

УДК 598.244:573.22:57.017.8

DOI 10.25688/2076-9091.2020.38.2.4

А. Г. Резанов,

А. А. Резанов

Кормовые стратегии цапель (*Aves, Ciconiiformes, Ardeidae*): эколого-географический анализ явления

На основе литературных данных и полевых исследований авторов проведен эколого-географический анализ основных кормовых стратегий избранных видов цапель (*Aves, Ciconiiformes, Ardeidae*) — более 20 из 64–66 видов мировой фауны цапель. Предложена классификация методов визуализации добычи.

Ключевые слова: цапли (*Ardeidae*); кормовые стратегии; методы визуализации добычи; эколого-географический анализ.

При поиске и добывании корма птицы используют разнообразные стратегии, направленные на повышение эффективности (т. е. минимизации энергетических затрат) данного процесса. Кормовые стратегии птиц можно рассматривать с разных точек зрения: одиночные и коллективные стратегии, стратегии по местам поиска корма, стратегии вхождения или невхождения в кормовые ассоциации с другими видами животных (птиц, млекопитающих, рыб и др.), стратегии клептопаразитизма и пр. В рассматриваемые стратегии также входят специализированные методы облегчения поиска корма [16, 22].

Цапли — исключительно животоядные виды (за исключением редчайших случаев в периоды зимней бескормицы), добывающие беспозвоночных (насекомых, моллюсков, ракообразных) и позвоночных (рыбу, земноводных, рептилий, мелких млекопитающих и птиц) животных [12, 37, 38, 44]. Как и для большинства видов птиц, для птиц семейства цаплевых (*Aves, Ciconiiformes, Ardeidae*), ведущую роль в поиске и обнаружении добычи играет зрение [6, 7].

Материалы и методика

Наблюдения за кормовым поведением цапель проведены авторами начиная с 1970 г. (А. Г. Резанов, с 2002 г. — совместно с А. А. Резановым) в различных регионах Евразии (Россия — Московская обл., Псковская обл., побережья рек Ока, Волга, Дон; Дагестан — Самур, Аграханский залив, Лопатинская коса; Украина; Кипр; Азербайджан — Кызылагачский заповедник, оз. Сарысу,

оз. Аггёль; Грузия; Непал; Индия; Шри-Ланка), Сев. Африки (Египет; Тунис), Юж. Америки (Венесуэла) и Сев. Америки (США) (см. табл. 1).

Таблица 1

Места и сроки проведения наблюдений за кормовым поведением различных видов цапель (*Ardeidae*)

№	Виды цапель	Места наблюдений	Сроки
1	<i>Tl</i>	Ранчо Ато-эль-Седраль (Венесуэла)	Август 2011 г.
2	<i>Im</i>	Теряевские пруды (Московская обл.)	Июнь – июль 1983 г.
3	<i>Bs</i>	Аграханский залив (Дагестан, Россия)	Октябрь – ноябрь 1971 г.
		Оз. Аггёль (Азербайджан)	Январь 1973 г.
4	<i>Nn</i>	Низовья реки Дон	Июнь 1987 г.
		Запорожская обл. (Украина)	Июнь 1989 г.
		Оз. Сарысу (Азербайджан)	Январь – февраль 1972 г.
5	<i>Bts</i>	Королевский парк Роял-Читван (Непал)	Сентябрь – октябрь 1998 г.
		Река Бенгота (Шри-Ланка)	Август 2005 г.
		Ранчо Ато-эль-Седраль (Венесуэла)	Август 2011 г.
6	<i>Btv</i>	Оз. Каддо-Лэйк (Техас, США)	Июль 2013 г.
7	<i>Pp</i>	Ранчо Ато-эль-Седраль (Лос-Льянос, Венесуэла)	Август 2011 г.
8	<i>Ag</i>	Оз. Фема-Лэйк (Непал)	Сентябрь – октябрь 1998 г.
		Калутара, заповедник Бундала, нац. парк Каудулла (Шри-Ланка)	Август 2005, 2016 гг.
9	<i>Ar</i>	Аграханский залив (Дагестан, Россия)	Октябрь – ноябрь 1971 г.
		Кызыл-Агачский заповедник (Азербайджан)	Июль 1976 г.
		Река Нил: Асуан – Луксор (Египет)	Август 2009 г.
10	<i>Bib</i>	Катманду, Покхара, Роял-Читван (Непал)	Сентябрь 1998 г.
		Автомобильные маршруты: Коломбо – Дамбулла – оз. Кандалама – Канди – Нувара-Элия – Калутара – Бенгота – Галле – заповедник Бундала; нац. парк Каудулла (Шри-Ланка)	Август 2005, 2016 гг.
		Ж/д маршрут: Каир – Асуан. Автомобильный маршрут: Луксор – Кена. Река Нил: Асуан – Луксор (Египет)	Август 2009 г.
		Автомобильный маршрут: Баринас – ранчо Ато-эль-Седраль (Лос-Льянос, Венесуэла)	Август 2011 г.
		Нац. парк Ишкёль (Тунис)	Январь 2013 г.
11	<i>Arh</i>	Оз. Каддо-Лэйк (Техас, США)	Июль 2013 г.
12	<i>Arc</i>	Оз. Аггёль (Азербайджан)	Январь 1973 г.
		Кызыл-Агачский заповедник (Азербайджан)	Январь 1969, 1971, 1975 гг.
		Самур (Дагестан, Россия)	Август 1974 г, август – сентябрь 1978 г.
		Реки Ока (Москва – Горький), Волга (Горький – Ростов-на-Дону) (Россия)	Июнь 1985–1987 гг.
		Запорожская обл. (Украина)	Июнь 1989 г.

№	Виды цапель	Места наблюдений	Сроки
		Псковская обл., о. Белов (Россия)	Июнь 1989 г.
		Московская обл. (Россия)	Июль 1997 г.
		Р. Ахтуба (Волгоградская обл.)	Июль 2016–2018 гг.
13	<i>Arcoc</i>	Ранчо Ато-эль-Седраль (Венесуэла)	Август 2011 г.
14	<i>Arp</i>	Аграханский залив (Дагестан, Россия)	Октябрь – ноябрь 1971 г., ноябрь – декабрь 1974 г.
		Река Нил: Асуан – Луксор (Египет)	Август 2009 г.
15	<i>Ara</i>	Аграханский залив (Дагестан, Россия)	Октябрь – ноябрь 1971 г.
		Кызылагачский заповедник (Азербайджан)	Январь – февраль 1969 г., 1971, 1975 гг.
		Оз. Аггёль (Азербайджан)	Январь – февраль 1973 г.
		Ато-эль-Седраль (Венесуэла)	Август 2011 г.
		Каддо-Лэйк (Техас, США)	Июль 2013 г.
16	<i>Ari</i>	Оз. Фема-Лэйк (Непал)	Сентябрь 1998 г.
17	<i>Ss</i>	Ато-эль-Седраль (Венесуэла)	Август 2011 г.
18	<i>Eg</i>	Кызыл-Агачский зап. (Азербайджан)	Январь – февраль 1969 г., 1971, 1975 гг., август 1976 г.
		Запорожская обл. (Украина)	Июнь 1989 г.
		Покхара (Непал)	Сентябрь 1998 г.
		Ларнака (Кипр)	Август 2002 г.
		Заповедник Бундала (Шри-Ланка)	Август 2005 г.
		Река Нил (Египет)	Август 2009 г.
		Река Ахтуба (Волгоградская обл.)	Июль 2016–2018 гг.
19	<i>Et</i>	Ранчо Ато-эль-Седраль (Венесуэла)	Август 2011
20	<i>Ec</i>	Оз. Каддо-Лэйк (Техас, США)	Июль 2013 г.
21	<i>Egul</i>	Красное море (Хургада, Египет)	Август 2009 г.

Условные обозначения: 1) *Tl* — мраморная тигровая цапля *Tigrisoma lineatum*; 2) *Im* — малая выпь *Ixobrychus minutus*; 3) *Bs* — выпь *Botaurus stellaris*; 4) *Nn* — кваква *Nycticorax nycticorax*; 5) *Bts* — зеленая кваква *Butorides striatus*; 6) *Btv* — американская зеленая кваква *Butorides virescens*; 7) *Pp* — южноамериканская кваква *Pilcherodius pileatus*; 8) *Ag* — индийская прудовая цапля *Ardeola greyi*; 9) *Ar* — желтая цапля *Ardeola ralloides*; 10) *Bib* — египетская цапля *Bubulcus ibis*; 11) *Arh* — большая голубая цапля *Ardea herodias*; 12) *Arc* — серая цапля *Ardea cinerea*; 13) *Arcoc* — южноамериканская цапля *Ardea cocoi*; 14) *Arp* — рыжая цапля *Ardea purpurea*; 15) *Ara* — большая белая цапля *Ardea alba*; 16) *Ari* — средняя белая цапля *Ardea intermedia*; 17) *Ss* — свистящая цапля *Sirigma sibilatrix*; 18) *Eg* — малая белая цапля *Egretta garzetta*; 19) *Et* — снежная цапля *Egretta thula*; 20) *Ec* — малая голубая цапля *Egretta caerulea*; 21) *Egul* — береговая цапля *E.gularis*.

Проанализированы кормовые стратегии цапель Палеарктики и частично других зоогеографических областей. Для этой цели использованы материалы из личных наблюдений авторов, в большинстве своем опубликованных [13, 15, 18, 21, 25, 29–36 и др.], а также данные из многочисленных литературных источников [1, 3, 6, 42, 43, 46, 48, 51, 52, 56, 58, 59, 64–66, 74, 75, 78–80].

Разнообразие кормовых методов оценено с использованием цифрового кодирования поведения по специально разработанной системе классификаторов,

учитывающей различные параметры поведения птицы-фуражира на всех стадиях развертывания кормовой поведенческой последовательности [19, 20]. Разносторонность кормового поведения избранных видов цапель оценена по стандартизированной форме меры информации (мере неупорядоченности) Шеннона – Уивера [60]:

$$\beta'_H = -\sum_{i=1}^Q P_i \log_e P_i / \log_e Q,$$

где Q — количество кормовых классов, P — пропорция событий в классе i . Функция показывает степень неравномерности распределения *кормовых методов* по пространственным ячейкам среды, в которых осуществляется поиск и атака добычи птицей-фуражиром.

Результаты и обсуждение

1. Кормовые стратегии цапель при одиночной кормежке

Стратегии одиночного поиска корма в той или иной степени встречаются у всех рассматриваемых видов цапель. Одиночная кормежка характерна для крупных цапель (*Ardea spp.*, *Botaurus spp.*), а также для видов, охотно использующих присады (*Ixobrychus spp.*, *Ardeola spp.*, *Nycticorax spp.*, *Butorides spp.*, *Tigrisoma spp.*). С другой стороны, египетская цапля активно использует групповые варианты охоты.

Следует отметить, что стратегия одиночного поиска пищевых объектов может быть рассмотрена с различных ракурсов.

1. Поиск добычи на мелководье и в наземных биотопах.

Обычными кормовыми биотопами цапель (за исключением наиболее «сухопутного» вида — египетской цапли) являются водные и водно-болотные угодья от открытых морских, речных и озерных мелководий до болотистой местности и влажных лугов [12, 37, 38, 44]. Поиск корма на суше может быть вызван климатическими условиями, ограничивающими доступность потенциальной добычи цапель в их традиционных охотничьих угодьях. Так, в Азербайджане в суровые зимы, когда водоемы замерзли, серые цапли, большие белые цапли и выпи вылетали в заснеженную степь, где охотились на мышевидных грызунов. После таяния снегового покрова серые цапли продолжали вылетать на кормежку в открытую степь, а большие белые цапли в основном держались вдоль кромки тростниковых зарослей [10].

2. Подкарауливание добычи.

Стратегии подкарауливания добычи входят (доминируют) в кормовой репертуар большинства видов цапель (см. фото 1–4).

Наиболее заметна данная повадка в репертуаре крупных длинноногих цапель (род *Ardea*), которые подолгу простаивают на одном месте (в основном на мелководье), поджидая добычу [6, 12, 26 и др.], изредка



Фото 1. Малая белая цапля на берегу Нила (Египет).
14 августа 2009 г. Фото А. Г. Резанова

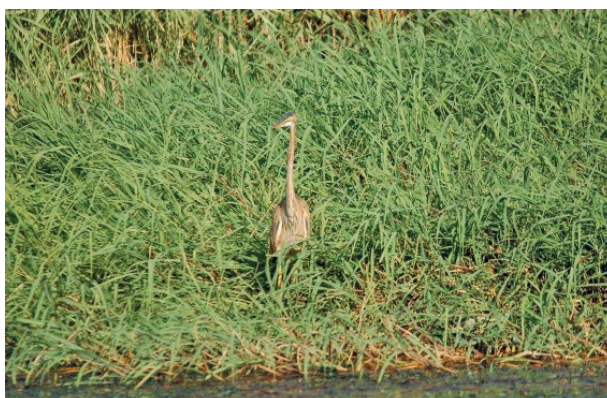


Фото 2. Рыжая цапля на берегу Нила (Египет).
14 августа 2009 г. Фото А. Г. Резанова



Фото 3. Рифовая (береговая) цапля. 19 августа 2009 г.
Берег Красного моря (Хургада, Египет). Фото А. Г. Резанова



Фото 4. Снежная цапля. 18 августа 2011 г.
Ато-эль-Седраль (Венесуэла) [33]. Фото А. Г. Резанова

переходя на другое место, если длительное нахождение на одной точке не принесит результатов. Для серой цапли описано подкарауливание грызунов у нор [37].

Подкарауливание как трофическая стратегия используется птицами-фуражирами в местах наиболее вероятного появления потенциальной добычи. Представляет собой интерес поведение серых цапель, ожидающих на мелководьях р. Оки корабельные волны, которые, проходя по мелководью, вспугивают мелких рыбешек. Такое поведение цапель является антропогенной модификацией нативного поведения [14, 24].

Сравнительно мелкие и коротконогие виды (*Ixobrychus spp.*, *Ardeola spp.*, *Nycticorax spp.*, *Butorides spp.* и некоторые др.) обычно подкарауливают добычу стоя на урезе или находясь на присаде над водой (см. фото 5–8).

Нередко подкарауливание на урезе переходит в подкрадывание к добыче (см. фото 9–10) на дистанцию молниеносного выпада клювом [6, 25, 26]. Ныряние в воду с присады обычно для американской зеленой кваквы [58, 65] и каледонской кваквы *Nycticorax caledonicus* [56]. Некоторые виды при подкарауливании используют приманку (см. ниже).

Ожидание появления добычи с присады нередко используют длинноногие виды, такие как серая цапля, малая белая цапля. В частности, в Московской области в течение нескольких дней можно было наблюдать, как серая цапля ныряла за рыбой с невысокого пня (высотой 70 см), находящегося на мелководье лесного озера [21].

3. Пешее патрулирование.

Длительное нахождение в одном месте не всегда эффективно, и цапли (серая, большая белая, малая белая, свистящая и др.) нередко используют пешее патрулирование мелководий и наземных биотопов (пешая охота) (см. фото 11). Например, в январе – феврале 1973 года в низменном Азербайджане у оз. Аггёль (наблюдения А. Г. Резанова) одиночные серые цапли постоянно



Фото 5. Желтая цапля на присаде. Берег Нила (Египет).
14 августа 2009 г. Фото А. Г. Резанова



Фото 6. Молодая зеленая кваква. Ато-эль-Седраль (Венесуэла).
17 августа 2011 г. Фото А. Г. Резанова

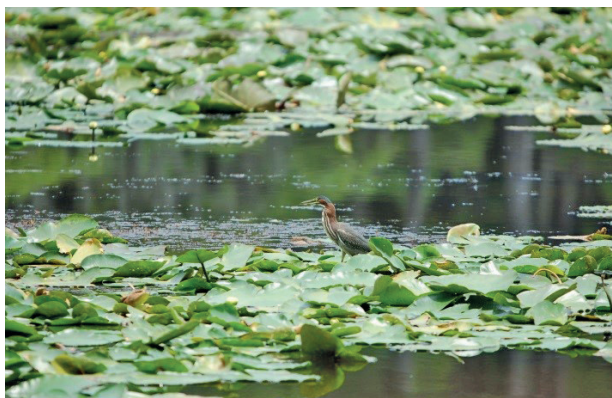


Фото 7. Американская зеленая кваква на сплавине оз. Каддо (Техас, США).
24 июля 2013 г. Фото А. Г. Резанова



Фото 8. Малая белая цапля в Негомбо (Шри-Ланка).
Фото А. А. Резанова [36]



Фото 9. Большая белая цапля. 11 августа 2011 г.
Ато-эль-Седраль (Венесуэла). Фото А. Г. Резанова

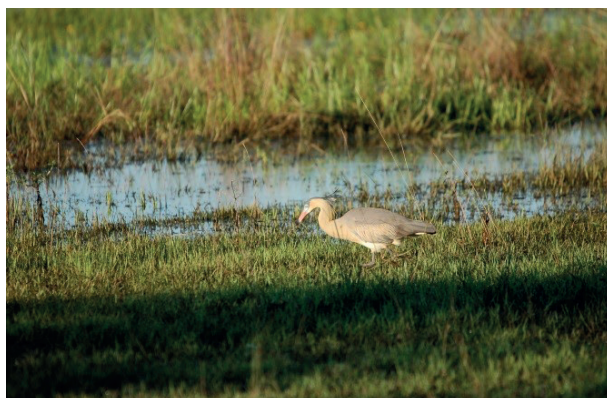


Фото 10. Свистящая цапля. 11 августа 2011 г.
Ато-эль-Седраль (Венесуэла). Фото А. Г. Резанова [33]



Фото 11. Свистящая цапля во время пешей охоты. 11 августа 2011 г. Ато-эль-Седраль (Венесуэла). Фото А. Г. Резанова [33]

охотились на суше, используя подкарауливание, или проходили десятки метров, обследуя глинистые полупустынные участки Мильской равнины. Ранее на мышкование серых цапель, зимующих в Азербайджане, также указывали Ю. А. Исаков, К. А. Воробьев [5], В. С. Греков [2] и другие исследователи. У коротконогих видов (например, у кваквы, выпи, тигровой цапли и др.) пешая охота, как правило, бывает непродолжительна.

4. Поисковый полет.

Поисковый полет относится к разряду крайне редких кормовых стратегий цапель, специализированных на бипедальных локомоциях наземного типа (ходьба по мелководью и суше). Поисковый (патрулирующий) полет над участками глубокой воды с последующей посадкой, плаванием и собиранием снулой рыбы с поверхности воды, описан для серой цапли; наблюдения проведены летом 1989 г. на Псковском озере [15]. Воздушное патрулирование и приведение также известно для английских популяций серой цапли [40, 49, 62, 77], для Германии [63]. Здесь как минимум присутствуют эколого-географический и индивидуальный аспекты. Нырание цапель можно оценить как инновации поведения, проявляющиеся в конкретных, нередко географически изолированных локалитетах.

В Техасе (США) отмечены смешанные стаи белых и снежных цапель во время воздушного разыскивания рыб *Dorosoma sp.*, которые кормились *Morone chrysops* у поверхности воды. Цапли «трепетали» над водой на высоте 3–5 м, а затем спускались, чтобы схватить рыбу [57]. В августе 2005 г. мы проводили наблюдения за парой зеленых квакв, которые постоянно держались на берегу реки Бентота (Шри-Ланка). Цапли прилетали обычно ранним вечером, за несколько часов до захода солнца, подолгу сидели на невысоком (порядка 1 м) обрывистом берегу и всматривались в воду. В качестве присады птицы также использовали пруттик, торчащий из воды у самого берега. Отмечена неудачная атака добычи: цапля взлетела с берега,

в порхающем полете (*fluttering flight*) летала над самой водой у берега, касаясь ее лапами. Предположительно, цапля пыталась выхватить клювом рыбу из поверхностных слоев воды или же спровоцировать движение отдыхающих рыб [27].

5. Методы, облегчающие зрительное обнаружение добычи.

Стратегия визуализации добычи отличается разнообразием. Весь комплекс кормовых методов, направленных на повышение эффективности зрительного обнаружения добычи, условно можно разделить на две самостоятельные группы: 1) вспугивание и/или выпугивание (экспонирование) добычи; 2) привлечение добычи. Если визуализацию рассматривать как процесс, который обеспечивает зрительное восприятие добычи, то экспонирование и привлечение добычи могут быть рассмотрены как частные случаи.

Методы визуализации добычи широко представлены в репертуаре малой белой цапли, которые составляют порядка 50 % от общего числа кормовых методов, выделенных у этого вида при помощи цифрового кодирования [19, 20]. Некоторые методы направлены на визуализацию добычи путем ее вспугивания, другие — путем ее привлечения. Вспугивание добычи осуществляется как самим фуражиром, при помощи локомоторных (способствующих перемещению птицы в пространстве) и/или моторных актов (не приводящих к перемещению птицы в пространстве), так и с использованием активности других животных. К простейшим локомоторным актам относится «повышенная беготня» с раскрытыми крыльями [7, 31] на мелководье (см. фото 12), переходящая в преследование вспугнутых рыб. В качестве специализированных моторных актов в кормовом репертуаре цапель присутствуют: встряхивание лапой травянистых кочек для выпугивания мальков рыб [3] и взбалтывающие движения одной из лап [36]. Взбалтывание лапой ила (*foot-stirring*) описано и для североамериканских цапель, в частности для снежной цапли [64].

Иногда в солнечные дни малые белые цапли, охотящиеся на мелководье, раскрывают крылья — создание тени привлекает мелких рыб. Подобную



Фото 12. Использование малой белой цапель повышенной двигательной активности для визуализации добычи. 16 августа 2009 г. Нил (Египет). Фото А. Г. Резанова

картину охоты цапли мы наблюдали на прибрежных мелководьях Нила: развернутые в горизонтальной плоскости крылья могли играть роль своеобразного навеса [31] (см. фото 13). Наиболее ярко «охота под навесом» выражена у черной цапли *Egretta ardesiaca* [41, 47, 61] (см. фото 14).



Фото 13. Охота малой белой цапли под «навесом» из крыльев. 16 августа 2009 г. Нил (Египет). Фото А. Г. Резанова



Фото 14. Черная африканская цапля охотится под «навесом» из крыльев [39]

Для ряда североамериканских видов цапель описана «кормежка под крылом» (“underwing feeding”), когда птица во время ходьбы полностью раскрывает крылья и схватывает добычу из-под крыла [65]. Привлечение мелких рыбешек иногда осуществляется весьма оригинальным способом. Так, кваква опускает в воду клюв и производит им вибрирующие движения. Падающие в воду капельки имитируют падение насекомых в воду, что привлекает мелких рыб, делая их доступными для охотящейся цапли [45].

Использование различных предметов (насекомых, червей, ягод, кусочков хлеба, листочков, перышков, обломков прутиков), бросаемых в воду в качестве приманки для рыб (bait-fishing), описано для целого ряда видов цапель. Классическим примером является зеленая кваква [53–55, 68, 72, 76]. У зеленой кваквы (американская зеленая кваква нередко рассматривается как подвид *Butorides striatus virescens*) данная повадка имеет широкое географическое распространение и известна для Японии [53, 55, 72], Флориды [54, 72], Арканзаса [68], Кубы, Африки и Перу [72]. По наблюдениям Х. Хигучи (Н. Higushi) [53–55] в Японии, такое поведение наиболее характерно для взрослых птиц, которые в качестве приманки использовали насекомых, червей, веточки, ягоды и листочки. Во Флориде цапли использовали приманку антропогенного происхождения: хлеб, печенье; японские популяции цапли к этой приманке не проявляли никакого интереса. Птицы несли приманку в клюве, бросали в воду и наблюдали за поведением рыб, время от времени делая броски за добычей. В целом использование приманок повышало эффективность охоты цапель.

Охота с приманкой также известна для желтой цапли [69], индийской прудовой цапли [70], кваквы, большой белой цапли, большой голубой цапли *Ardea herodias* [71].

6. Клептопаразитизм.

Клептопаразитизм среди птиц обычно проявляется либо в форме воровства добычи (stealing behaviour), либо в форме грабежа (robbing behaviour), когда одна особь отнимает добычу у другой особи, конспецифической (своего вида) или интраспецифической (другого вида). Как правило, клептопаразитические наклонности проявляются у цапель во время групповой кормежки и ограниченности кормовых ресурсов.

2. Кормовые стратегии цапель при групповой кормежке

Стратегия моновидовой групповой кормежки, на наш взгляд, наиболее характерна для египетской цапли. В таких группах могут собираться десятки и даже сотни птиц. Поскольку птицам, находящимся в арьергарде кормового скопления, достается меньше добычи, чем птицам авангарда, они используют принцип чехарды (leap-frogging) — птицы арьергарда периодически

перелетают вперед, становясь авангардом группы [75]. Египетская цапля практически на всем пространстве ее громадного ареала вступает в кормовые ассоциации с крупными пасущимися млекопитающими (см. фото 15–16), которые во время своего перемещения по пастбищу вспугивают мышевидных грызунов, крупных насекомых (*Orthoptera* и др.), рептилий, земноводных, становящихся добычей цапель. Такие ассоциации рассматриваются как комменсальные, либо их относят к так называемой протокооперации, т. е. к взаимовыгодному сотрудничеству [11, 28, 32, 34, 35 и др.]. Из других групп аистообразных кормовые ассоциации как характерная черта поведения известны для белого аиста *Ciconia ciconia* [17]. В меньшей степени известны кормовые ассоциации малой белой цапли [8, 10], средней белой цапли [9], большой белой цапли [32] и др. В августе 2005 г. в Шри-Ланке в окрестностях Калутары мы отметили кормовую ассоциацию одиночной индийской прудовой цапли с пасущимися на рисовом поле буйволами [27].



Фото 15. Кормовая ассоциация большой белой цапли с лошадейю.
18 августа 2011 г. Ато-эль-Седраль (Венесуэла). Фото А. Г. Резанова [33]



Фото 16. Кормовая ассоциация египетских цапель с индийскими слонами.
9 августа 2016 г., Шри-Ланка. Фото А. А. Резанова [34]

У большой белой цапли зарегистрирована ассоциация с крохальями (*Mergus spp.*) — цапли охотились на рыбу, выпугиваемую утками [67], а также с хищной рыбой — жерехом *Aspius aspius* [50].

Многочисленны ассоциации птиц с работающей землеобрабатывающей и уборочной техникой [22, 28] (см. фото 17).



Фото 17. Египетские цапли следуют за плугом [4]

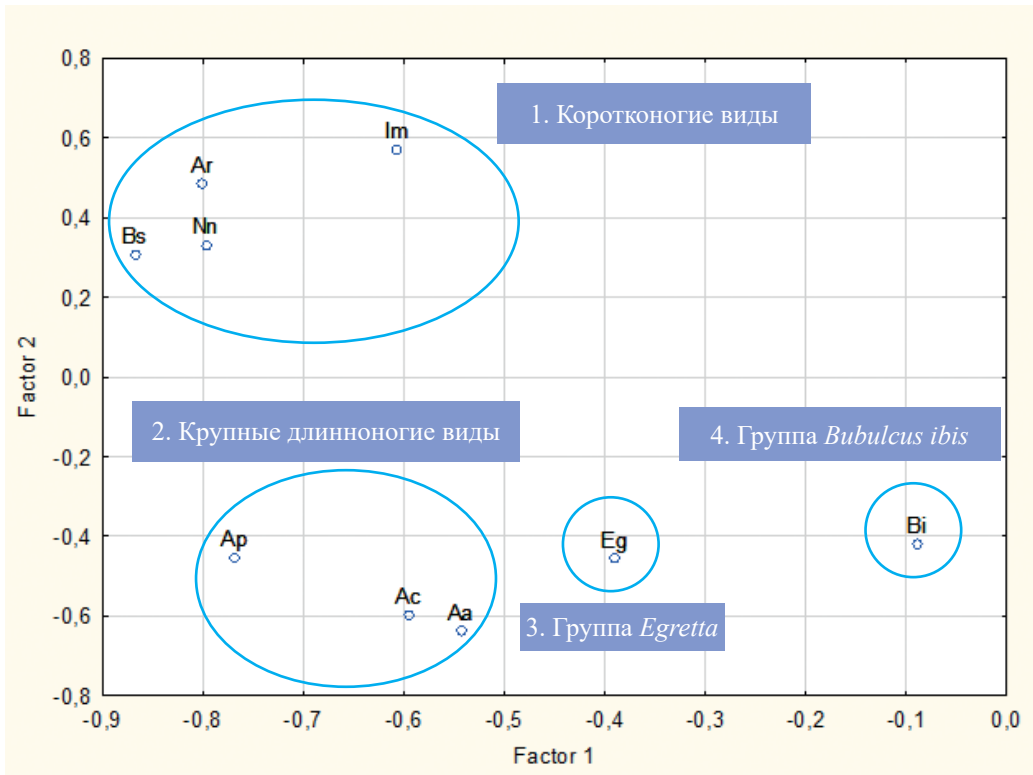
Для рифовой (береговой) цапли (Красное море, Египет) описана ассоциация с человеком, бросающим в воду кусочки белого хлеба; кусочки служили приманкой для рыб, на которых успешно охотилась цапля [30].

3. Общий анализ кормовых стратегий цапель

Общая оценка кормовых стратегий избранных видов цапель проведена при помощи факторного анализа. Схема ординации видов (см. рис. 1) построена на основе анализа более 70 кормовых методов, выделенных у 9 видов цапель на основе цифрового кодирования их кормового поведения [19, 20].

Факторный анализ в значительной степени показал результаты по локомоторным и моторным составляющим кормовых методов, в основном на стадии поиска корма, что и учитывалось в первую очередь при их цифровом кодировании.

Совершенно очевидны выделенные группы: 1) сравнительно коротконогие виды, охотящиеся при помощи подкарауливания, в том числе с присады, — выпь, кваква, желтая цапля, и недалеко от них малая выпь. В эту же группу входят виды, не задействованные в анализе: два вида зеленых квакв, все виды волчков и др.; 2) крупные длинноногие цапли рода *Ardea* (обращает на себя внимание полное совпадение систематического положения птиц с их трофической экобиоморфой (жизненной формы); 3) группа *Egretta* (*E.thula* в анализ не включена, но ее поведение практически идентично таковому



Условные обозначения: Bs — выпь; Ar — желтая цапля; Nn — кваква; Im — малая выпь; Ap — рыжая цапля; Ac — серая цапля; Aa — большая белая цапля; Eg — малая белая цапля; Bi — египетская цапля.

Рис. 1. Трофические группировки цапель, выделенные методом факторного анализа

E.garzetta) и 4) *Bubulcus ibis* как наиболее сухопутный вид цапель, характеризующийся стабильными кормовыми ассоциациями с пасущимися млекопитающими, землеобрабатывающей и уборочной техникой.

Что касается разнообразия кормовых методов ($n = 31$) и пространственной разносторонности кормового поведения ($\beta'_H = 0,4363$), лидером среди проанализированных 9 видов является серая цапля. Также высоки представленные показатели у египетской цапли (19 и 0,3767) и большой белой цапли (18 и 0,4138). Полученные результаты, по-видимому, в значительной степени связаны с доступностью указанных видов для получения необходимой информации в условиях полевых наблюдений и недостаточностью информации по кормовому поведению других видов, например таких как малая выпь.

Литература

1. Березовиков Н. Н., Гусцов А. П. Кормовое поведение малой *Egretta garzetta* и большой *E. alba* белых цапель в дельте Урала // Русский орнитологический журнал. 2012. Т. 21. № 725. С. 241–246.
2. Греков В. С. Колонии голенастых и веслоногих птиц в Кызыл-Агачском заповеднике // Орнитология. Вып. 7. М.: МГУ, 1965. С. 258–265.
3. Жмуд М. Е. Необычный способ охоты малой белой цапли на рыб // Прикладная этология. М.: Наука, 1983. С. 250–251.
4. Египетские цапли следуют за плугом. Япония. 2007 // Cattle Egrets. URL: <http://natural-japan.net/?p=200>
5. Исаков Ю. А., Воробьев К. А. Обзор пролета и зимовок птиц на южном Каспии // Труды Всесоюзного орнитологического заповедника Гассан-Кули. М., 1940. С. 5–159.
6. Кокшайский Н. В. Морфология и поведение (на примере пищедобывательной активности цапель) // Механизмы полета и ориентации птиц. М.: Наука, 1966. С. 169–223.
7. Кокшайский Н. В. Методы визуализации добычи у птиц // Орнитология 11. М.: МГУ, 1974. С. 126–135.
8. Кокшайский Н. В., Мустафаев Г. Т. Об ассоциациях птиц с домашними животными в Азербайджане // Ученые записки Азерб. ГУ. 1967 (1968). № 4. С. 73–81.
9. Литвиненко Н. М., Шибнев Ю. В. О некоторых редких птицах Южного Приморья // Орнитология. Вып. 7. М.: Изд-во МГУ, 1965. С. 115–121.
10. Михеев А. В., Орлов В. И., Резанов А. Г. Зимовки аистообразных в низменном Азербайджане // Фауна и экология позвоночных животных. М., 1976. С. 3–21.
11. Нанкинов Д. Н. Кормовые ассоциации диких птиц с домашним скотом и их проявление на территории Болгарии // Русский орнитологический журнал. 2013. Т. 22. № 949. С. 3373–3397.
12. Приклонский С. Г., Зубакин В. А., Коблик Е. А. (ред.) Птицы России и сопредельных регионов. Т. 7. Пеликанообразные, Аистообразные, Фламингообразные. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. 602 с.
13. Резанов А. Г. Некоторые данные по экологии аистообразных на стоянках во время пролета (западное побережье Каспия) // Современные проблемы зоологии и совершенствование методики ее преподавания. Пермь, 1976. С. 322–324.
14. Резанов А. Г. Кормятся птицы // Природа. 1986. № 6. С. 44–49.
15. Резанов А. Г. Способы охоты серой цапли *Ardea cinerea* при добывании рыбы на глубоководных участках // Русский орнитологический журнал. 1995. Т. 4. № 1/2. С. 25–27.
16. Резанов А. Г. Эколого-географическая изменчивость визуализации добычи у птиц при наземной кормежке // Орнитологические исследования в России (к 90-летию проф. А. В. Михеева). М.; Улан-Удэ, 1997. С. 149–158.
17. Резанов А. Г. О кормовых ассоциациях белых аистов *Ciconia ciconia* с коровами в Белоруссии // Русский орнитологический журнал. 1997. Т. 6. № 22. С. 17–19.
18. Резанов А. Г. Заметки по кормовому поведению птиц Непала // Русский орнитологический журнал. 1999. Т. 8. № 68. С. 6–16.
19. Резанов А. Г. Кормовое поведение птиц (генерализованный метод описания и эколого-географические особенности): автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2000. 48 с.

20. Резанов А. Г. Кормовое поведение птиц: метод цифрового кодирования и анализ базы данных. М.: Издат-школа, 2000. 224 с.
21. Резанов А. Г. Охота серой цапли *Ardea cinerea* с присады // Рус. орнитологический журнал. 2000. Т. 9. № 124. С. 21–22.
22. Резанов А. Г. Историко-географический анализ «следования за плугом» у птиц // Русский орнитологический журнал. 2008. Т. 17. № 410. С. 499–513.
23. Резанов А. Г. О классификации методов облегчения обнаружения и добывания корма у птиц // Современные проблемы орнитологии Сибири и Центр. Азии: мат-лы IV Международной орнитологической конференции. Улан-Удэ, 2009. С. 175–179.
24. Резанов А. Г. Трофические связи птиц с водным транспортом и их происхождение // Русский орнитологический журнал. 2011. Т. 20. № 627. С. 143–162.
25. Резанов А. Г. О кормовом поведении кваквы *Nycticorax nycticorax* // Русский орнитологический журнал. 2012. Т. 21. № 791. С. 2131–2137.
26. Резанов А. Г., Кошелев А. И., Фурманова В. П. Кормодобывательная активность и поведение цапель в Северном Приазовье // Исследования многообразия животного мира. Одесса, 1998. С. 96–102.
27. 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.
28. 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.
29. Резанов А. Г., Резанов А. А. Египетская цапля *Vibulcus ibis* в агроландшафтах долины Нила // Русский орнитологический журнал. 2009. Т. 18. № 512. С. 1616–1617.
30. Резанов А. Г., Резанов А. А. Рифовая цапля *Egretta gularis* охотится на рыбу, используя приманку, которую бросает человек // Русский орнитологический журнал. 2009. Т. 18. № 526. С. 2024–2028.
31. Резанов А. Г., Резанов А. А. О кормовом поведении малой белой *Egretta garzetta* и желтой *Ardeola ralloides* цапель на мелководьях и сплавинах Нила // Русский орнитологический журнал. 2010. Т. 19. № 543. С. 61–66.
32. Резанов А. Г., Резанов А. А. О кормовой ассоциации египетской цапли *Vibulcus ibis* с домашними копытными животными на пастбищных лугах Лос-Льянос в Венесуэле // Русский орнитологический журнал. 2013. Т. 22. № 886. С. 1509–1512.
33. Резанов А. Г., Резанов А. А. Заметки по аистообразным *Ciconiiformes* из окрестностей Ато-Эль-Седраль (Венесуэла) // Русский орнитологический журнал. 2013. Т. 22. № 936. С. 3009–3020.
34. Резанов А. Г., Резанов А. А. Пастбищные кормовые ассоциации египетской цапли *Vibulcus ibis*: эколого-географический и исторический анализ // Вестник МГПУ. Серия «Естественные науки». 2018. № 1 (29). С. 8–25.
35. Резанов А. Г., Резанов А. А. Египетская цапля *Vibulcus ibis* в агроландшафтах Восточного и Западного полушарий // Русский орнитологический журнал. 2018. Т. 27. № 1707. С. 6053–6058.
36. Резанов А. Г., Резанов А. А. Малые белые цапли *Egretta garzetta* при охоте на грязевом мелководье используют взбалтывающие движения лапами для визуализации добычи // Русский орнитологический журнал. 2019. Т. 28. № 1866. С. 6005–6010.

37. *Спангенберг Е. П.* Отряд голенастые птицы // Птицы Советского Союза. Т. 2. М.: Сов. наука, 1951. С. 350–475.
38. *Тугаринов А. Я.* Отряд *Ciconiiformes* — Аистообразные // Фауна СССР. Птицы. Т. 1. Вып. 3 / под ред. Е. Н. Павловского. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1947. С. 188–284.
39. Черная цапля на охоте. URL: https://pikabu.ru/story/chernaya_tsaplya_na_okhote_opisanie_prisutstvuet_1605782
40. *Boyle G. L.* Heron fishing in deep water // *British Birds*. 1967. Vol. 60. № 5. P. 215.
41. *Brown L. H., Urban E. K., Newman K.* The Birds of Africa. London: Acad. press, 1982. Vol. 1. 521 p.
42. *Burger J., Gochfeld M.* Age differences in Cattle Egrets *Bubulcus ibis* foraging with wild ungulates in Kenya // *Ardea*. 1989. Vol. 77. № 2. P. 201–204.
43. *Catley G. P.* Unusual feeding action of Great White Egret // *British Birds*. 1983. Vol. 76. № 2. P. 82–83.
44. *Cramp S., Simmons K. E. L.* Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. The Birds of the Western Palearctic. Vol. 1. Ostrich to Ducks. Oxford Univ. Press, 1978. 722 p.
45. *Davis W. E.* Black-Crowned Night-Heron vibrates bill in water to attract fish // *Southeastern Naturalist*. 2004. Vol. 3. № 1. P. 127–128.
46. *Dawn W.* Cattle Egrets provoke cattle to move and pick flies off bulls // *Auk*. 1959. V. 76. № 1. P. 97–98.
47. *Delacour J.* Under-wing fishing of the Black Heron, *Melanophoyx ardesiaca* // *Auk*. 1946. Vol. 63. № 3. P. 441–442.
48. *Del Hoyo J., Elliott A., Sargatal J.* (eds.) Handbook of the Birds of the World. Vol. 1. Ostrich to Ducks. Lynx Edicions, 1992. 696 p.
49. *Dummigan K. A., Rolls J. G., Holmes A. S.* Grey Herons fishing in deep water // *British Birds*. 1977. Vol. 70. № 3. P. 117.
50. *Jozefik M.* Sezonowy mutualizm troficzny między niektórymi gatunkami z rodziny Ardeidae a boleniem *Aspius aspius* (L) w deleie Wotgi // *Acta ornithol*. 1961. Vol. 6. № 1. P. 1–9.
51. *Hafner H., Boy V., Gory G.* Feeding methods, flock size and feeding success in the Little Egret *Egretta garzetta* and the Squacco heron *Ardeola ralloides* in Camargue, Southern France // *Ardea*. 1982. Vol. 70. № 1. P. 45–54.
52. *Hancock J., Kushlan J. A.* The Herons Handbook. Bloomsbury Publ. 2010. 288 p.
53. *Higuchi H.* Bait-fishing by the Green-backed Heron *Ardeola striata* in Japan // *Ibis*. 1986. Vol. 128. № 2. P. 285–290.
54. *Higuchi H.* Bait-fishing by Green-backed Herons in South Florida // *Fla. Field Natur*. 1988. Vol. 16. № 1. P. 8–9.
55. *Higuchi H.* Individual differences in bait-fishing by the Green-backed Heron *Ardeola striata* associated with territory quality // *Ibis*. 1988. Vol. 130. № 1. P. 39–44.
56. *Hobbs J. N.* Night-heron's feeding habits // *Emu*. 1956. Vol. 56. № 1. P. 61.
57. *Kasner A. C., Dixon T. P.* Aerial foraging over open water by Great Egrets and Snow Egrets on schooling freshwater fish // *Wilson Bull*. 2003. Vol. 115. № 2. P. 199–200.
58. *Kushlan J. A.* Feeding behavior of North American Herons // *Auk*. 1976. Vol. 93. № 1. P. 86–94.

59. *Lombardini K., Bennets R., Toureno C.* Foraging success and foraging habitat use by Cattle Egrets and Little Egrets in the Camargue, France // *Condor*. 2001. Vol. 103. № 1. P. 38–44.
60. *MacNally R. C.* On characterizing foraging versatility, illustrated by using birds // *Oikos*. 1994. Vol. 69. № 1. P. 95–106.
61. *Markus M. B.* The Black Heron // *Bokmakierie*. 1963. Vol. 15. № 2. P. 21–22.
62. *Marshall R. V.* Herons fishing from the air // *British Birds*. 1961. Vol. 54. № 5. P. 202.
63. *Mester H.* Zum Beuteerwerb des Fischreihers im Schwimmen // *Ornithol. Beobacht.* 1962. 59. № 1. P. 24–26.
64. *Meyerriecks A. J.* Foot-Stirring Feeding Behavior in Herons // *Wilson Bulletin*. 1959. Vol. 71. № 2. P. 153–158.
65. *Meyerriecks A. J.* Comparative breeding behavior of four species of North American herons // *Publ. Nuttall Ornithol. Club*. 1960. № 2. 158 p.
66. *Moule G. W. H.* Feeding habits of the Little Egret // *British Birds*. 1953. Vol. 46. № 7. P. 258.
67. *Parks J. M., Bressler S. L.* Observations of joint feeding activities of certain fish-eating birds // *Auk*. 1963. Vol. 80. № 2. P. 198–199.
68. *Preston C. R., Moseley H., Moseley C.* Green-backed Heron baits fish with insects // *Wilson Bull.* 1986. Vol. 98. № 4. P. 613–614.
69. *Prytherch R.* Squacco Heron possibly using insects as bait // *British Birds*. 1980. Vol. 73. № 4. P. 183–184.
70. *Réglade M. A., Dilawar M. E., Anand U.* Active bait-fishing in Indian Pond Heron *Ardeola grayii* // *Indian Birds*. 2015. Vol. 10. № 5. P. 124–125.
71. *Riehl C.* Black-crowned Night Heron fishes with bait // *Waterbirds*. 2001. Vol. 24. № 2. P. 285–286.
72. *Robinson S. K.* Use of bait and lures by Green-backed Herons in Amazonian Peru // *Wilson Bull.* 1994. Vol. 106. № 3. P. 567–569.
73. *Seedikkoya K., Azeez P. A., Shukkur E. A. A.* Cattle Egret *Bubulcus ibis* habitat use and association with cattle // *Forktail*. 2005. V. 21. P. 74–76.
74. *Sharah H. A., Ali E. A., Mohammed I. D.* The feeding behavior of the Cattle Egrets (*Bubulcus ibis* L.) in northeastern Arid zone of Nigeria // *J. Agri. Soc. Sci.*, 2008. V. 4. P. 6–12.
75. *Siegfried W. R.* Aspects of the feeding ecology of Cattle Egret, *Ardeola ibis*, in South Africa // *J. Anim. Ecol.* 1972. V. 41. № 1. P. 71–78.
76. *Sisson R. F.* The heron that fishes with bait // *Nat. Geogr.* 1974. Vol. 45. № 1. P. 142–147.
77. *Stacey J. V., Gervis G. R.* Heron apparently fishing in deep water // *British Birds*. 1967. Vol. 60. № 1. P. 49–50.
78. *Thompson C. F., Lanyon S. M., Thompson K. M.* The influence of foraging benefits on association of Cattle Egrets (*Bubulcus ibis*) with Cattle // *Oecologia*. 1982. V. 52. № 2. P. 167–170.
79. *Vincent J.* Habits of *Bubulcus ibis*, the Cattle Egret in Natal // *Ibis*. 1947. V. 89. P. 489–491.
80. *Winterbottom J. M.* Birds following ploughs // *Bokmakierie*. 1971. V. 23. № 3. P. 68.

Literatura

1. Berezovikov N. N., Giszov A. P. Kormovoe povedenie maloj *Egretta garzetta* i bol'shoj *E. alba* bely'x czapel' v del'te Urala // Russkij ornitologicheskij zhurnal. 2012. T. 21. № 725. S. 241–246.
2. Grekov V. S. Kolonii golenasty'x i veslonogix pticz v Ky'zy'l-Agachskom zapovednike // Ornitologiya. Vy'p. 7. M.: MGU, 1965. S. 258–265.
3. Zhmud M. E. Neoby'chny'j sposob oxoty' maloj belo'j czapli na ry'b // Prikladnaya e'tologiya. M.: Nauka, 1983. S. 250–251.
4. Egipetskie czapli sleduyut za plugom. Yaponiya. 2007 // Cattle Egrets. URL: <http://natural-japan.net/?p=200>
5. Isakov Yu. A., Vorob'yov K. A. Obzor proleta i zimovok pticz na yuzhnom Kaspii // Trudy' Vsesoyuznogo ornitologicheskogo zapovednika Gassan-Kuli. M., 1940. S. 5–159.
6. Kokshajskij N. V. Morfologiya i povedenie (na primere pishhedoby'vatel'noj aktivnosti capel') // Mexanizmy' poleta i orientacii pticz. M.: Nauka, 1966. S. 169–223.
7. Kokshajskij N. V. Metody' vizualizacii doby'chi u ptic // Ornitologiya 11. M.: MGU, 1974. S. 126–135.
8. Kokshajskij N. V., Mustafaev G. T. Ob asociacijax pticz s domashnimi zhivotny'mi v Azerbajdzhane // Ucheny'e zapiski Azerb. GU. 1967 (1968). № 4. S. 73–81.
9. Litvinenko N. M., Shibnev Yu. V. O nekotory'x redkix pticax YUzhnogo Primor'ya // Ornitologiya. Vy'p. 7. M.: Izd-vo MGU, 1965. S. 115–121.
10. Mixeev A. V., Orlov V. I., Rezanov A. G. Zimovki aistoobrazny'x v nizmennom Azerbajdzhane // Fauna i e'kologiya pozvonochny'x zhivotny'x. M., 1976. S. 3–21.
11. Nankinov D. N. Kormovy'e asociacii dikix pticz s domashnim skotom i ix proyavlenie na territorii Bolgarii // Russkij ornitologicheskij zhurn. 2013. T. 22. № 949. S. 3373–3397.
12. Priklonskij S. G., Zubakin V. A., Koblik E. A. (red.) Pticy' Rossii i sopredel'ny'x regionov. T. 7. Pelikanoobrazny'e, Aistoobrazny'e, Flamingoobrazny'e. M.: Tovarishestvo nauchny'x izdanij KMK, 2011. 602 s.
13. Rezanov A. G. Nekotory'e danny'e po e'kologii aistoobrazny'x na stoyankax vo vremya proleta (zapadnoe poberezh'e Kaspiya) // Sovremenny'e problemy' zoologii i sovershenstvovanie metodiki ee prepodavaniya. Perm', 1976. S. 322–324.
14. Rezanov A. G. Kormyatsya pticzy' // Priroda. 1986. № 6. S. 44–49.
15. Rezanov A. G. Sposoby' oxoty' seroj czapli *Ardea cinerea* pri doby'vanii ry'by' na glubokovodny'x uchastkax // Russkij ornitologicheskij zhurn. 1995. T. 4. № 1/2. S. 25–27.
16. Rezanov A. G. E'kologo-geograficheskaya izmenchivost' vizualizacii doby'chi u ptic pri nazemnoj kormezhke // Ornitologicheskie issledovaniya v Rossii (k 90-letiyu prof. A. V. Mixeeva). M.; Ulan-Ude', 1997. S. 149–158.
17. Rezanov A. G. O kormovy'x asociacijax bely'x aistov *Ciconia ciconia* s korovami v Belorussii // Russkij ornitologicheskij zhurnal. 1997. T. 6. № 22. S. 17–19.
18. Rezanov A. G. Zametki po kormovomu povedeniyu ptic Nepala // Russkij ornitologicheskij zhurnal. 1999. T. 8. № 68. S. 6–16.
19. Rezanov A. G. Kormovoe povedenie ptic (generalizovanny'j metod opisaniya i e'kologo-geograficheskie osobennosti): avtoref. dis. ... d-ra biol. nauk. M., 2000. 48 s.
20. Rezanov A. G. Kormovoe povedenie pticz: metod cifrovogo kodirovaniya i analiz bazy' danny'x. M.: Izdat-shkola, 2000. 224 s.
21. Rezanov A. G. Oxota seroj czapli *Ardea cinerea* s prisady' // Rus. ornitologicheskij zhurnal. 2000. T. 9. № 124. S. 21–22.

22. Rezanov A. G. Istoriko-geograficheskij analiz «sledovaniya za plugom» u pticz // Russkij ornitologicheskij zhurnal. 2008. T. 17. № 410. S. 499–513.
23. Rezanov A. G. O klassifikacii metodov oblegcheniya obnaruzheniya i dobyvaniya korma u pticz // Sovremennyye problemy ornitologii Sibiri i Centr. Azii: mat-ly IV Mezhdunarodnoj ornitologicheskoy konferencii. Ulan-Ude, 2009. S. 175–179.
24. Rezanov A. G. Troficheskie svyazi pticz s vodny'm transportom i ix proisxozhdenie // Russkij ornitologicheskij zhurnal. 2011. T. 20. № 627. S. 143–162.
25. Rezanov A. G. O kormovom povedenii kvakvy *Nycticorax nycticorax* // Russkij ornitologicheskij zhurnal. 2012. T. 21. № 791. S. 2131–2137.
26. Rezanov A. G., Koshelev A. I., Furmanova V. P. Kormodobyvatel'naya aktivnost' i povedenie czapel' v Severnom Priazov'e // Issledovaniya mnogoobraziya zhivotnogo mira. Odessa, 1998. S. 96–102.
27. 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.
28. Rezanov A. G., Rezanov A. A. Kormovy'e associacii aistoobrazny'x (*Ciconiiformes*) s krupny'mi travoyadny'mi mlekopitayushhimi, zemleobrabatyvayushhej i uborochnoj texnikoj // Branta. 2007. Vy'p. 10. S. 167–175.
29. Rezanov A. G., Rezanov A. A. Egipetskaya czaplya *Bubulcus ibis* v agrolandshaftax doliny Nila // Russkij ornitologicheskij zhurnal. 2009. T. 18. № 512. S. 1616–1617.
30. Rezanov A. G., Rezanov A. A. Rifovaya czaplya *Egretta gularis* oxotitsya na rybu, ispol'zuya primanku, kotoruyu brosaet chelovek // Russkij ornitologicheskij zhurnal. 2009. T. 18. № 526. S. 2024–2028.
31. Rezanov A. G., Rezanov A. A. O kormovom povedenii maloj belo'j *Egretta garzetta* i zheltoj *Ardeola ralloides* czapel' na melkovod'yax i splavinax Nila // Russkij ornitologicheskij zhurnal. 2010. T. 19. № 543. S. 61–66.
32. Rezanov A. G., Rezanov A. A. O kormovoj associacii egipetskoj czapli *Bubulcus ibis* s domashnimi kopytny'mi zhivotny'mi na pastbishhny'x lugax Los-L'yanos v Venesuele // Russkij ornitologicheskij zhurnal. 2013. T. 22. № 886. S. 1509–1512.
33. Rezanov A. G., Rezanov A. A. Zametki po aistoobrazny'm *Ciconiiformes* iz okrestnostej Ato-E'l'-Sedral' (Venesuela) // Russkij ornitologicheskij zhurnal. 2013. T. 22. № 936. S. 3009–3020.
34. 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.
35. Rezanov A. G., Rezanov A. A. Egipetskaya czaplya *Bubulcus ibis* v agrolandshaftax Vostochnogo i Zapadnogo polusharij // Russkij ornitologicheskij zhurnal. 2018. T. 27. № 1707. S. 6053–6058.
36. Rezanov A. G., Rezanov A. A. Maly'e bely'e czapli *Egretta garzetta* pri oxote na gryazevom melkovode ispol'zuyut vzbaltyvayushhie dvizheniya lapami dlya vizualizacii dobychi // Russkij ornitologicheskij zhurnal. 2019. T. 28. № 1866. S. 6005–6010.
37. Spangenberg E. P. Otryad golenasty'e pticzy' // Pticzy' Sovetskogo Soyuz. T. 2. M.: Sov. nauka, 1951. S. 350–475.
38. Tugarinov A. Ya. Otryad *Ciconiiformes* — Aistoobrazny'e // Fauna SSSR. Pticzy'. T. 1. Vy'p. 3 / pod red. E. N. Pavlovskogo. M.-L.: Izd-vo AN SSSR, 1947. S. 188–284.

39. Chernaya czaplya na oxote. URL: https://pikabu.ru/story/chernaya_tsaplya_na_okhote_opisanie_prisutstvuet_1605782
40. Boyle G. L. Heron fishing in deep water // *British Birds*. 1967. Vol. 60. № 5. P. 215.
41. Brown L. H., Urban E. K., Newman K. The Birds of Africa. London: Acad. press, 1982. Vol. 1. 521 p.
42. Burger J., Gochfeld M. Age differences in Cattle Egrets *Bubulcus ibis* foraging with wild ungulates in Kenya // *Ardea*. 1989. Vol. 77. № 2. P. 201–204.
43. Catley G. P. Unusual feeding action of Great White Egret // *British Birds*. 1983. Vol. 76. № 2. P. 82–83.
44. Cramp S., Simmons K. E. L. Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. The Birds of the Western Palearctic. Vol. 1. Ostrich to Ducks. Oxford Univ. Press, 1978. 722 p.
45. Davis W. E. Black-Crowned Night-Heron vibrates bill in water to attract fish // *Southeastern Naturalist*. 2004. Vol. 3. № 1. P. 127–128.
46. Dawn W. Cattle Egrets provoke cattle to move and pick flies off bulls // *Auk*. 1959. V. 76. № 1. P. 97–98.
47. Delacour J. Under-wing fishing of the Black Heron, *Melanophoyx ardesiaca* // *Auk*. 1946. Vol. 63. № 3. P. 441–442.
48. Del Hoyo J., Elliott A., Sargatal J. (eds.) Handbook of the Birds of the World. Vol. 1. Ostrich to Ducks. Lynx Edicions, 1992. 696 p.
49. Dummigan K. A., Rolls J. G., Holmes A. S. Grey Herons fishing in deep water // *British Birds*. 1977. Vol. 70. № 3. P. 117.
50. Jozefik M. Sezonowy mutualizm troficzny miedzy niektórymi gatunkami z rodziny Ardeidae a boleniem *Aspius aspius* (L) w deleie Wotgi // *Acta ornithol*. 1961. Vol. 6. № 1. P. 1–9.
51. Hafner H., Boy V., Gory G. Feeding methods, flock size and feeding success in the Little Egret *Egretta garzetta* and the Squacco heron *Ardeola ralloides* in Camargue, Southern France // *Ardea*. 1982. Vol. 70. № 1. P. 45–54.
52. Hancock J., Kushlan J. A. The Herons Handbook. Bloomsbury Publ. 2010. 288 p.
53. Higuchi H. Bait-fishing by the Green-backed Heron *Ardeola striata* in Japan // *Ibis*. 1986. Vol. 128. № 2. P. 285–290.
54. Higuchi H. Bait-fishing by Green-backed Herons in South Florida // *Fla. Field Natur*. 1988. Vol. 16. № 1. P. 8–9.
55. Higuchi H. Individual differences in bait-fishing by the Green-backed Heron *Ardeola striata* associated with territory quality // *Ibis*. 1988. Vol. 130. № 1. P. 39–44.
56. Hobbs J. N. Night-heron's feeding habits // *Emu*. 1956. Vol. 56. № 1. P. 61.
57. Kasner A. C., Dixon T. P. Aerial foraging over open water by Great Egrets and Snow Egrets on schooling freshwater fish // *Wilson Bull*. 2003. Vol. 115. № 2. P. 199–200.
58. Kushlan J. A. Feeding behavior of North American Herons // *Auk*. 1976. Vol. 93. № 1. P. 86–94.
59. Lombardini K., Bennets R., Toureno C. Foraging success and foraging habitat use by Cattle Egrets and Little Egrets in the Camargue, France // *Condor*. 2001. Vol. 103. № 1. P. 38–44.

60. *MacNally R. C.* On characterizing foraging versatility, illustrated by using birds // *Oikos*. 1994. Vol. 69. № 1. P. 95–106.
61. *Markus M. B.* The Black Heron // *Bokmakierie*. 1963. Vol. 15. № 2. P. 21–22.
62. *Marshall R. V.* Herons fishing from the air // *British Birds*. 1961. Vol. 54. № 5. P. 202.
63. *Mester H.* Zum Beuteerwerb des Fischreihers im Schwimmen // *Ornithol. Beobacht.* 1962. 59. № 1. P. 24–26.
64. *Meyerriecks A. J.* Foot-Stirring Feeding Behavior in Herons // *Wilson Bulletin*. 1959. Vol. 71. № 2. P. 153–158.
65. *Meyerriecks A. J.* Comparative breeding behavior of four species of North American herons // *Publ. Nuttall Ornithol. Club*. 1960. № 2. 158 p.
66. *Moule G. W. H.* Feeding habits of the Little Egret // *British Birds*. 1953. Vol. 46. № 7. P. 258.
67. *Parks J. M., Bressler S. L.* Observations of joint feeding activities of certain fish-eating birds // *Auk*. 1963. Vol. 80. № 2. P. 198–199.
68. *Preston C. R., Moseley H., Moseley C.* Green-backed Heron baits fish with insects // *Wilson Bull.* 1986. Vol. 98. № 4. P. 613–614.
69. *Prytherch R.* Squacco Heron possibly using insects as bait // *British Birds*. 1980. Vol. 73. № 4. P. 183–184.
70. *Réglade M. A., Dilawar M. E., Anand U.* Active bait-fishing in Indian Pond Heron *Ardeola grayii* // *Indian Birds*. 2015. Vol. 10. № 5. P. 124–125.
71. *Riehl C.* Black-crowned Night Heron fishes with bait // *Waterbirds*. 2001. Vol. 24. № 2. P. 285–286.
72. *Robinson S. K.* Use of bait and lures by Green-backed Herons in Amazonian Peru // *Wilson Bull.* 1994. Vol. 106. № 3. P. 567–569.
73. *Seedikkoya K., Azeez P. A., Shukkur E. A. A.* Cattle Egret *Bubulcus ibis* habitat use and association with cattle // *Forktail*. 2005. V. 21. P. 74–76.
74. *Sharah H. A., Ali E. A., Mohammed I. D.* The feeding behavior of the Cattle Egrets (*Bubulcus ibis* L.) in northeastern Arid zone of Nigeria // *J. Agri. Soc. Sci.*, 2008. V. 4. P. 6–12.
75. *Siegfried W. R.* Aspects of the feeding ecology of Cattle Egret, *Ardeola ibis*, in South Africa // *J. Anim. Ecol.* 1972. V. 41. № 1. P. 71–78.
76. *Sisson R. F.* The heron that fishes with bait // *Nat. Geogr.* 1974. Vol. 45. № 1. P. 142–147.
77. *Stacey J. V., Gervis G. R.* Heron apparently fishing in deep water // *British Birds*. 1967. Vol. 60. № 1. P. 49–50.
78. *Thompson C. F., Lanyon S. M., Thompson K. M.* The influence of foraging benefits on association of Cattle Egrets (*Bubulcus ibis*) with Cattle // *Oecologia*. 1982. V. 52. № 2. P. 167–170.
79. *Vincent J.* Habits of *Bubulcus ibis*, the Cattle Egret in Natal // *Ibis*. 1947. V. 89. P. 489–491.
80. *Winterbottom J. M.* Birds following ploughs // *Bokmakierie*. 1971. V. 23. № 3. P. 68.

A. G. Rezanov,

A. A. Rezanov

**Foraging Strategies of Herons (*Aves, Ciconiiformes, Ardeidae*):
Ecological and Geographic Analysis of the Phenomenon**

Based on literary data and field research of the authors conducted an ecological and geographical analysis of the main foraging strategies of selected species of heron (*Aves, Ciconiiformes, Ardeidae*) — more than 20 of 64–66 species of the World fauna herons. A classification of visualization techniques has been proposed.

Keywords: herons (*Ardeidae*) foraging strategies, visualization techniques, ecological and geographical analysis.