

А.Г. Резанов,
А.А. Резанов

Пастбищные кормовые ассоциации египетской цапли *Bubulcus ibis*: эколого-географический и исторический анализ

В статье проанализирован материал по пастбищным кормовым ассоциациям египетской цапли *Bubulcus ibis*, собранный авторами в различных регионах земного шара: Южной Азии (Непал, Шри-Ланка), Северной Африке (Египет, Тунис) и Южной Америке (Венесуэла). На основе собственных наблюдений и литературных данных сделан развернутый эколого-географический и исторический анализ явления.

Ключевые слова: египетская цапля *Bubulcus ibis*; пастбищные кормовые ассоциации; Южная и Юго-Восточная Азия; Африка; Центральная и Южная Америка.

Кормовые ассоциации аистообразных (Aves: *Ciconiiformes*) с пасущимися травоядными млекопитающими (с дикими копытными и хоботными, а также с домашними копытными — коровами, буйволами, овцами, лошадьми и пр.) и сельскохозяйственной техникой, известны для различных регионов земного шара. Наиболее полно кормовые ассоциации аистообразных изучены для белого аиста *Ciconia ciconia* [6; 11; 13; 15; 19; 39] и египетской цапли *Bubulcus ibis*.

Область обитания египетской цапли охватывает тропические, субтропические и южные районы умеренной зоны Евразии, Африки, Австралии с Океанией (см. рис. 1), Северной и Южной Америки (см. рис. 2). На всем пространстве обширного ареала цапля вступает в кормовые ассоциации с пасущимися травоядными животными и работающей сельскохозяйственной техникой [5–7; 10; 12–17; 22–24; 26; 31; 35; 40; 45–53]. Пасущиеся крупные млекопитающие и работающая землеобрабатывающая и уборочная техника визуализируют и/или обездвиживают крупных насекомых (в основном, прямокрылых *Orthoptera*), мышевидных грызунов, лягушек *Rana spp.* и др., облегчая цаплям поиск пищевых объектов

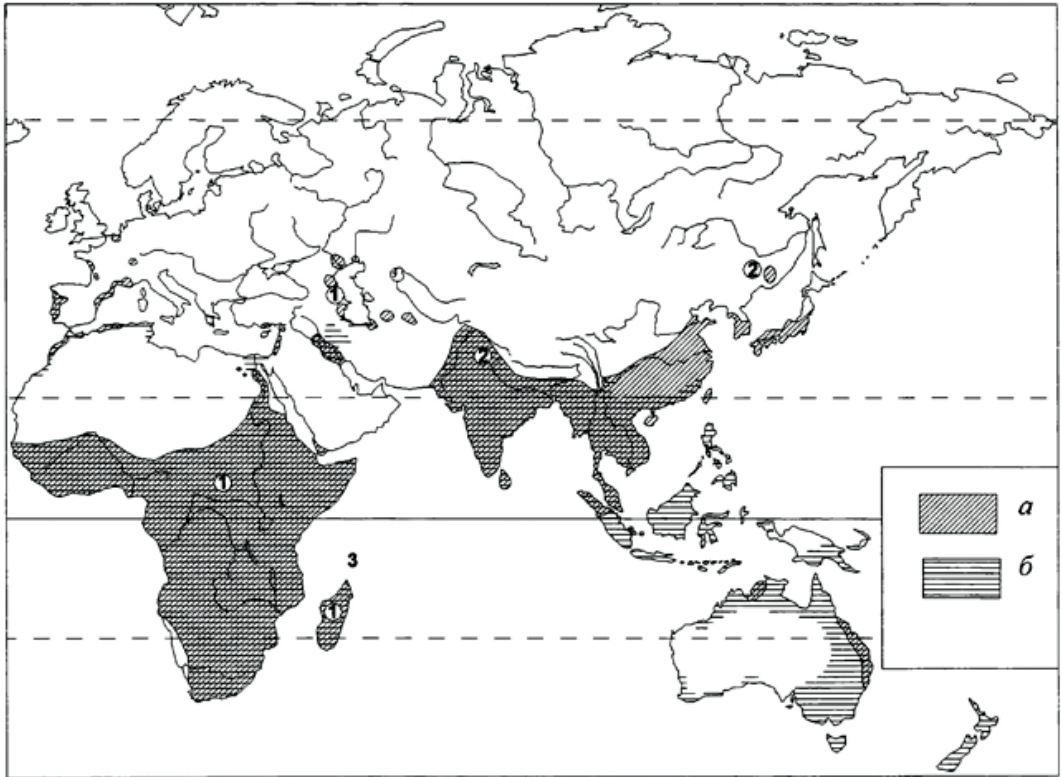


Рис. 1. Область распространения египетской цапли в Восточном полушарии:

a — области гнездования; *б* — места зимовок.

Подвиды: 1 — *B. i. ibis*, 2 — *B. i. coromandus*, 3 — *B. i. seichellarum* [4]



Рис. 2. Проникновение египетской цапли в Америку в XX веке и последующее расширение ареала [из: 42]; отдельные особи египетских цапель на американском континенте были зарегистрированы в 1911–1912 гг. в Британской Гвиане [из: 2; 15]

в условиях высокотравья, делая добычу заметной или, при повреждениях, менее мобильной.

Именно такие кормовые ассоциации и носят название пастбищных ассоциаций. Пасущиеся млекопитающие также служат для цапель объектом грумминга (от англ. *to groom* — «чистить лошадь»). Добывание птицами вспугиваемых животных, а также эктопаразитов с млекопитающих, с которыми они входят в ассоциации, квалифицируется как биотические отношения типа протокооперации: птицы получают пищу и, в свою очередь, выполняют функцию сторожей.

Материал и методика

Наблюдения за пастбищными кормовыми ассоциациями египетской цапли проводились авторами в Южной Азии (Непал — сентябрь – октябрь 1998 года, Шри-Ланка — август 2005, 2016 гг.), в Северной Африке (Египет — август 2009 года, Тунис — январь 2013 года) и в Южной Америке (Венесуэла — август 2011 года) (см. табл. 1). Кормовые ассоциации исследовались методами маршрутных учетов: автомобильные (Шри-Ланка, Египет, Венесуэла), железнодорожные, водные (Египет), пешие и велосипедные маршруты (Непал, Тунис). При пеших и велосипедных маршрутах изучались особенности кормового поведения египетских цапель, вступающих в кормовые ассоциации, а также во время их самостоятельной кормежки. Информация, полученная в Индии (январь 2014 года), в настоящей статье не использована, поскольку египетская цапля там отмечена только вне кормовых ассоциаций.

Таблица 1

Места и сроки проведения наблюдений за кормовыми ассоциациями египетской цапли *Vibulcus ibis*

Регион, страна	Период наблюдений	Обследованные районы
Южная Азия:		
Непал	Сентябрь – октябрь 1998 года	Катманду, Покхара, королевский национальный парк «Читван» (пешие и велосипедные маршруты)
Шри-Ланка	Август 2005 года	Коломбо – Дамбулла – озеро Кандалама – Канди – Нувара-Элия – Калутара – Бенгота – Галле – заповедник Бундала (автомобильные маршруты)
Шри-Ланка	Август 2016 года	Национальный парк Каудулла (автомобильный маршрут)
Северная Африка:		
Египет	Август 2009 года	Исна – Идфу – Ком-Омбо (ж.-д. маршрут Каир – Асуан), Луксор – Кена (автомобильный маршрут), Асуан – Луксор (водный маршрут по Нилу)
Тунис	Январь 2013 года	Национальный парк Ишкель (пеший маршрут)
Южная Америка:		
Венесуэла	Август 2011 года	Баринас – ранчо Ато-Эль-Седраль (автомобильный маршрут)

Результаты и обсуждение

1. Пастбищные ассоциации в Южной Азии.

В Непале (1998 год) учеты и наблюдения проводились в луговых местообитаниях (включая пастбищные луга) в районе Катманду, Покхары и в королевском национальном парке «Читван». Из девяти встреч кормящихся египетских цапель в пяти случаях (55,5 %) цапли вступали в ассоциации с коровами и буйволами. Помимо ассоциаций, формирующихся с целью добывания птицами выпугиваемых крупнорогатым скотом насекомых и лягушек, мы отмечали также явление груминга, когда цапли склевывали пищевые объекты (по-видимому, кровососущих насекомых) с ног пасущихся буйволов и коров.

В Шри-Ланке (август 2005 года) были проделаны автомобильные маршруты от западного побережья острова на север во внутренние горные районы страны и далее на южное побережье острова (см. табл. 1). Цапли были встречены в основном в агроландшафтах и на лугах в районе Негомбо, Курунегалы, Канди, Калутары и в заповеднике Бундала. Из 18 регистраций кормящихся цапель только в пяти случаях (27,7 %) они кормились в ассоциации с коровами и буйволами. Вне ассоциации кормились от 1 до 35 цапель ($11,62 \pm 6,7$; $SD = 12,33$; $P = 0,05$; $n = 13$), в ассоциации — от 1 до 10 ($3,4 \pm 3,25$; $SD = 3,71$; $P = 0,05$; $n = 5$), где SD — стандартное отклонение, P — уровень доверительной вероятности, n — величина выборки. В двух случаях вместе с цаплями отмечены черноголовые ибисы *Threskiornis melanocephalus*. 9 августа 2016 года в национальном парке Каудулла проведены наблюдения за пастбищной ассоциацией египетской цапли с индийскими слонами *Elephas maximus*. Отмечены две пары цапель (см. рис. 3) в ассоциации с группой из 10 слонов (из них два слоненка) и 10 цапель со стадом из 60 слонов, растянувшегося на 150 м.

2. Пастбищные ассоциации египетской цапли в Северной Африке.

В августе 2009 года (Египет) учеты египетской цапли проведены в агроландшафтах (плантации финиковой пальмы, банановые плантации, поля кукурузы, пашни) долины Нила. В частности, 14 августа во время железнодорожного маршрута Каир – Асуан проведен учет цапель на отрезке Исна – Идфу – Ком-Омбо (50–60 км). 17 августа на автомобильном маршруте Луксор – Хургада проведен учёт на отрезке Луксор – Кена (65–70 км); после Кены путь пролегал через Аравийскую пустыню. Птицы учитывались только с одной стороны по ходу движения транспорта в полосе реального зрительного обнаружения (до 100–150 м).

В целом зарегистрировано 797 особей египетской цапли (см. табл. 2), или более 6 особей на 1 км маршрута с односторонней полосой обнаружения. 61 цапля (7,65 %) была отмечена в ассоциации с копытными домашними животными (ослы, коровы, буйволы) и крестьянами, работающими в поле [16]. На водном маршруте по реке Нил (Асуан – Луксор; 15–17 августа 2009 года) были зарегистрированы ассоциации цапель с пасущимися по берегам осликами и буйволами (см. рис. 4).



Рис. 3. Кормовая ассоциация египетских цапель с индийскими слонами (Шри-Ланка, 9 августа 2016 года). Фото А.А. Резанова



Рис. 4. Кормовая ассоциация египетской цапли с осликом и буйволами на берегу Нила (Египет, 14 и 16 августа 2009 года). На мелководье ходулочник *Himantopus himantopus* (слева) и желтая цапля *Ardeola ralloides*. Фото А.Г. Резанова

Таблица 2

Учет египетской цапли в агроландшафтах долины Нила (Египет)
14 и 17 августа 2009 г. Общая протяженность маршрута 115–130 км

Нахождение цапель	Число регистраций	Число зарегистрированных птиц	Размер группы
На полях (людей и домашних животных поблизости нет)	104	512	1–40
На пашне	2	62	12–50
На полях около домашних ослов	6	47	1–27
На полях около коров и буйволов	2	9	1–8
Около крестьян, работающих в поле	2	5	1–4

3 января 2013 года в национальном парке «Ишкель» (Тунис) проделан 5-километровый пеший маршрут вдоль пастбищного луга у горного склона. Зарегистрировано 39 цапель, из них 15 (38,5 %) находились в ассоциации с пасущимися коровами и овцами; это значительно выше, чем было отмечено в Египте (7,65 %). На 1 км маршрута встречено 8 цапель (полоса обнаружения по обе стороны от трансекты движения). Из 11 регистраций в 4 (36,4 %), цапли ассоциировались с пасущимися животными (см. рис. 5). Выявлена четкая статистическая зависимость числа цапель ($\text{lim } 1-6$) от числа пасущихся копытных ($\text{lim } 3-12$), где lim — диапазон значений. Для полиномиальной линии тренда отмечен рост и в дальнейшем некоторое снижение ($P < 0,01$) числа цапель по мере роста числа пасущихся копытных, а для логарифмической линии тренда — неуклонный рост ($P < 0,05$).

Для африканского континента также характерны ассоциации египетской цапли со слонами. Еще Берг в книге «В стране слонов и исполинских аистов» (1929) писал об ассоциации египетских цапель с африканскими слонами *Loxodonta africana*. О подобных биотических отношениях цапель со слонами известно и из более поздних источников, в том числе из популярных книг Б. Гржимека («Они принадлежат всем», 1965) и И. Денеша («Впереди Килиманджаро», 1964) [6].

3. Пастбищные ассоциации в Южной Америке.

В Венесуэле (август 2011 года) египетская цапля встречена нами на равнинах Лос-Льянос, где традиционно развито пастбищное животноводство и растениеводство. Здесь раскинулись плантации кукурузы, риса и черной фасоли «караота». На сотни километров тянутся луга с рощами «дождевых деревьев» (rain tree) — саманов *Samanea saman*, с развесистыми зонтичными кронами (см. рис. 6) и американских кленов (*Acer negundo*) по берегам рек [17].

16 августа 2011 года во время автомобильного маршрута от городка Баринас, расположенного у подножья хребта Кордельера-де-Мерида, до ранчо Ато-Эль-Седраль (Hato El Cedral) проведен учет египетских цапель. Общая протяженность маршрута 274 км, из них на пастбищные луга пришлось порядка 110–120 км. Нами зарегистрировано 130 египетских цапель (16 встреч). В 15 случаях цапли кормились в обществе домашнего скота (всего 257 голов):



Рис. 5. Египетские цапли в национальном парке «Ишкель» (Тунис).
3 января 2013 года. Фото А.А. Резанова



Рис. 6. Пастбищный луг в Лос-Льянос (Венесуэла, 16 августа 2011 года); при увеличении около пасущихся коров видны египетские цапли. Фото А.Г. Резанова [из 17]

коров ($n = 12$), буйволов ($n = 1$), лошади ($n = 1$) и ослика ($n = 1$). Только в одном случае 4 цапли кормились отдельно от пасущихся копытных. Среднее количество цапель в ассоциации с коровами и буйволами составило $9,54 \pm 5,72$ особей ($SD = 10,52$; $\text{lim } 2-40$; $n = 13$; $P = 0,05$). Среднее число коров и буйволов в стадах, с которыми ассоциировались цапли $19,62 \pm 6,46$ ($SD = 11,84$; $\text{lim } 4-35$; $n = 13$; $P = 0,05$). Отдельные цапли отмечены у сельских домиков во внутренних двориках, в том числе около лошадей, находящихся в стойле. Отмечена статистически значимая тенденция ($r = 0,504$; $P < 0,05$, где r — величина корреляции) роста числа ассоциированных цапель с ростом числа голов пасущегося скота (см. рис. 7). Во время пешего маршрута от Санта-Элены до горы Рорайма и обратно (9–14 августа) через заповедные территории Гранд-Сабаны (территория национального парка «Канайма»), где отсутствует пастбищное животноводство (а диких копытных нет) и развит высокий и густой травостой, египетская цапля не была встречена нами ни разу [17].

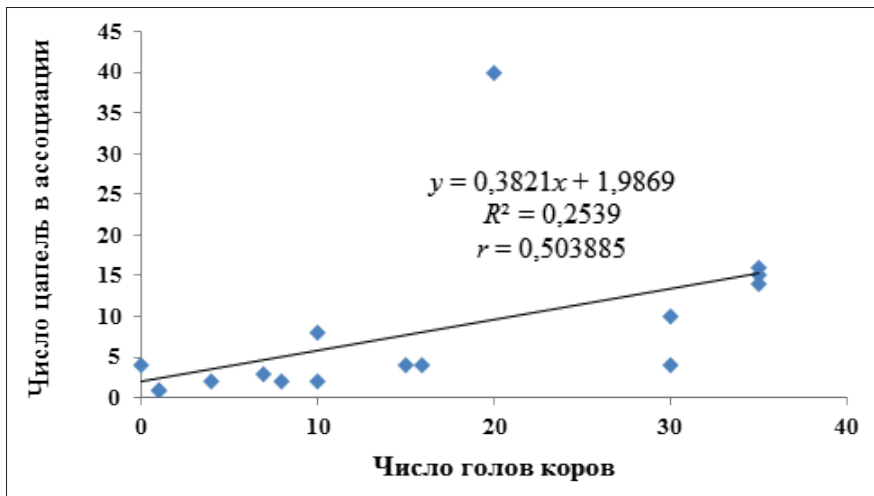


Рис. 7. Зависимость между числом цапель и пасущихся коров.

Венесуэла, 16 августа 2011 года [17]:

$y = 0,3821x + 1,9869$ — уравнение регрессии, описывающее линию тренда;

R^2 — величина аппроксимации; r — корреляция

4. О стереотипе кормового поведения египетской цапли.

В целом можно выделить как минимум три различные кормовые стратегии, слагающие видовой стереотип поведения египетской цапли: 1) одиночная кормежка; 2) коллективное разыскивание и добывание корма; 3) вступление в пастбищные ассоциации (со скотом, с техникой).

По наблюдениям 6–7 сентября 1998 года в Катманду (Непал) цапли использовали коллективный поиск корма, обследуя группой из 2 и 15 птиц обширную лужайку возле городского стадиона. Следует отметить очевидное влияние погодных условий на характер поиска добычи цаплями. Так, 7 сентября после дождя 2 цапли медленно ходили и склевывали с мокрой травы обездвиженных

или маломобильных насекомых. В сухую погоду птицам приходится иметь дело с подвижной добычей и тогда в арсенале их кормовых методов присутствовали более сложные варианты поведения: подкарауливание, подкрадывание, пробежки и стремительные броски-выпады. Нередко египетские цапли кормятся рыбой и другими водными обитателями (например, водными беспозвоночными), используя соответствующую тактику поиска добычи. Например, 6 сентября на р. Багмати (Катманду) одиночная цапля неторопливо шла вдоль уреза и периодически заходила в воду, иногда на глубину ног, и по несколько минут выстаивала в позе напряженного выжидания, внимательно вглядываясь в воду. Отсутствие добычи вынуждало ее переходить (до 10 м и более) на новые места [12].

21–23 сентября наблюдения за цаплями проведены в районе Покхары, на берегу озера, окруженного лесистыми горами, рисовыми чеками и лугами. На ночевку здесь собиралось несколько сотен птиц. На лугу цапли кормилась разреженной группой из 5–10 особей. Птицы двигались медленно, большими шагами, с вытянутой вверх шеей. Заметив добычу, подкрадывались, держа шею под углом от 45 градусов до почти горизонтального положения. Делали по 2–3 клевка в минуту. Добывание крупных пищевых объектов (дождевые черви до 10 см), провоцировало клептопаразитическую активность соседних особей [12].

Цапли также кормились рядом с пасущимися на травянистых склонах буйволами и коровами. В течение часа наблюдений птицы неотступно старались следовать за пасущимися копытными, даже если их периодически отгоняли пастухи. Цапли схватывали насекомых, вспугиваемых и, по-видимому, поврежденных скотом, часто делая клевки из-под ног и возле самых морд коров и буйволов. Не исключена и возможность добывания личинок жуков из помета скота. Иногда цапли взлетали на спины животных, но не кормились на них. Не вспугивая цапель, удавалось подойти к ним на 10–15 м; пастухов же в отличие от чужаков, птицы подпускали вплотную. Отмечена цапля, кормящаяся около буйвола вместе с двумя джунглевыми майнами (*Acridotheres fuscus*). В Читване египетские цапли также вступали в кормовые ассоциации со скотом, иногда даже схватывая слепней с ног коров [12].

В августе 2016 года (Шри-Ланка, национальный парк «Каудулла») проведены наблюдения и видеосъемка кормовой ассоциации египетских цапель с индийскими слонами. Слоны держались довольно плотной группой на опушке джунглей. Передними ногами движением вперед слоны сбивали дерн и хоботом подхватывали пучок травы и обтрясали его от пыли и тем самым, безусловно, экспонировали потенциальную добычу цапель. Набрав достаточное количество, отправляли порцию травы в рот. Несколько цапель сосредоточилась по периферии стада. Цапли старались находиться ближе к хоботу или кормились прямо из-под ног слонов, выхватывая из травы поврежденных насекомых, вероятно, прямокрылых. За одну контрольную минуту одна из цапель добыла двух насекомых — сначала перед хоботом одного слона, затем, перебежав, —

другого. При движении слона цапли также занимала выгодное положение, следуя перед ним, чуть сбоку от хобота. Периодически некоторые птицы переходили на самостоятельный поиск корма. Увидев насекомое в траве, цапля, вытянув шею вперед, подкрадывалась на дистанцию короткой атаки (выпад вперед всем телом) и схватывала его. Аналогичное поведение цапель отмечено в январе 2013 года в Тунисе.

5. География кормовых ассоциаций египетской цапли.

Сопровождение египетской цаплями пасущихся млекопитающих и сельскохозяйственной техники отмечено как обычное явление для всех континентов, где встречается этот вид (см. табл. 3).

Таблица 3

Географическое распространение пастбищной ассоциации египетской цапли

Континент, регион	Источник информации
АЗИЯ:	
Закавказье	[4; 8; 18; 19]
Южная и Юго-Восточная Азия	[12; 14; 20; 21; 31; 36; 37; 46]
Юг Дальнего Востока (Приморье)	[9]
ЕВРОПА	[3; 10; 33; 38]
АФРИКА:	
Северная Африка	[2; 16]
Центральная Восточная Африка	[2; 6; 22; 23; 26; 35; 47]
Южная Африка	[22; 49; 50; 52; 53]
АМЕРИКА:	
Центральная Америка и юг Северной Америки (южные штаты США)	[25; 27–30; 32; 41; 43; 51]
Южная Америка	[7; 17; 34; 44]
АВСТРАЛИЯ	[24; 39; 48]

6. История и эволюционный анализ кормовых ассоциаций египетской цапли.

Центром происхождения вида, по-видимому, следует признать Африку (здесь распространен номинативный подвид *Bubulcus ibis ibis*) и, возможно, Южную и Юго-Восточную Азию (*B.i.coromandus*), где этот вид наиболее многочислен, особенно в местах, где много пасущихся крупных животных, как диких, так и домашних. Пастбищная ассоциация цапель с крупными млекопитающими могла сложиться много тысяч лет назад в условиях длительной симпатрии. В дальнейшем, по мере развития скотоводства (10–15 тыс. лет назад), цапли параллельно «переключились» (дополнительно включили в свой кормовой репертуар) на сопровождение рогатого скота и значительно позже — на сопровождение землеобрабатывающей и уборочной техники [13].

Можно предположить весьма солидный возраст кормовой ассоциации цапель и домашнего скота. Видоспецифичность данной повадки нашла свое отражение и в названиях египетской цапли на различных языках, например

англ. *Cattle Egret* («коровья цапля»), *Buff-backed Heron* («цапля со спины буйвола»), нем. *Kuhreiher* («коровий всадник»), фр. *Garde-bœuf Héron* («цапля, охраняющая буйвола») [1]. А латинское название *Bubulcus*, данное цапле в 1855 году, отражает особенности ее поведения — сопровождать стада копытных животных, как диких, так и домашних, и переводится как «волопас» или «пастух».

Исторических свидетельств по ассоциации цапель с млекопитающими сравнительно немного. Пастбищные ассоциации египетской цапли отмечал А.Э. Брем в 1850-х гг. во время своего путешествия по Египту, Судану, Нубии и другим странам [2]. Ассоциации египетской цапли с копытными млекопитающими в Закавказье описаны К.А. Сатуниным в работе, опубликованной в 1907 году [18].

Параллельное «переключение» цапель на сопровождение сельскохозяйственной техники произошло гораздо позже. Так, в Южной Африке (в Натале) следование египетской цапли за тракторным плугом впервые отмечено в 1940-х гг. у одиночной зимующей птицы, хотя ассоциация с пасущимся скотом была обычна [52]. Вероятно, в те годы рассматриваемая повадка проявлялась как чисто индивидуальная. Спустя четверть века (сравнительно с 1940-ми годами) египетская цапля попала в категорию видов, наиболее часто следующих за плугом [53]. В настоящее время поведение египетских цапель по сопровождению движущейся землеобрабатывающей или уборочной техники рассматривается на уровне видоспецифического и встречается в самых различных участках ареала вида. Таким образом, из локального источника индивидуальная кормовая повадка за ограниченный отрезок времени не только распространилась на всю южноафриканскую популяцию египетской цапли, но и стала самой обычной в кормовом поведении этого вида, вошла в ядро видового поведенческого стереотипа.

История географии египетской цапли примечательна. В Южной Америке (Британская Гвиана) цапля впервые зарегистрирована в 1911 году, в Австралию (Кимберли) была завезена в 1933 году; есть информация, что впервые в Австралии египетских цапель встретили в 1918 году. Прошла успешная экспансия вида в Новой Зеландии, на некоторых островах Тихого океана, Центральной и части Северной Америки (см. рис. 2). В целом в результате нескольких интродукций и процессов естественного расселения ареал вида стал практически космополитическим. И везде, где развито пастбищное скотоводство, египетская цапля оказалась в благоприятных условиях и смогла успешно закрепиться в новых местах.

В Южной Европе египетская цапля появилась лишь во второй половине прошлого столетия. Например, на юге Франции (в Камарге) она зарегистрирована только в 1967 году, а спустя 30 лет, за счет активного освоения пастбищ, ее численность достигла 3000 пар [38]. В Италии цапля впервые отмечена лишь в 1985 году и к началу 21-го века ее численность возросла до 1000 пар [3].

При рассмотрении ретроспективы поведения следования египетской цапли за пасущимися животными и сельскохозяйственной техникой можно выделить три своеобразных исторических этапа в становлении и развитии

этого явления: 1) пастбищные ассоциации с дикими животными; 2) пастбищные ассоциации с домашними копытными; 3) сопровождение плуга на конной, воловьей тяге; 4) сопровождение землеобрабатывающей и уборочной техники. В ее современном кормовом репертуаре все эти этапы нашли свое отражение и представлены в настоящее время. Безусловно, исходной стадией для дальнейшей модификации рассматриваемого поведения следует признать нативные пастбищные кормовые ассоциации птиц с крупными дикими млекопитающими (слонами, носорогами, буйволами и т. д.), возникшие, по-видимому, в Африке и в тропической Азии. В основе антропогенных пастбищных ассоциаций египетской цапли определенно лежат ее кормовые ассоциации с пасущимися дикими млекопитающими: различными видами копытных и хоботных. Антропогенные кормовые ассоциации (как антропогенные модификации кормового поведения) возникли, вероятно, с появлением развитого скотоводства и на его базе — плужного земледелия. По-видимому, именно в этот период (10–15 тыс. лет назад) произошло «переключение» египетской цапли с природных кормовых ассоциаций (при их сохранении!) на ассоциации с домашними копытными (рогатый скот, лошади) и сопровождение плуга. Таким образом, произошло грандиозное расширение видовой экологической ниши египетской цапли: сохранение старой и переход в новую нишу. С этим напрямую связано успешное закрепление (экспансия) цапли на всем пространстве расширенного ареала вида. И везде, где этот вид встречается, он вступает в пастбищные кормовые ассоциации с млекопитающими и сельскохозяйственной техникой. Благодаря этому цапля смогла не только проникнуть, но и успешно закрепилась, освоив агроландшафты тропиков и субтропиков всех материков, в том числе засушливые местообитания, удаленные от воды, что не характерно для других видов цапель. Египетская цапля, безусловно, самый сухопутный вид цапель. По данным ФАО (Продовольственная и сельскохозяйственная организация ООН (англ. *Food and Agriculture Organization*, FAO), из 129 млн км² земельных ресурсов под пастбища выделено 24 %, причем ¼ всех пастбищ находится в Африке. Есть отличная перспектива для успешного процветания вида, поскольку площадь пастбищных местообитаний, пока существует пастбищное животноводство, будет только увеличиваться.

Литература

1. Бёме Р.Л., Флинт В.Е. Пятиязычный словарь названий животных. М.: Руссо, 1994. 846 с.
2. Брем А.Э. Путешествие по Северо-Восточной Африке или по странам подвластным Египту: Судану, Нубии, Сеннару, Россересу и Кордофану. М.: Географгиз, 1958. 646 с.
3. Брикетти П. Птицы. Справочник. М.: Астрель, 2004. 319 с.
4. Джамирзоев Г.С. Египетская цапля *Bubulcus ibis* (Linnaeus, 1758) // Птицы России и сопредельных регионов. Пеликанообразные. Аистообразные. Фламингообразные. М.: КМК, 2011. С. 265–276.

5. *Кокшайский Н.В.* Методы визуализации добычи у птиц // Орнитология. Вып. 11. М.: МГУ, 1974. С. 126–135.
6. *Кокшайский Н.В.* Морфология и поведение (на примере пищедобывательной активности цапель) // Механизмы полёта и ориентации птиц. М.: Наука, 1966. С. 169–223.
7. *Кокшайский Н.В.* Птицы Перу. М.: Наука, 1990. 303 с.
8. *Кокшайский Н.В., Мустафаев Г.Т.* Об ассоциациях птиц с домашними животными в Азербайджане // Ученые записки Азерб. Гос.ун-та. 1967 (1968). № 4. С. 73–81.
9. *Литвиненко Н.М., Шибнев Ю.В.* О некоторых редких птицах Южного Приморья // Орнитология. Вып. 7. М.: МГУ, 1965. С. 115–121.
10. *Нанкинов Д.Н.* Кормовые ассоциации диких птиц с домашним скотом и их проявление на территории Болгарии // Рус. орнитол. журн. 2013. Т. 22. № 949. С. 3373–3397.
11. *Резанов А.Г.* О кормовых ассоциациях белых аистов *Ciconia ciconia* с коровами в Белоруссии // Рус. орнитол. журн. 1997. Т. 6. № 22. С. 17–19.
12. *Резанов А.Г.* Заметки по кормовому поведению птиц Непала // Русский орнитол. журн. 1999. Т. 8. № 68. С. 6–16.
13. *Резанов А.Г.* Историко-географический анализ «следования за плугом» у птиц // Рус. орнитол. журн. 2008. Т. 17. № 410. С. 499–513.
14. *Резанов А.Г., Резанов А.А.* Орнитологические наблюдения на острове Шри-Ланка в августе 2005 года // Рус. орнитол. журн. 2006. Т. 15. № 329. С. 811–824.
15. *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.
16. *Резанов А.Г., Резанов А.А.* Египетская цапля *Bubulcus ibis* в агроландшафтах долины Нила // Рус. орнитол. журн. 2009. Т. 18. № 512. С. 1616–1617.
17. *Резанов А.Г., Резанов А.А.* О кормовой ассоциации египетской цапли *Bubulcus ibis* с домашними копытными животными на пастбищных лугах Лос-Льянос в Венесуэле // Рус. орнитол. журн. 2013. Т. 22. № 886. С. 1509–1512.
18. *Сатунин К.А.* Материалы к познанию птиц Кавказского края // Записки Кавказского отд. РГО. Тифлис, 1907. Кн. 26. Вып. 3. 144 с.
19. *Тугаринов А.Я.* Отряд *Ciconiiformes* — Аистообразные // Фауна СССР. Птицы / под ред. Е.Н. Павловского. Т. 1. Вып. 3. М.-Л.: АН СССР, 1947. С. 188–284.
20. *Ali S.* The Book of Indian Birds. Oxford Univ. Press, 1996. 354 p.
21. *Ali S., Ripley S.D.* Handbook of the birds of India and Pakistan. Vol. 1. Divers to Hawks. Bombay. Oxford Univ. Press, 1968. 380 p.
22. *Brown L.H., Urban E.K., Newman K.* The Birds of Africa. Vol. 1. London Acad. Press., 1982. 521 p.
23. *Burger J., Gochfeld M.* Age differences in Cattle Egrets *Bubulcus ibis* foraging with wild ungulates in Kenya // Ardea. 1989. V. 77. № 2. P. 201–204.
24. *Cooper V.* Cattle Egrets following the plough // Sunbird. 1979. V. 10. № 3–4. P. 297.
25. *Dawn W.* Cattle Egrets provoke cattle to move and pick flies off bulls // Auk. 1959. V. 76. № 1. P. 97–98.
26. *Dean W.R.J., MacDonald L.A.W.* A review of African birds feeding in association with mammals // Ostrich. 1981. V. 52. № 3. P. 135–155.
27. *Denham R.* Cattle egret (*Bubulcus ibis*) on Cozumel Island, Quintana Roo, Mexico // Auk. 1959. V. 76. № 3. P. 359–360.

28. *Dinsmore J.J.* Foraging success of Cattle Egrets, *Bubulcus ibis* // *Amer. Midland Natur.* 1973. V. 89. № 1. P. 242–246.
29. *Fogarty M.J., Hetrick W.M.* Summer foods of Cattle Egrets in North Central Florida // *Auk.* 1973. V. 90. № 2. P. 268–280.
30. *Gerhard F., Taliaferro E.H.* Density-dependent patch selection by foraging Cattle Egrets // *Waterbirds.* 2003. V. 26. № 3. P. 364–369.
31. *Grimmett R., Inskipp C., Inskipp T.* Birds of the Indian Subcontinent. Oxford Univ. Press, 2014. 528 p.
32. *Grubb T.C., Jr.* Adaptiveness of foraging in the Cattle Egret // *Wilson Bull.* 1976. V. 88. № 1. P. 145–148.
33. *Heinzel H., Fitter R.S.R., Parslow J.* Birds of Britain and Europe with North Africa and the Middle East. London – New York – Glasgow-Sydney – Auckland – Toronto – Delhi. Harper Collins Publ, 1997. 384 p.
34. *Hilty S.L.* Birds of Venezuela. Princerton Univ. Press, 2003. 928 p.
35. *Kioko J., Boyd E., Schaeffer E., Tareen S., Kiffner C.* Cattle Egret *Bubulcus ibis* interactions with large mammals in the Tarangire-Manyara Ecosystem, Northern Tanzania // *Scopus.* 2016. V. 36. № 1. P. 15–20.
36. *King B., Woodcock M., Dickinson E.C.* Birds of South-East Asia. Harper Collins Publ., 1995. 480 p.
37. *Kour D.N., Sahi D. N.* Studies on the community ecology of cattle egrets *Bubulcus ibis coromandus* (Boddaert) in Jammu (Jammu and Kashmir), India // *International J. of Biodiversity and Conservation.* 2012. V. 4. № 13. P. 439–445.
38. *Lombardini K., Bennets R., Toureno C.* Foraging success and foraging habitat use by Cattle Egrets and Little Egrets in the Camargue, France // *Condor.* 2001. V. 103. № 1. P. 38–44.
39. *Maclean G.L., Gous R.M., Bosman T.* Effect of drought on the White Stork in Natal, South Africa // *Vogelwarte.* 1973. V. 27. № 2. P. 134–141.
40. *McKilligan N.G.* The food and feeding ecology of the Cattle Egret, *Ardeola ibis*, when nesting in South-East Queensland // *Austral. Wildlife Res.* 1984. V. 11. P. 133–144.
41. *Meyerriecks A.J.* Success story of a pioneering bird. The cattle egret's explosive spread in the New World provides a matchless chance for biological studies // *Nat. History.* 1960. V. 69. № 7. P. 46–57.
42. *Migratory Birds as Spreaders of Emerging Diseases: Fact and Fiction (2016) // Animals, People, Pathogens | A Veterinary Perspective on Global Emerging Diseases.* URL: <http://www.animalspeoplepathogens.com> (дата обращения: 28.12.2017).
43. *Owre O.T.* Cattle egret in Haiti // *Auk.* 1959. V. 76. № 3. P. 359.
44. *Restall R., Rodner C., Lentino M.* Birds of Northern South America. An identification guide. V. 2. Christopher Helm. London, 2006. 656 p.
45. *Rice D.W.* Symbiotic feeding of Snow Egrets with cattle // *Auk.* 1954. V. 71. № 4. P. 472–473.
46. *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.
47. *Sharah, H.A., E.A. Ali and I.D. Mohammed.* 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.
48. *Sharland M.* Egrets in Ulmarra, N.S.W // *Emu.* 1957. V. 57. № 5. P. 114–117.
49. *Siegfried W.R.* Feeding activity of Cattle Egret // *Ardea.* 1971. V. 59. № 1–2. P. 38–46.

50. *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.
51. *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.
52. *Vincent J.* Habits of *Bubulcus ibis*, the Cattle Egret in Natal // *Ibis.* 1947. V. 89. P. 489–491.
53. *Winterbottom J.M.* Birds following ploughs // *Bokmakierie.* 1971. V. 23. № 3. P. 68.

Literatura

1. *Byome R.L., Flint V.E.* Pyat'yazy'chny'j slovar' nazvanij zhivotny'x. M.: Russo, 1994. 846 s.
2. *Brem A.E'.* Puteshestvie po Severo-Vostochnoj Afrike ili po stranam podvlastny'm Egiptu: Sudanu, Nubii, Sennaru, Rosseresu i Kordofanu. M.: Geografgiz, 1958. 646 s.
3. *Briketti P.* Pticzy'. Spravochnik. M.: Astrel', 2004. 319 s.
4. *Dzhamirzoev G.S.* Egipetskaya czaplya *Bubulcus ibis* (Linnaeus, 1758) // Pticzy' Rossii i sopredel'ny'x regionov. Pelikanoobrazny'e. Aistoobrazny'e. Flamingoobrazny'e. M.: KMK, 2011. S. 265–276.
5. *Kokshajskij N.V.* Metody' vizualizacii doby'chi u pticz // *Ornitologiya.* Vy'p. 11. M.: MGU, 1974. S. 126–135.
6. *Kokshajskij N.V.* Morfologiya i povedenie (na primere pishhedoby'vatel'noj aktivnosti czapel') // *Mexanizmy' polyota i orientacii pticz.* M.: Nauka, 1966. S. 169–223.
7. *Kokshajskij N.V.* Pticzy' Peru. M.: Nauka, 1990. 303 s.
8. *Kokshajskij N.V., Mustafaev G.T.* Ob asociacijax pticz s domashnimi zhivotny'mi v Azerbajdzhane // *Ucheny'e zapiski Azerb. Gos.un-ta.* 1967 (1968). № 4. S. 73–81.
9. *Litvinenko N.M., Shibnev Yu.V.* O nekotory'x redkix pticjax Yuzhnogo Primor'ya // *Ornitologiya.* Vy'p. 7. M.: MGU, 1965. S. 115–121.
10. *Nankin D.N.* Kormovy'e asociacii dikix pticz s domashnim skotom i ix proyavlenie na territorii Bolgarii // *Rus. ornitol. zhurn.* 2013. T. 22. № 949. S. 3373–3397.
11. *Rezanov A.G.* O kormovy'x asociacijax bely'x aistov *Ciconia ciconia* s korovami v Belorussii // *Rus. ornitol. zhurn.* 1997. T. 6. № 22. S. 17–19.
12. *Rezanov A.G.* Zametki po kormovomu povedeniyu pticz Nepala // *Russkij ornitol. zhurn.* 1999. T. 8. № 68. S. 6–16.
13. *Rezanov A.G.* Istoriko-geograficheskij analiz «sledovaniya za plugom» u pticz // *Rus. ornitol. zhurn.* 2008. T. 17. № 410. S. 499–513.
14. *Rezanov A.G., Rezanov A.A.* Ornitologicheskie nablyudeniya na ostrove Shri-Lanka v avguste 2005 goda // *Rus. ornitol. zhurn.* 2006. T. 15. № 329. S. 811–824.
15. *Rezanov A.G., Rezanov A.A.* Kormovy'e asociacii aistoobrazny'x (*Ciconiiformes*) s krupny'mi travoyadny'mi mlekopitayushhimi, zemleobrabaty'vayushhej i uborochnoj texnikoj // *Branta.* 2007. Vy'p. 10. S. 167–175.
16. *Rezanov A.G., Rezanov A.A.* Egipetskaya czaplya *Bubulcus ibis* v agrolandshaftax doliny' Nila // *Rus. ornitol. zhurn.* 2009. T. 18. № 512. S. 1616–1617.
17. *Rezanov A.G., Rezanov A.A.* O kormovoj asociacii egipetskoj czapli *Bubulcus ibis* s domashnimi kopy'tny'mi zhivotny'mi na pastbishhny'x lugax Los-L'yanos v Venesue'le // *Rus. ornitol. zhurn.* 2013. T. 22. № 886. S. 1509–1512.

18. *Satunin K.A.* Materialy' k poznaniyu pticz Kavkazskogo kraja // Zapiski Kavkazskogo otd. RGO. Kn. 26. Vy'p. 3. Tiflis, 1907. 144 s.
19. *Tugarinov A.Ya.* Otryad *Ciconiiformes* — Aistoobrazny'e // Fauna SSSR. Pticy' / pod red. E.N. Pavlovskogo. T. 1. Vy'p. 3. M.-L.: AN SSSR, 1947. S. 188–284.
20. *Ali S.* The Book of Indian Birds. Oxford Univ. Press, 1996. 354 p.
21. *Ali S., Ripley S.D.* Handbook of the birds of India and Pakistan. Vol. 1. Divers to Hawks. Bombay. Oxford Univ. Press, 1968. 380 p.
22. *Brown L.H., Urban E.K., Newman K.* The Birds of Africa. Vol. 1. London Acad. Press., 1982. 521 p.
23. *Burger J., Gochfeld M.* Age differences in Cattle Egrets *Bubulcus ibis* foraging with wild ungulates in Kenya // *Ardea*. 1989. V. 77. № 2. P. 201–204.
24. *Cooper V.* Cattle Egrets following the plough // *Sunbird*. 1979. V. 10. № 3–4. P. 297.
25. *Dawn W.* Cattle Egrets provoke cattle to move and pick flies off bulls // *Auk*. 1959. V. 76. № 1. P. 97–98.
26. *Dean W.R.J., MacDonald L.A.W.* A review of African birds feeding in association with mammals // *Ostrich*. 1981. V. 52. № 3. P. 135–155.
27. *Denham R.* Cattle egret (*Bubulcus ibis*) on Cozumel Island, Quintana Roo, Mexico // *Auk*. 1959. V. 76. № 3. P. 359–360.
28. *Dinsmore J.J.* Foraging success of Cattle Egrets, *Bubulcus ibis* // *Amer. Midland Natur*. 1973. V. 89. № 1. P. 242–246.
29. *Fogarty M.J., Hetrick W.M.* Summer foods of Cattle Egrets in North Central Florida // *Auk*. 1973. V. 90. № 2. P. 268–280.
30. *Gerhard F., Taliaferro E.H.* Density-dependent patch selection by foraging Cattle Egrets // *Waterbirds*. 2003. V. 26. № 3. P. 364–369.
31. *Grimmett R., Inskipp C., Inskipp T.* Birds of the Indian Subcontinent. Oxford Univ. Press, 2014. 528 p.
32. *Grubb T.C., Jr.* Adaptiveness of foraging in the Cattle Egret // *Wilson Bull*. 1976. V. 88. № 1. P. 145–148.
33. *Heinzel H., Fitter R.S.R., Parslow J.* Birds of Britain and Europe with North Africa and the Middle East. London – New York – Glasgow-Sydney – Auckland – Toronto – Delhi. Harper Collins Publ, 1997. 384 p.
34. *Hilty S.L.* Birds of Venezuela. Princerton Univ. Press, 2003. 928 p.
35. *Kioko J., Boyd E., Schaeffer E., Tareen S., Kiffner C.* Cattle Egret *Bubulcus ibis* interactions with large mammals in the Tarangire-Manyara Ecosystem, Northern Tanzania // *Scopus*. 2016. V. 36. № 1. P. 15–20.
36. *King B., Woodcock M., Dickinson E.C.* Birds of South-East Asia. Harper Collins Publ., 1995. 480 p.
37. *Kour D.N., Sahi D. N.* Studies on the community ecology of cattle egrets *Bubulcus ibis coromandus* (Boddaert) in Jammu (Jammu and Kashmir), India // *International J. of Biodiversity and Conservation*. 2012. V. 4. № 13. P. 439–445.
38. *Lombardini K., Bennets R., Toureno C.* Foraging success and foraging habitat use by Cattle Egrets and Little Egrets in the Camargue, France // *Condor*. 2001. V. 103. № 1. P. 38–44.
39. *Maclean G.L., Gous R.M., Bosman T.* Effect of drought on the White Stork in Natal, South Africa // *Vogelwarte*. 1973. V. 27. № 2. P. 134–141.
40. *McKilligan N.G.* The food and feeding ecology of the Cattle Egret, *Ardeola ibis*, when nesting in South-East Queensland // *Austral. Wildlife Res*. 1984. V. 11. P. 133–144.

41. *Meyerriecks A.J.* Success story of a pioneering bird. The cattle egret's explosive spread in the New World provides a matchless chance for biological studies // *Nat. History*. 1960. V. 69. № 7. P. 46–57.
42. *Migratory Birds as Spreaders of Emerging Diseases: Fact and Fiction (2016) // Animals, People, Pathogens | A Veterinary Perspective on Global Emerging Diseases.* URL: <http://www.animalspeoplepathogens.com> (дата обращения: 28.12.2017).
43. *Owre O.T.* Cattle egret in Haiti // *Auk*. 1959. V. 76. № 3. P. 359.
44. *Restall R., Rodner C., Lentino M.* Birds of Northern South America. An identification guide. V. 2. Christopher Helm. London, 2006. 656 p.
45. *Rice D.W.* Symbiotic feeding of Snow Egrets with cattle // *Auk*. 1954. V. 71. № 4. P. 472–473.
46. *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.
47. *Sharah, H.A., E.A. Ali and I.D. Mohammed.* 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.
48. *Sharland M.* Egrets in Ulmarra, N.S.W // *Emu*. 1957. V. 57. № 5. P. 114–117.
49. *Siegfried W.R.* Feeding activity of Cattle Egret // *Ardea*. 1971. V. 59. № 1–2. P. 38–46.
50. *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.
51. *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.
52. *Vincent J.* Habits of *Bubulcus ibis*, the Cattle Egret in Natal // *Ibis*. 1947. V. 89. P. 489–491.
53. *Winterbottom J.M.* Birds following ploughs // *Bokmakierie*. 1971. V. 23. № 3. P. 68.

A.G. Rezanov,

A.A. Rezanov

The Pasture Feeding Associations of the Egyptian Egret *Bubulcus ibis*: Ecological, Geographical and Historical Analysis

In this article the authors have analysed the material on the pasture feeding associations of the Egyptian egret *Bubulcus ibis*, collected by the authors in different regions of the globe: in tropical and subtropical regions of South Asia (Nepal, Sri-Lanka), North Africa (Egypt, Tunisia) and in South America (Venezuela). On the basis of the authors' own observations and literary data, a detailed ecological, geographical and historical analysis of the phenomenon was made.

Keywords: Egyptian egret *Bubulcus ibis*; pasture feeding associations; South and South-East Asia; Africa; Central and South America.