Italian Alps in summer // *J. Ornithol.* 1993. Vol. 134. № 5. P. 338–344.
59. *Sinclair I., Hockey P., Tarboton W., Ryan P.* Sasol birds of Southern Africa. 4<sup>th</sup> Edition. Struik Publishers. 2011. 464 p.
60. *Shelley N.* Innovative foraging by the House Sparrow *Passer domesticus* // *Australian Field Ornithology*. 2005. Vol. 22. № 1. P. 46–47.
61. *Sherry D., Galef B.G.* Cultural transmission without imitation: Milk bottle opening by birds // *Animal Behaviour*. 1984. Vol. 32. № 2. P. 451–464.
62. *Tully H.* Carrion Crow taking fish // *British Birds*. 1951. Vol. 44. № 9. P. 323.

*A.G. Rezanov,*

*A.A. Rezanov*

**Innovations of Bird Forage Behavior:  
Historical and Ecological-Geographical Analysis of the Phenomenon**

Based on literature data and their own field research by the authors conducted historical and ecological-geographical analysis of innovations of feeding behaviour of birds. Natural and anthropogenic behavioural innovations, historical and new, widespread and local, have been highlighted.

*Keywords:* birds; feeding behavior; behaviour innovation; geography of innovation behavior; history of innovation behaviour.