

## Использование показателя полноты линьки для выяснения сроков рождения и уровня выживаемости первогодков у воробьиных птиц

О.Г.Санамян, Т.А.Рымкевич

Олег Георгиевич Санамян. Биологический факультет, Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия

Татьяна Адольфовна Рымкевич. Биологический факультет, Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия. Нижне-Свирский государственный природный заповедник. Лодейное Поле, Ленинградская область, Россия. E-mail: tatianarymkevich@mail.ru

Поступила в редакцию 3 декабря 2021\*

Одно из центральных мест в популяционной экологии занимает вопрос выживаемости особей в разные периоды жизненного цикла. Кроме абсолютных значений этого показателя, большой интерес представляют относительные значения, например, позволяющие сравнить выживаемость первогодков ранних и поздних сроков рождения на определённом этапе их годового цикла.

В настоящем исследовании выполнен анализ выживаемости птиц-первогодков между отлётом с мест рождения и прилётом на места гнездования, используя показатель полноты постювенальной линьки. Для этого проанализирована динамика показателя полноты постювенальной линьки у птиц, отловленных в большие рыбачинские ловушки во время осеннего пролёта, и его межгодовая изменчивость; такой же анализ выполнен во время весеннего пролёта. Проведено сравнение полноты линьки у мигрантов, отловленных осенью и следующей весной.

Обработаны многолетние данные кольцевания и прижизненного обследования птиц на Ладожской орнитологической станции (ЛОС), расположенной на юго-восточном берегу Ладожского озера в урочище Гумбарицы (60°41' с.ш., 32°57' в.д.).

Объектами исследования выбраны 5 видов, относящихся к разным семействам и имеющим разные типы миграционной активности. Проанализированы сведения о полноте постювенальной линьки ближних мигрантов – зяблика *Fringilla coelebs* (2001-2014 годы,  $n = 6645$ ) и юрка *Fringilla montifringilla* (1980-2009 годы,  $n = 1829$ ), дальнего мигранта – черноголовой славки *Sylvia atricapilla* (1989-2015 годы,  $n = 300$ ), кочующего вида – снегиря *Pyrrhula pyrrhula* (1968-2015 годы,  $n = 6247$ ) и блуждающего – лазоревки *Cyanistes caeruleus* (1982-2015 годы,  $n = 2944$ ).

Отлов птиц на ЛОС ведётся в основном тремя крупногабаритными ловушками рыбачинского типа (рис. 1). Из материалов прижизненного обследования мигрантов использованы данные о сроках отлова, возрасте и полноте линьки. В качестве показателя полноты линьки анализировалась доля обновлённых больших верхних кроющих второстепенных маховых (БВКВМ) из 10 перьев этого участка.

---

\* Материалы данной публикации были представлены в виде постера на Первом Всероссийском орнитологическом конгрессе (Тверь, 29 января – 4 февраля 2018).



Рис. 1. Размещение рыбачинских ловушек на берегу Ладожского озера у места впадения в него речки Гумбарки. Урочище Гумбарицы. Фото М.А.Антипина.

Для анализа связей между переменными использовался непараметрический ранговой коэффициент корреляции Спирмена ( $r_s$ ).

### Внутрисезонная изменчивость показателей полноты линьки осенью и весной

У зяблика индивидуальная полнота линьки БВКВМ по осенним отловам первогодков, заканчивающих смену оперения и её завершивших, варьирует от 0 до 1. Анализ динамики средней за пятидневку полноты БВКВМ показал, что в ходе пролёта значение этого показателя уменьшается как осенью, так и весной (рис. 2). Однако весной связь слабее ( $r_s = -0.76$ ;  $P \leq 0.05$ ), чем осенью ( $r_s = -0.93$ ;  $P \leq 0.01$ ). В оба сезона связь статистически значима.

У юрка индивидуальная полнота линьки БВКВМ по осенним отловам первогодков, заканчивающих смену оперения и её завершивших, варьирует значительно – от 0.1 до 0.9. Тенденция изменения средней за пятидневку полноты линьки осенью была той же, что у зяблика (рис. 3). Связь оказалась сильной и значимой ( $r_s = 0.98$ ;  $P \leq 0.01$ ). Для весны тенденция сокращения полноты линьки в ходе пролёта статистически не подтвердилась ( $r_s = -0.20$ ;  $P > 0.05$ ).

У снегиря в ходе постювенальной линьки могут заменяться от 2 до всех 10 БВКВМ. Значимое сокращение средней за пятидневку полноты

линьки этих перьев в сезоне наблюдалось осенью ( $r_s = 0.68$ ;  $P \leq 0.05$ ). Для весны такая связь не обнаружена ( $r_s = 0.16$ ;  $P > 0.05$ ) (рис. 4).

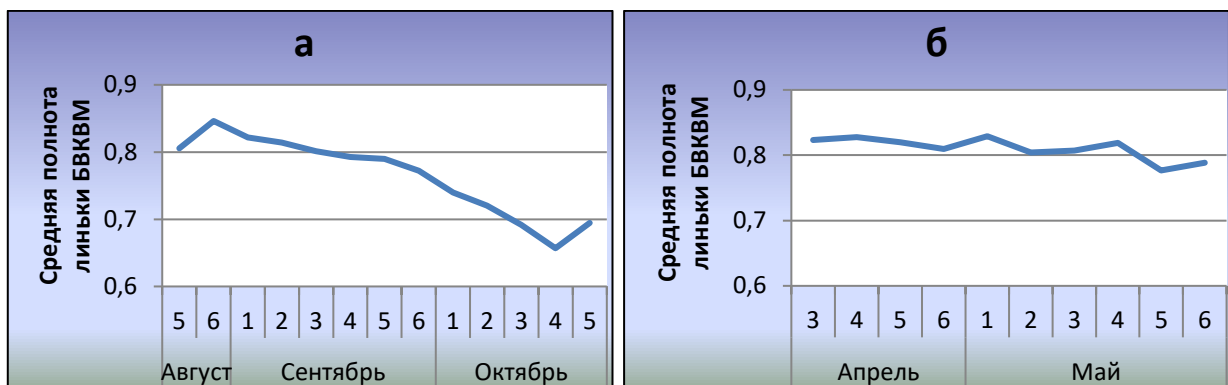


Рис. 2. Полнота линьки БВКВМ у зяблика по пятидневкам в осенних (а) и весенних отловах (б).

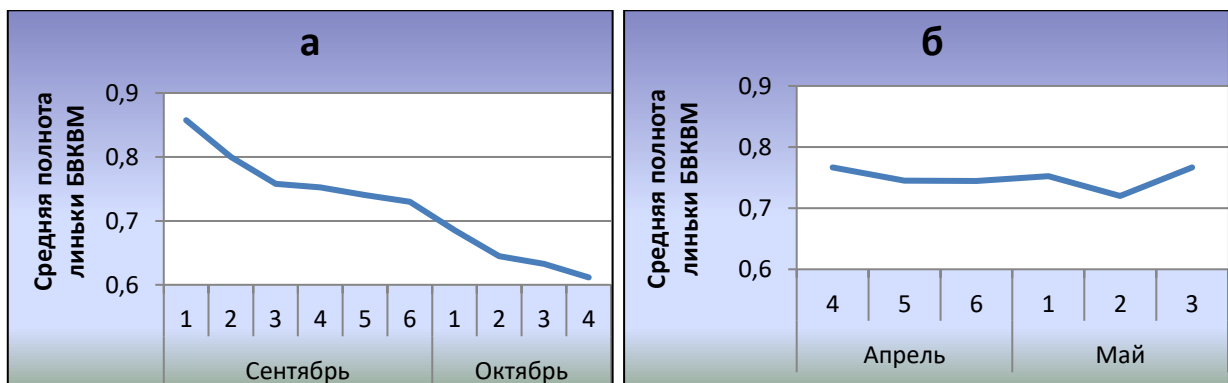


Рис. 3. Полнота линьки БВКВМ у выюрка по пятидневкам в осенних (а) и весенних отловах (б).

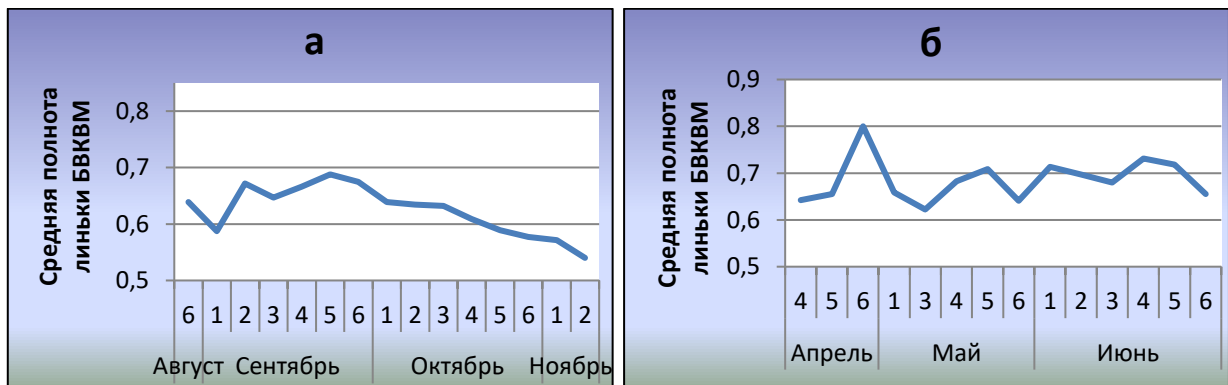


Рис. 4. Полнота линьки БВКВМ у снегиря по пятидневкам в осенних (а) и весенних отловах (б).

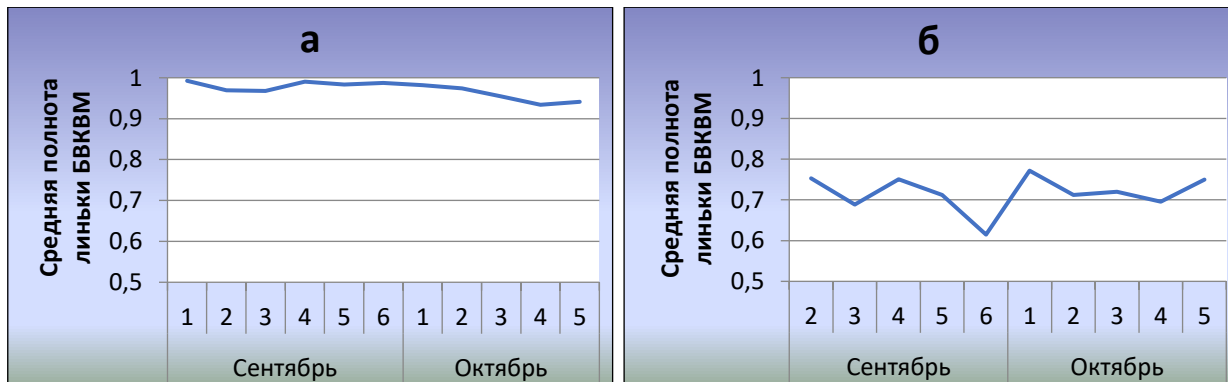


Рис. 5. Полнота линьки БВКВМ у лазоревки (а) и черноголовой славки (б) по пятидневкам в осенних отловах.

У лазоревки средняя за пятидневку полнота линьки варьирует в диапазоне 0.9-1.0. Это связано с тем, что подавляющее большинство лазоревок во время линьки заменяет все 10 или 9 БВКВМ. Птицы с меньшей полнотой линьки встречаются крайне редко. Несмотря на незначительную индивидуальную изменчивость числа сменяемых БВКВМ, в ходе осеннего пролёта показатель средней за пятидневку полноты линьки значительно уменьшается (рис. 5а;  $r_s = -0.72$ ;  $P \leq 0.05$ ).

У черноголовой славки, индивидуальная полнота линьки БВКВМ у которой варьирует от 0.4 до 1.0, сокращения показателя полноты линьки осенью не выявлено (рис. 5б;  $r_s = -0.01$ ;  $P > 0.05$ ). Анализ в весенний период не проводился из-за малого количества отловов.

### Межсезонная изменчивость показателей полноты линьки

Для анализа изменения полноты линьки от осени к весне использован показатель «разность долей по полноте линьки» – разность между процентом птиц с конкретной полнотой линьки БВКВМ (например, 0.1) за весенний пролёт и процентом птиц с той же полнотой за осенний пролёт. Разность долей становится положительной, если весной увеличивается доля птиц с данной полнотой линьки, и отрицательной, если она уменьшается.

У зяблика к весне процент птиц с полнотой линьки БВКВМ от 0.4 до 0.8 уменьшается и существенно увеличивается с полнотой 0.9 (рис. 6а). Неизменным, но очень низким остаётся процент с минимальной полнотой – 0.1-0.3. Однако следует учесть, что абсолютное число таких особей и осенью, и весной ничтожно мало.

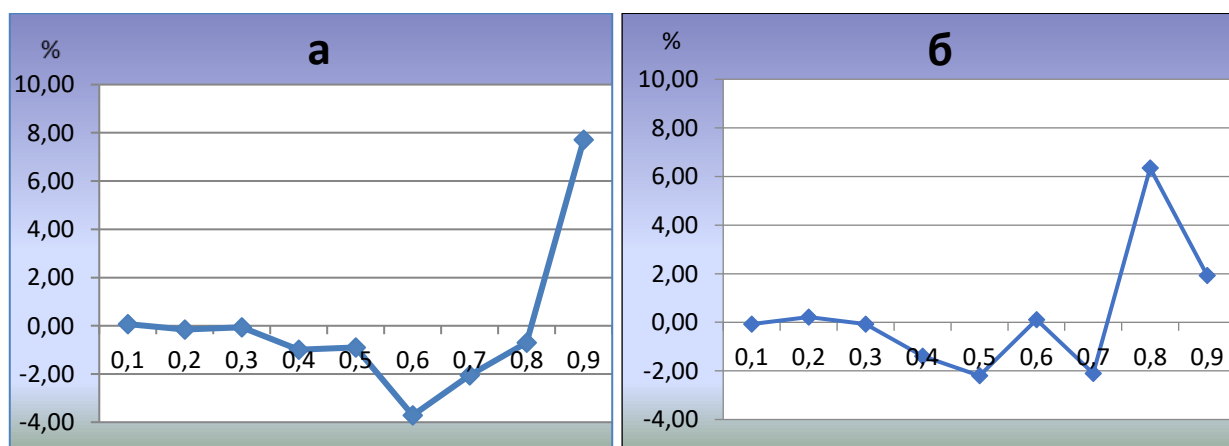


Рис. 6. Изменение разности долей по полноте линьки БВКВМ от осени к следующей весне у зяблика (а) и вьюрка (б). Здесь и на рисунке 7 по оси абсцисс – варианты полноты линьки у особи, по оси ординат – разность в количестве птиц в процентах от числа обследованных за сезон.

У юрка к весне процент птиц с полнотой линьки БВКВМ от 0.4 до 0.7 уменьшается и существенно увеличивается с полнотой 0.8. Как и у зяблика, первые 3 группы птиц (0.1-0.3) крайне малочисленны (рис. 6б).

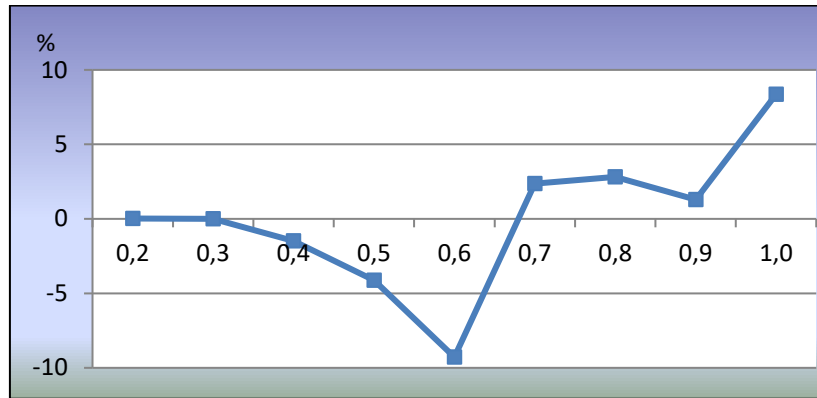


Рис. 7. Изменение разности долей по полноте линьки БВКВМ от осени к следующей весне у снегиря.

У снегиря картина межсезонной динамики немного отличается от таковой у зяблика и юрка. По всем группам наблюдается существенное (не меньше 70%) снижение численности отловленных птиц по сравнению с осенью, а полностью перелинявшие среди них птицы впервые продемонстрировали наибольший среди прочих групп прирост в процентной доле (рис. 7). Прирост у птиц с полнотой 0.9 оказался небольшим, но это, скорее всего, объясняется незначительным числом птиц в отловах.

#### Межгодовая изменчивость полноты линьки осенью и весной

На этом этапе работы выясняли, имеются ли различия в показателе полноты линьки (как осенью, так и весной) между годами. Если да, то имеется ли связь со сроками пролёта.

У зяблика средняя полнота линьки в отловах в сезон миграции в анализируемые годы варьировала между годами от 0.72 до 0.82 осенью и 0.72 до 0.83 весной. Значимая связь между полнотой линьки и сроками пролёта выявлена только осенью (рис. 8;  $r_s = -0.77$ ;  $P \leq 0.05$ ).

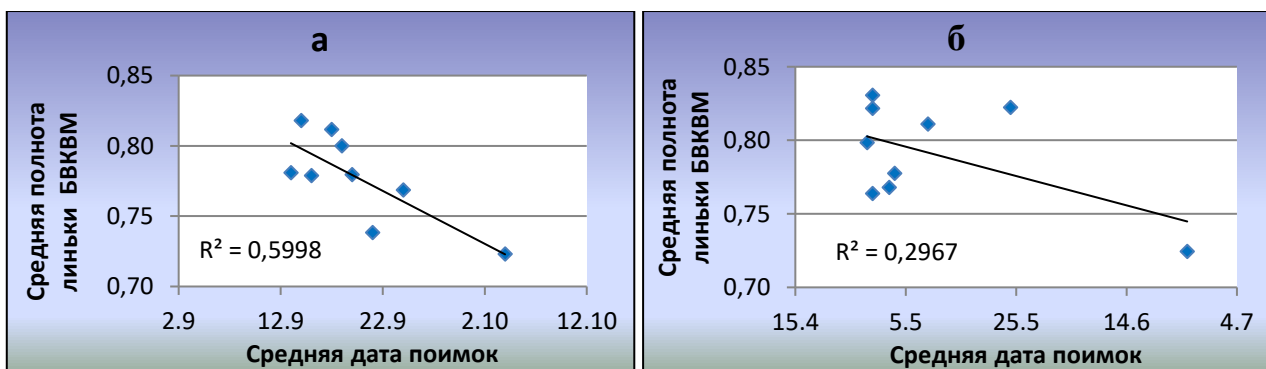


Рис. 8. Средняя полнота линьки при разных средних сроках пролёта осенью (а) и весной (б) у зяблика.

У юрка средняя полнота линьки птиц, отловленных за сезон миграции, варьировала между выбранными в анализ годами от 0.72 до 0.81 осенью и от 0.73 до 0.78 весной. Значимая связь между полнотой линьки и сроками пролёта выявлена только осенью (рис. 9;  $r_s = -0.77$ ;  $P \leq 0.05$ ).

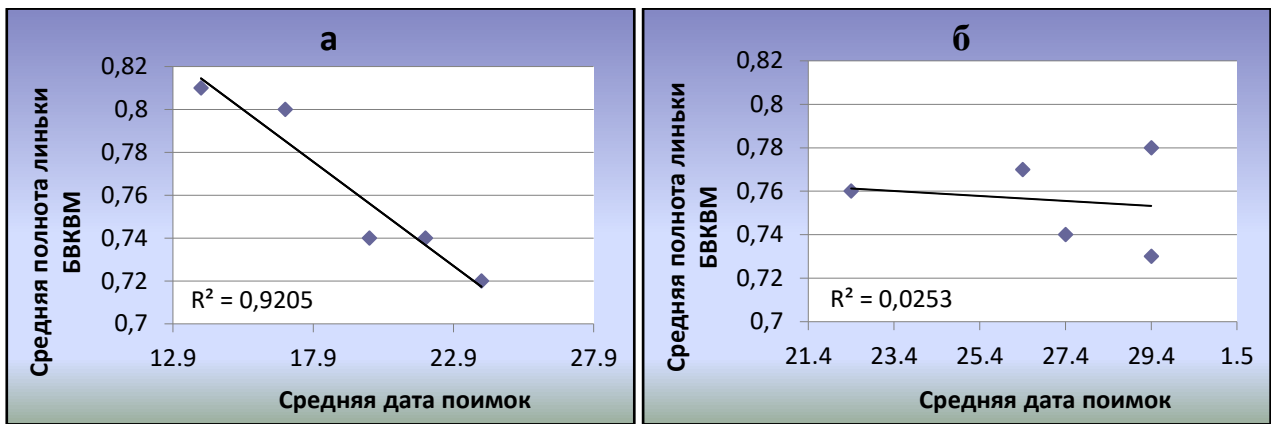


Рис. 9. Средняя полнота линьки при разных средних сроках пролёта осенью (а) и весной (б) у юрка.

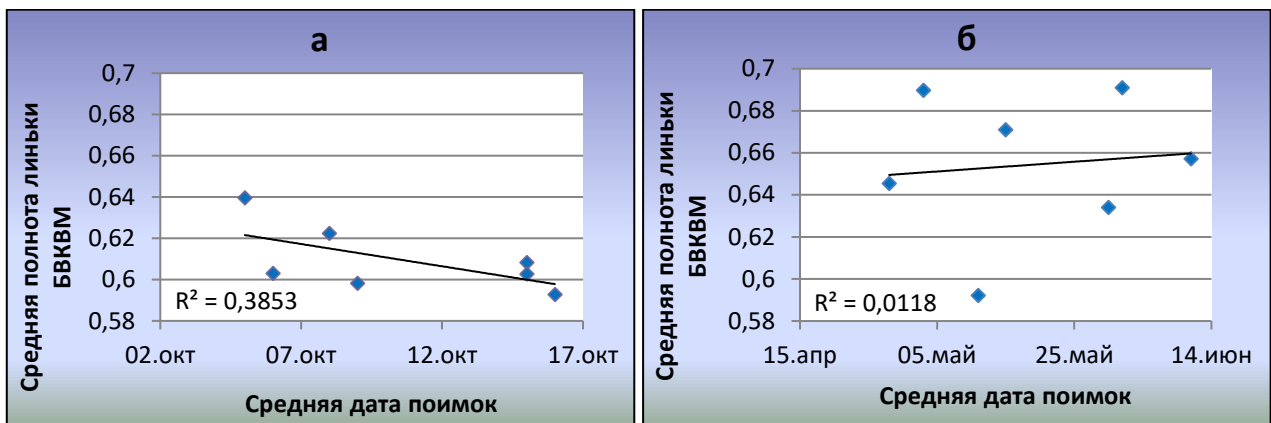


Рис. 10. Средняя полнота линьки при разных средних сроках пролёта осенью (а) и весной (б) у снегиря.

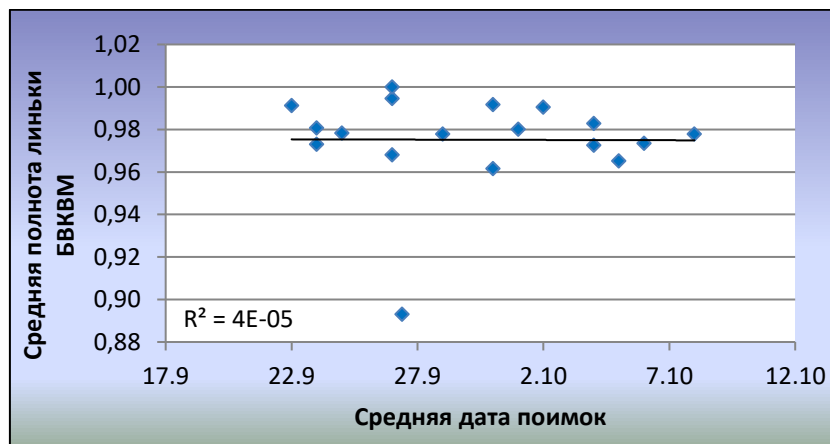


Рис. 11. Средняя полнота линьки в годы при разных средних сроках пролёта осенью у лазоревки.

У снегиря средняя полнота линьки у птиц, отловленных за сезон миграции, варьировала между годами от 0,59 до 0,64 осенью и от 0,59 до 0,69 весной. Имела место тенденция меньшей полноты линьки при более позднем осеннем пролёте (рис. 10;  $r_s = -0,74$ ;  $P > 0,05$ ), но она статистически не значима, возможно, из-за малого числа лет в анализе.

У лазоревки средняя полнота линьки за осень варьирует от 0,96 до 1,00 (если исключить выскакивающее значение 0,89). Значимой связи между полнотой линьки и сроками осеннего пролёта не выявлено (рис. 10;  $r_s = -0,40$ ;  $P > 0,05$ ).

Обнаруженные межгодовые различия в полноте линьки осенью у 3 видов, несомненно, по крайней мере частично обусловлены разными сроками рождения птенцов, что зависит от погодных условий весны. Меньшая полнота линьки наблюдается в годы с поздней холодной весной, отодвигающей рождение птенцов и соответственно линьку и осенний пролёт на поздние сроки.

### Обсуждение

Анализ внутрисезонной динамики полноты постювенальной линьки модельных видов, выявил обратную связь между сроками миграции и полнотой линьки БВКВМ осенью у всех видов, кроме дальнего мигранта (славки-черноголовки). В то же время в весенних отловах такая связь не наблюдалась или проявлялась слабее (зяблик).

Уменьшение полноты линьки к концу сезона может быть обусловлено не только более поздними сроками рождения, но и популяционными особенностями: наследуемой меньшей полнотой линьки летящих позднее северных популяций.

Механизмом сокращения полноты линьки у птиц одной и той же популяции является фотопериодический контроль: при уменьшении длины дня до пороговых значений увеличиваются темпы и уменьшается полнота постювенальной линьки (Рымкевич 1990; Носков, Рымкевич 2010). Обнаруженная межгодовая изменчивость полноты линьки, при которой чем позднее сезон пролёта, тем меньше её значения, может являться только следствием такого контроля линьки, и косвенно подтверждает, что птицы, имеющие меньшую полноту линьки в сезоне у обследованных видов, имеют более поздние сроки рождения. Ещё одним косвенным подтверждением этому следует считать отсутствие или меньшую силу связи внутрисезонной изменчивости показателя полноты линьки от сроков весенней миграции.

Всё это является основанием рассматривать увеличение показателей полноты линьки от осени к весне как меньшую выживаемость в этот период птиц, родившихся в поздние сроки. По существу, у зяблика, юрка и снегиря особи, мигрирующие через Приладожье и имеющие полноту линьки меньше 0.8, 0.6 и 0.7 соответственно, обычно не доживают до начала гнездования и являются популяционным резервом, который может быть реализован, например, при изменении экологических условий. Сходное увеличение доли птиц с большей полнотой линьки весной по сравнению с осенью, выявлено для зяблика и юрка Е.Н.Стрельниковым по отловам в Юганском заповеднике (Западная Сибирь). Вместе с тем сравнение полноты линьки в осенних и весенних отловах снегиря позволило автору сделать вывод о лучшей выживаемости в районе исследования поздних выводков у этого кочующего вида по сравнению с перелётными зябликом и юрком (Стрельников 2019).

## Выводы

1. У всех обследованных видов (*Fringilla coelebs*, *Fringilla montifringilla*, *Sylvia atricapilla*, *Pyrrhula pyrrhula*, *Cyanistes caeruleus*), за исключением *S. atricapilla*, в осеннее время выявлена закономерность: птицы, мигрирующие позднее в сезоне, имеют в среднем меньшую полноту постювенальной линьки.

2. Для всех видов различия в полноте постювенальной линьки у птиц, летящих весной в разные сроки, отсутствовали или не были меньшими, чем осенью (*F. coelebs*).

3. У *F. coelebs* и *F. montifringilla* выявлена статистически значимая связь между полнотой линьки и фенологическими особенностями осеннего пролёта: чем позднее сезон миграции, тем меньше средняя за сезон полнота линьки.

4. Совокупность выявленных особенностей внутрисезонной и межгодовой изменчивости позволяет считать, что особи, летящие в поздние сроки осенью, относятся к поздним выводкам.

5. У трёх видов (*F. coelebs*, *F. montifringilla* и *P. pyrrhula*) весной показатели полноты линьки для большинства лет имеют большие значения, чем осенью в результате того, что значимо уменьшается доля птиц с сокращённой полнотой линьки; это означает, что в период от начала осенней миграции до конца весенней миграции особи поздних сроков рождения выживают хуже особей ранних сроков рождения.

Авторы выражают искреннюю благодарность всем сотрудникам и волонтерам Ладожской орнитологической станции за обеспечение непрерывной её работы и участие в сборе материала, за возможность использования данных многолетнего мониторинга.

## Литература

- Носков Г.А., Рымкевич Т.А. 2010. Регуляция параметров годового цикла и её роль в микроэволюционном процессе у птиц // *Успехи соврем. биол.* **130**, 4: 346-359.
- Рымкевич Т.А. (ред.) 1990. *Линька воробьиных птиц Северо-Запада СССР*. Л.: 1-304.
- Стрельников Е.Г. 2019. Линька воробьиных птиц как инструмент орнитологического мониторинга // *Вестн. Твер. ун-та. Сер. биол. и эколог.* 1 (53): 218-232.

