

Изменчивость сроков размножения и линьки в годовом цикле мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca*

А.В.Артемов

Второе издание. Первая публикация в 2015*

На летний период годового цикла у мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* приходятся два важных продуктивных процесса – размножение и линька. У многих видов птиц эти процессы имеют фотопериодическую регуляцию, и сроки их начала задаются в течение фазы весенней фотостимуляции – особого периода в годовом цикле, когда на основе информации о длительности светлой и тёмной частей суток запускается эндогенная программа, контролирующая ход основных сезонных явлений (Дольник 1975, Gwinner 1996). Помимо этого, на их течение влияет ряд модифицирующих факторов, таких как состояние кормовой базы, температура воздуха, текущий фотопериод и др., причём вклад этих факторов у разных видов и популяций может существенно различаться (Payne 1972; Noskov *et al.* 1999; Dawson 2008; и др.). В этой связи представляется интересным оценить степень постоянства сроков размножения и линьки на протяжении жизни особи у мухоловки-пеструшки и определить масштабы индивидуальной изменчивости этих признаков в нестабильных условиях северной периферии видовой ареала.

В основу работы легли результаты 37-летнего изучения (1979-2015) гнездового населения мухоловки-пеструшки на стационаре Маячино Института биологии Карельского научного центра РАН (60°46' с.ш., 32°48' в.д.). Подробное описание района и методов исследований и основные сведения по экологии обследованной популяции опубликованы (Артемов 2008). Сроки начала линьки птиц были рассчитаны по оригинальной методике на основе промеров растущих маховых перьев (Артемов 2004). В сообщении анализируются изменчивость сроков гнездования и линьки у индивидуально маркированных птиц, прослеженных в течение 2-7 сезонов, и в парах мать–дочь и отец–сын, объём материала приведён в соответствующих разделах работы.

Относительное постоянство сроков гнездования одних и тех же птиц первым отметил Х.Клюйвер (Kluyver 1951) при исследовании биологии

* Артемов А.В. 2015. Изменчивость сроков размножения и линьки в годовом цикле мухоловки-пеструшки, *Ficedula hypoleuca* // *Энергетика и годовые циклы птиц* (памяти В.Р.Дольника). М.: 36-42.

большой синицы *Parus major* в Голландии. Не исключая наследственный характер этого явления, он пришёл к выводу, что стабильность индивидуальных сроков гнездования связана с особенностями гнездовых территорий, так как большинство птиц размножалось на одних и тех же участках. Позднее на этом же виде было доказано, что несмотря на сильную фенотипическую изменчивость сроков размножения, этот признак наследуется (Nager, Noordwijk 1995). Постоянство сроков гнездования одних и тех же особей отмечено и у мухоловки-пеструшки (Поливанов 1957; Lundberg, Alatalo 1992), однако в условиях Карелии оно проявляется не столь отчётливо, как в более южных и западных частях ареала (Артемьев 2008).

В обследованной популяции самки приступали откладке первого яйца в период с 10 мая (2002) по 4 июля (1985), и медиана начала кладки за весь период исследований приходилась на 28 мая. Сезон начала кладок в среднем был растянут на 38 дней, и по годам его продолжительность менялась от 17 (2000 год) до 54 дней (2002), в основном за счёт вариации даты появления наиболее ранней кладки: в разные годы её регистрировали в период между 10 и 31 мая. Данные по индивидуально меченым птицам показывают значительную ежегодную изменчивость всех параметров репродукции в течение жизни особи, в том числе и сроков начала размножения. Среди 512 самок, проконтролированных в смежные сезоны, только у 21 особи даты начала кладки не изменились, в то время как 236 птиц на второй год гнездились позднее, а 254 – раньше. Разница в сроках начала размножения у отдельных самок варьировала от 0 до 46 дней, и в среднем составляла около недели (6.8 ± 0.3 дня). Небольшое смещение выборки в сторону более раннего гнездования на второй год наблюдений обусловлено влиянием возраста птиц на сроки размножения. Корреляция между датами начала кладки одних и тех же особей в смежные сезоны была слабой, но значимой ($r_s = 0.15$; $P < 0.001$). Сходные результаты даёт и анализ материалов по этим птицам не по датам начала кладки, а по их отклонению от ежегодной медианы начала размножения популяции. За счёт подобной стандартизации индивидуальных сроков гнездования было минимизировано влияние фенологических особенностей сезона, однако, и при таком способе расчёта тенденция к размножению особи в определённый период времени осталась довольно слабой ($r_s = 0.27$; $P < 0.001$). Уравнение линейной регрессии, описывающее зависимость между стандартизированными сроками кладки у одних и тех же особей в смежные годы имело вид: $y = 0.11x + 0.05$ ($R^2 = 1.4\%$; $P < 0.05$; y и x — начало кладки во 2-й и в 1-й годы наблюдений). Слишком низкий коэффициент детерминации этого уравнения и малая величина коэффициента регрессии свидетельствуют о том, что повторяемость сроков размножения в течение жизни самки в обследованной популя-

ции мухоловки-пеструшки практически не выражена. Индивидуальная вариация сроков гнездования зависела от фенологических особенностей сезона, но она лишь отчасти отражала ежегодные изменения медианы начала кладки, т.к. связь этих переменных была слабой ($r_s = 0.23$; $P < 0.01$). Очевидно, у каждой самки сроки начала кладки в разные годы связаны не только с общей тенденцией хода размножения в популяции, но и другими особенностями сезона: сроками прилёта, наличием места для гнезда, временем формирования пары и др.

Анализ сроков размножения дочерей и их матерей (по отклонениям от медианы начала кладки) показал, что связь между ними по данному признаку была слабой ($r_s = 0.19$; $P < 0.05$; $n = 107$). Её описывает уравнение линейной регрессии $y = 0.29x - 2.46$ ($R^2 = 3.7\%$; $P < 0.05$). Судя по значению коэффициента регрессии, сроки начала размножения отчасти обусловлены генетически ($h^2 = 0.58$). К сожалению, низкий коэффициент детерминации полученного уравнения не даёт оснований доверять рассчитанной оценке показателя наследуемости.

Даты начала размножения самцов (судя по началу кладок их самок) в течение жизни особи варьировали в сходных пределах. Среди 933 птиц, контролировавшихся в смежные сезоны, у 46 особей они не изменились, у 474 – сместились на более ранние сроки, а у 413 – на более поздние. Разница в сроках начала размножения у отдельных самцов колебалась от 0 до 42 дней и в среднем составляла 7.7 ± 0.3 дня. Судя по значениям отклонений индивидуальных дат начала кладки от её ежегодной медианы, повторяемость сроков размножения в течение жизни особи была очень слабой ($r_s = 0.1$; $P < 0.01$). Довольно слабой, но значимой была и связь сроков гнездования сыновей и отцов ($r_s = 0.17$; $P < 0.05$; $n = 152$), она описывалась уравнением линейной регрессии $y = 0.25x - 1.97$ ($R^2 = 3.1\%$; $P < 0.01$). Судя по значению коэффициента регрессии, сроки начала размножения самцов, также как и самок, отчасти обусловлены генетически ($h^2 = 0.5$), однако по указанным выше причинам, доверия эта оценка не вызывает.

Сроки начала смены оперения у мухоловок-пеструшек обследованной популяции были растянуты примерно на полтора месяца. Послебрачная линька самок начиналась в период с 5 июня по 22 июля (медиана начала линьки – 28 июня), не приступивших к замене оперения особей регистрировали до 24 июля. Самцы начинали линять с 3 июня по 10 июля (медиана – 19 июня), отдельные не линяющие особи встречались до 14 июля. Ежегодно часть птиц приступала к послебрачной линьке до окончания размножения. Среди родителей, отловленных у гнёзд после 10 июня, начало смены оперения отмечено у 29% самцов ($n = 2624$) и 8% самок ($n = 2740$). В зависимости от особенностей сезона, доля совмещающих линьку и гнездование самцов варьировала от 11 до 50%, самок – от 1 до 36%. Даты начала линьки у меченых особей от-

чётливо коррелировали с датами начала кладки, причём у самок эта связь была выражена сильнее ($r_s = 0.58$; $P < 0.01$; $n = 212$), чем у самцов ($r_s = 0.35$; $P < 0.01$; $n = 758$). Несмотря на это, интервал между датами начала данных фаз годового цикла у разных особей варьировал в значительных пределах. Среди самок встречались особи, приступившие к смене оперения в день начала кладки (0.5%) или за 1-13 дней до него (4.5%), и начавшие линять через 1-45 дней после этой даты (95%). Около 2% самцов начинали линьку в день начала кладки, 5% за 1-22 дня до него, а остальные – через 1-34 дня после этой даты.

Совмещение линьки с размножением редко повторялось в течение жизни особи. Среди 38 самок, совмещавших эти фазы годового цикла и прослеженных в течение нескольких лет, только 2 повторили такое совмещение в течение 2 гнездовых сезонов, а у остальных оно было отмечено лишь однократно: у 22 особей в первый сезон наблюдений и у 14 – во второй. Среди 349 самцов-«долгожителей» 62 особи линяли у гнёзд в течение 2 сезонов, 184 – в течение первого сезона и 103 – в течение второго. Смещение выборок в сторону преобладания линяющих птиц в первый сезон наблюдений связано с влиянием возраста на сроки смены оперения: первогодки приступают к ней раньше и чаще совмещают её с размножением, чем более старшие особи (Hemborg 1999).

Устойчивой повторяемости сроков линьки у маркированных самцов не отмечено. Корреляция дат начала смены оперения у одних и тех же особей в разные годы была слабой и не значимой ($r_s = 0.17$; $P = 0.13$; $n = 77$). Из 77 самцов с точно установленными сроками начала линьки в 2 смежных сезона, только у 4 особей (5%) она началась в одни и те же даты, в то время как у 46 птиц её начало отмечено на 1-22 дня позже, а у 27 – на 1-18 дней раньше, чем в предшествующем сезоне. Абсолютная величина межгодовых различий в датах начала смены оперения у этих птиц в среднем составляла около недели (6.7 ± 0.8 дня). Помимо сроков размножения, на время начала послебрачной линьки самцов, вероятно, оказывает влияние и содержимое гнезда, о чём свидетельствует слабая связь этого параметра (с недостаточно высоким уровнем значимости) с величиной кладки ($r_s = 0.18$; $P = 0.12$; $n = 77$). Наши материалы не позволили оценить характер наследуемости сроков линьки. В выборке из 17 пар отец–сын с точно известными датами начала смены оперения у каждой особи, корреляция между потомками и родителями была слабой и незначимой ($r_s = -0.17$; $P = 0.48$), также небольшим и незначимым был и рассчитанный на основе этих данных показатель наследуемости ($h^2 = 0.2$; $P = 0.6$). Для проверки повторяемости или наследуемости сроков линьки у самок достаточного количества данных собрать не удалось. Среди них в смежные годы приступили к линьке только 2 особи, одна из них на второй год начала её на 6 дней раньше, чем в предшествующем сезоне, а вторая на 8 дней позже.

Полученные материалы показывают, что масштабы индивидуальной изменчивости сроков размножения у мухоловки-пеструшки практически полностью соответствуют масштабам популяционной изменчивости этого признака. Продолжительность сезона начала кладки в популяции в среднем была чуть более месяца, а даты её начала в течение жизни особи и у самок и у самцов варьировали в пределах почти 1.5 месяцев. Столь широкая норма реакции позволяет птицам корректировать ход размножения в соответствии с состоянием среды обитания, что особенно важно в нестабильных условиях северной периферии ареала. Комплекс факторов, модифицирующих сроки гнездования, здесь остаётся тем же, что и в более южных частях ареала, но на первый план выходят погодные условия весны – начала лета, отличающиеся своей неустойчивостью и частыми переходами температур в субоптимальную для представителей этого вида зону. В годовом цикле птиц обследованной популяции «окно» потенциального начала размножения занимает продолжительный промежуток времени, что позволяет им адекватно реагировать на неустойчивость условий среды и подстраивать ход своих сезонных явлений к экологической обстановке каждого сезона. О высокой степени соответствия индивидуальных сроков гнездования ходу сезонных фенологических явлений свидетельствует и сходство показателей межгодовых колебаний этих параметров. В районе исследований сроки появления первых кладок наиболее сильно были связаны с датами перехода средней суточной температуры воздуха через $+7^{\circ}\text{C}$, а медиана начала кладки – с датой накопления суммы эффективных температур 150°C . Межгодовые отклонения этих дат варьировали соответственно от 0 до 35 дней и от 0 до 20 дней, в среднем составляя 10 ± 1.7 и 7.1 ± 1.2 дня ($n = 36$). Приведённые выше данные показывают, что сходный размах имела и индивидуальная изменчивость сроков размножения птиц. В ответ на характерные для региона значительные ежегодные колебания погодных факторов птицы способны изменять сроки размножения, так что ход репродукции в популяции соответствует динамике фенологических процессов в природе, поэтому продуктивность размножения остаётся относительно стабильной. Очевидно, с этим связано и отсутствие негативных трендов в многолетней динамике численности локальной популяции.

Сроки линьки менялись в течение жизни особи в меньших пределах, чем сроки размножения, однако «окно» времени для её возможного старта оставалось довольно продолжительным: амплитуда индивидуальных колебаний дат начала линьки достигала 3 недель, а средняя величина межгодовых различий составляла около 1 недели. Медиана начала линьки самцов отмечена через 3 недели после медианы начала кладки, самок – через месяц после этой даты. Несмотря на отчётливые связи между датами начала гнездования и смены опере-

ния, эти процессы нередко перекрывались во времени, причём степень такого перекрытия у одних и тех же птиц существенно варьировала по годам. Эти вариации указывают на относительно независимую регуляцию данных фаз годового цикла. Подвижность сроков начала линьки, а также способность птиц совмещать её начальные стадии с размножением, позволяют им максимально полно использовать ресурсы наиболее благоприятного сезона года и укладываться с прохождением этих энергоёмких процессов в короткий временной промежуток северного лета.

Считается, что признаки, связанные с репродуктивной приспособленностью, обладают низкой наследуемостью (Фолконер 1985). Это связано с их значительной изменчивостью под действием комплекса как внешних, так и популяционных факторов. Существенные вариации сроков размножения в течение жизни особи не всегда позволяют выделить генетическую компоненту, однако у мухоловки-пеструшки этот признак наследуется. В Германии, в окрестностях Брауншвейга сроки гнездования самок были отчётливо связаны со сроками размножения их матерей (Berndt, Winkel 1971). В западной Англии связь сроков гнездования одних и тех же самок в смежные годы была сильнее, чем в Карелии, и наследуемость этого параметра по линии мать–дочь отчётливо проявлялась (Lundberg, Alatalo 1992). Очевидно, более стабильные условия в юго-западной части ареала в меньшей степени сказываются на вариациях сроков размножения птиц и наследственная компонента здесь отчётливо проявляется. На северной же периферии ареала под действием более сильных колебаний внешних факторов, особенно крайне неустойчивой весенней погоды и связанных с ней изменений хода фенологии, этот параметр подвержен сильной фенотипической изменчивости, на фоне которой его генетическая основа не выявляется.

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания № 0221 - 2014-0006 и Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Живая природа».

Литература

- Артемьев А.В. 2004. Совмещение линьки и гнездования у птиц дальних мигрантов: основные закономерности хода смены оперения у мухоловки-пеструшки, *Ficedula hypoleuca*, (Passeriformes, Muscicapidae) в Карелии // *Зоол. журн.* **83**, 9: 1127-1137.
- Артемьев А.В. 2008. *Популяционная экология мухоловки-пеструшки в северной зоне ареала*. М.: 1-268.
- Дольник В.Р. 1975. *Миграционное состояние птиц*. М.: 1-399.
- Поливанов В.М. 1957. Местные популяции у птиц и степень их постоянства // *Тр. Дарвинского заповедника* **4**: 79-155.
- Фолконер Д.С. 1985. *Введение в генетику количественных признаков*. М.: 1-486.
- Berndt R., Winkel W. 1971. Über Beziehungen zwischen Geburtsdatum und Fortpflanzungszyklus bei weiblichen Trauerschnäppen (*Ficedula hypoleuca*) // *Vogelwelt* **92**: 53-58.

- Dawson A. 2008. Control of the annual cycle in birds: endocrine constraints and plasticity in response to ecological variability // *Phil. Trans. R. Soc. B.* **363** (1497): 1621-1633.
- Gwinner E. 1996. Circannual clocks in avian reproduction and migration // *Ibis* **138**: 47-63.
- Hemborg C. 1999. Sexual differences in moult-breeding overlap and female reproductive costs in pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* // *J. Animal Ecol.* **68**: 429-436.
- Kluyver H.N. 1951. The population ecology of the Great Tit *Parus m. major* L. // *Ardea* **39**: 1-135.
- Lundberg A., Alatalo R.V. 1992. *The Pied Flycatcher*. London: 1-267.
- Nager R.G., van Noordwijk A.J. 1995. Proximate and ultimate aspects of phenotypic plasticity in timing of great tit breeding in a heterogeneous environment // *Amer. Natur.* **146**: 454-474.
- Noskov G.A., Rymkevich T.A., Iovchenko N.P. 1999. Intraspecific variation of moult: Adaptive significance and ways of realization // *Proc. 22 Intern. Ornithol. Congr.* Durban: 544-565.
- Payne R.B. 1972. Mechanisms and control of molt // *Avian Biology* / D.S.Farner, J.R.King (eds.). New York, **2**: 103-155.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2015, Том 24, Экспресс-выпуск 1217: 4224-4225

Кольчатая горлица *Streptopelia decaocto* и майна *Acridotheres tristis* в Киргизии

Р.А.Кыдыралиева

*Второе издание. Первая публикация в 1990**

Кольчатая горлица *Streptopelia decaocto* 1950-е годы в Киргизии нигде не отмечалась, хотя в 1930-е годы считалась обычной птицей. В 1980-е она расселилась во многих районах республики, населяет почти все населённые пункты приферганских долин, встречается в Чаткале, Таласской и Чуйской долинах, а на востоке – в Исык-Кульской котловине. Изредка отдельные пары стали встречаться в северных районах Центрального Тянь-Шаня – Кочкорская и Джмгальская долины (1800 м над уровнем моря). Почти по всех местах своего распространения кольчатая горлица занимает населённые пункты, где имеются различные древесные насаждения. Обитает и на естественных лесных и древесных кустарниковых участках, преимущественно по речным долинам, по берегам озёр и другим водоёмам. В гнездовое время поселяется также в животноводческих постройках. В Исык-Кульской долине в отдельных сёлах и деревнях насчитывается до 15-20 пар кольчатых горлиц, а на юго-восточном берегу озера Исык-Куль, где имеются за-

* Кыдыралиева Р.А. 1990. Кольчатая горлица и майна в Киргизии // *Редкие и малоизученные птицы Средней Азии (Материалы 3-й республ. орнитол. конф.)*. Ташкент: 133-134.