

УДК 598.2

## ДИНАМИКА МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ КОРРЕЛЯТОВ СОЦИАЛЬНОГО СТАТУСА В ГОДОВОМ ЦИКЛЕ БОЛЬШОЙ СИНИЦЫ (*PARUS MAJOR*, PASSERIFORMES; AVES)

© 1994 г. А. Б. Керимов, Е. В. Иванкина, Т. А. Ильина, В. М. Гаврилов

Представлено академиком В.Е. Соколовым 20.07.93 г.

Поступило 27.07.93 г.

Настоящее исследование посвящено процессам, лежащим в основе перестройки популяционных систем. Многим видам птиц свойственны сезонные изменения пространственной организации популяции. В роде *Parus* в средних и высоких широтах при разнообразии вариантов выделяются два типа социальной структуры популяции [4]. У гаичек (*P. montanus*, *P. palustris* и др.), гренадерки (*P. cristatus*) в сезон размножения территория занята только парой взрослых, а в гнездовой период после дисперсии молодых птиц на ней формируется стабильная по составу стая из 4 - 6 особей с линейной иерархией при доминировании взрослой пары. Участок обитания стаи сохраняет признаки территории и охраняется всеми членами стаи от вторжения конспецифических особей [4]. Приобретение альфа-статуса и, как следствие, возможности размножения на данной территории осуществляется на основе преемственности – путем заполнения вакансий при гибели одного из доминантов [1, 7]. Второй тип социальной структуры представлен у большой синицы (*P. major*), лазоревки (*P. caeruleus*), отчасти москочки (*P. ater*). В период размножения этим видам свойственна территориальность классического типа, а в остальное время птицы образуют относительно аморфные группировки – стаи. Участки обитания стай не обладают признаками групповой территории и широко перекрываются. Численность группировок может достигать несколько десятков особей [6] и лимитируется кормовыми условиями. Места концентрации синиц в зимний период и гнездовых поселений могут быть разобщены, так как эти виды обладают широким диапазоном территориальных связей – от оседлости до дальних миграций. В оптимальных местообитаниях, где участок обитания стаи и район гнездового по-

селения совпадают, переход к территориальности происходит на принципиально иной, чем у синиц первой группы, основе: общий участок обитания делится на индивидуальные территории между членами зимующей группы и весенними иммигрантами. В зимующих группировках больших синиц отношения построены по принципу социальной иерархии [4, 10], но в отличие от гаичек, у которых ранг предопределен длительностью связи с территорией, у больших синиц и лазоревок в качестве детерминантов социального статуса большее значение могут иметь индивидуальные морфофизиологические характеристики особи, такие как размер, масса тела и особенности окраски оперения [8, 9, 11]. Показано, что социальный ранг большой синицы связан с шириной вентральной полосы, а последняя – со скоростью метаболизма. Однако роль вентральной полосы в качестве маркера социального статуса снижается или не проявляется в долговременных поселениях синиц, где стая зимует на месте будущего гнездового поселения [12]. Именно в таких группировках, формирующихся в оптимальных местообитаниях, социальный статус может зависеть от исторически сложившихся условий и обеспечивать преемственность отдельных элементов социальной организации при сезонной смене пространственной структуры. В этом случае социальная позиция особи в стае влияет на очередность выбора гнездовых территорий, их удаленность от “ядра” участка обитания стаи, сроки образования пар [2, 3, Colquhoun, 1942, – по 9].

Задача настоящей работы – оценить степень влияния индивидуальных морфофизиологических характеристик, во-первых, на социальный статус особи в различные фазы осенне-зимнего периода и, во-вторых, на позиции особи в репродуктивный период в оптимальном местообитании.

Исследование проведено в Подмоскowie на Звенигородской биостанции МГУ в 1991 - 1993 гг. на природной группировке индивидуально меченых больших синиц. Прижизненный анализ особей разного пола и возраста включал линейные размеры, массу тела, ширину вентральной

Московский государственный университет  
им. М.В. Ломоносова

Звенигородская биологическая станция  
Московского государственного университета  
им. М.В. Ломоносова

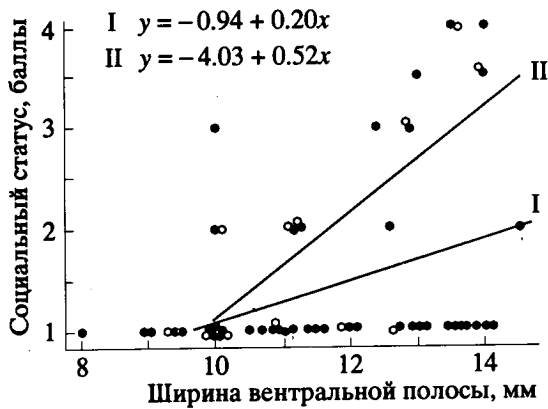


Рис. 1. Связь социального статуса с шириной вентральной полосы у большой синицы. Темные кружки и линия регрессии I – для осенне-зимнего периода; светлые кружки и линия регрессии II – для сезона размножения.

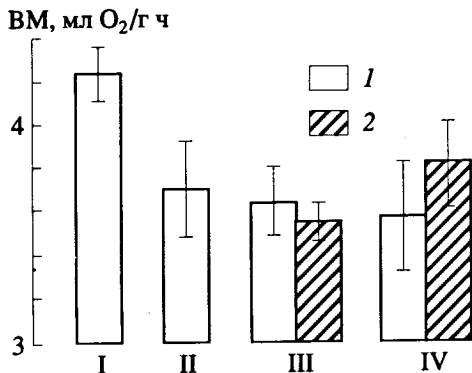


Рис. 2. Сезонные изменения ВМ самцов большой синицы в группировках зимующих птиц и весенних мигрантов: I – зимующие птицы; 2 – весенние мигранты. I – ноябрь, январь ( $n = 15$ ); II – февраль ( $n = 11$ ); III – март - начало апреля (для зимующих  $n = 17$ , для мигрантов  $n = 25$ ); IV – конец апреля - начало июня (для зимовавших  $n = 10$ , для иммигрантов  $n = 8$ ).

полосы и ночной базальный метаболизм (ВМ), измеренный методом непрямой калориметрии (86 измерений на 67 самцах). Этот параметр отражает только фундаментальные процессы, чем выгодно отличается от исследованного ранее у этого вида [7, 11] дневного метаболизма покоя. Последний включает также расход энергии на локомоторную активность и энергию специфического динамического действия пищи (SDA), что затрудняет получение сравнимых результатов. Социальный статус синиц зимой определяли по исходу столкновений на кормушке и очередности доступа к корму. Самый высокий ранг оценен в 4 балла, самый низкий – в 1 балл. Границы индивидуальных территорий определяли в предгнездовой период по точкам пения и местам конфликтов самцов. Расположение гнездовых участков в поселении оценивали по дистанции от ядра стайного участка обитания до гнезда.

Результаты и обсуждение. В гнездовой период у самцов, численно преобладающих в зимующих группировках больших синиц и устойчиво доминирующих над самками в социальных взаимодействиях, из комплекса исследованных нами показателей (возраст, размер, масса тела, ширина вентральной полосы) наиболее скоррелирован с социальным статусом размер вентральной полосы ( $r_s = 0.352$ ,  $n = 46$ ,  $p < 0.05$ ) (рис. 1). Сила связи размера вентральной полосы с рангом, а также влияние других показателей и степень их взаимной сопряженности меняются в течение осенне-зимнего периода. Наименьшая степень скоррелированности показателей отмечена в осенний период (октябрь - ноябрь), когда группировка имеет наибольший размер и неустоявшийся состав. Тем не менее позиции высокоранговых самцов уже определены и, как правило, мало меняются в дальнейшем. Ширина вентральной полосы осенью не имеет значимой связи с социальным статусом ( $r_s = 0.336$ ,  $n = 30$ ,  $p = 0.08$ ), не проявляется связь ранга с массой тела, размерами, возрастом. В дальнейшем, по мере стабилизации отношений в группировке и сокращения ее размера, связь ширины вентральной полосы с рангом возрастает, достигая в конце зимовки почти двукратной величины ( $r_s = 0.645$ ,  $n = 16$ ,  $p < 0.05$ ). Параллельно прослеживается тенденция к усилению связи ранга с массой тела ( $r_s = 0.441$ ,  $n = 16$ ,  $p = 0.09$ ), возрастом и размерами. Возрастает и взаимосвязанность показателей. Помимо постоянно проявляющейся связи возраста с размерами ( $r_s = 0.529$ ,  $n = 46$ ,  $p < 0.001$ ), приближается к статистически значимой корреляция массы тела с шириной вентральной полосы ( $r_s = 0.493$ ,  $n = 16$ ,  $p = 0.06$ ) – показателем, в наибольшей степени сопряженным с рангом. Этот процесс достигает максимума весной в группировке птиц, занявших индивидуальные территории. Помимо усиления связи ширины вентральной полосы со статусом ( $r_s = 0.669$ ,  $n = 12$ ,  $p < 0.05$ ), который особи прежде имели в стае, становится статистически значимой связь ширины вентральной полосы с размерами ( $r_s = 0.648$ ,  $n = 12$ ,  $p < 0.05$ ). Таким образом, весной, после распада стаи, у самцов, приступающих к размножению в пределах участка обитания стаи, отмечена наибольшая скоррелированность практически всех регистрируемых признаков, а связь окраски оперения с прежним социальным статусом заметно возрастает.

Социальный ранг влияет на распределение территорий в пределах участка обитания стаи. На этом участке выделяется ядро, наиболее посещаемое синицами в зимний период, где плотность взаимодействий максимальна. Статус самца обуславливает удаленность гнездовой территории от ядра ( $r_s = -0.916$ ,  $n = 11$ ,  $p < 0.01$ ). Положение территории на участке обитания стаи связано также и с шириной вентральной полосы ( $r_s = -0.669$ ,  $n = 12$ ,  $p < 0.05$ ). Сезонная преэминентность элементов

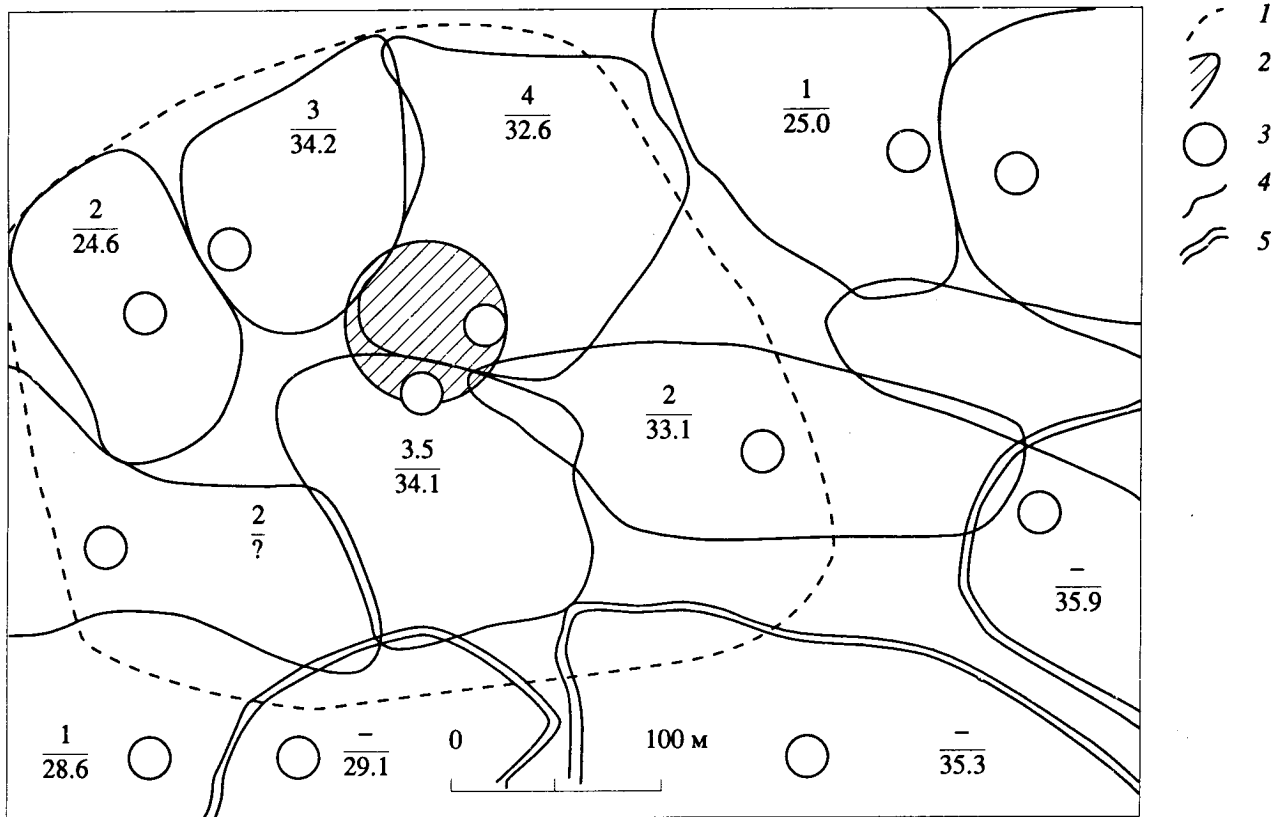


Рис. 3. Расположение гнездовых участков самцов большой синицы с разным социальным статусом и уровнем ВМ относительно ядра поселения, 1 – граница участка обитания стаи; 2 – ядро поселения; 3 – гнездо; 4 – границы участков зимовавших самцов; 5 – границы участков иммигрантов. Цифры в числителе означают социальный ранг особи в зимней стае баллы (самый высокий ранг – 4 балла, самый низкий – 1 балл); в знаменателе – значение ВМ, кДж/сут.

социальной организации в поселении синиц проявляется и в характеристиках территориального поведения. Связь показателей интенсивности пения с рангом очень велика ( $r_s = 0.932$ ,  $n = 9$ ,  $p < 0.01$  и  $r_s = 0.780$ ,  $n = 9$ ,  $p < 0.05$  для продолжительности и частоты пения соответственно). В свою очередь, интенсивность пения связана с площадью территорий, охраняемых самцами в предгнездовой период ( $r_s = 0.928$  при  $n = 6$ ,  $p = 0.05$ ). Связь между шириной вентральной полосы и интенсивностью пения отмечена на уровне тенденции ( $r_s = 0.552$ ,  $n = 9$ ,  $p > 0.05$ ).

Другой аспект динамики морфофизиологической разнокачественности популяции проявляется на уровне энергетики особей. Известно, что у большой синицы, как и у многих других воробьиных птиц, уровень ВМ зимой выше, чем летом, что рассматривается как одна из важных биоэнергетических адаптаций к сезонности климата [5]. Как видно из рис. 2, смена сезонных значений ВМ в оседлой группировке больших синиц приходится на февраль – период, когда начинается процесс формирования индивидуальных территорий. Различие двух уровней ВМ статистически значимо ( $p < 0.001$ ). Эта динамика метаболизма, полученная на группировке в целом, подтверждается сни-

жением метаболизма и у отдельных особей. На примере небольшой стабильной группировки не выявлена однозначная связь уровня метаболизма (ВМ) ни с шириной вентральной полосы, ни с социальным статусом самцов. Однако в репродуктивный период опосредованная связь метаболизма и статуса проявляется в том, что высокоранговые самцы, чьи территории находятся в центре участка обитания стаи, имеют значения ВМ средние и выше среднего. Самцы на периферии поселения имеют либо низкие, либо высокие значения ВМ (рис. 3). В периферийную группу входят низкоранговые члены распавшейся стаи и весенние иммигранты. Именно последним свойствен высокий ВМ. В пределах группы резидентов (без учета иммигрантов) связь ВМ с позицией территории относительно ядра становится более отчетливой ( $r_s = 0.749$ ,  $n = 7$ ,  $p = 0.07$ ). У весенних мигрантов к моменту их прилета среднее значение ВМ не отличается от ВМ резидентов. Однако в группе мигрантов, закрепившихся в гнездовом поселении, ВМ достоверно выше ( $p = 0.01$ ; рис. 2). Это происходит не за счет повышения ВМ на индивидуальном уровне, а вследствие дифференциации мигрантов, претендующих на размножение в оптимальном местообитании, по уровню метаболизма:

вакантные участки на периферии занимают мигранты с высоким ВМ.

Полученные данные свидетельствуют о том, что социальный ранг больших синиц в группировке в существенной степени предопределен морфофизиологически. При переходе к территориальности в период размножения связь комплекса морфофизиологических характеристик с прежним социальным статусом птиц усиливается. Т.е. отбор оседлых птиц, приступающих к размножению в оптимальных местообитаниях, акцентирует влияние этих характеристик на статус и обеспечивает их большую взаимосвязанность. Почему это происходит? Групповая организация обеспечивает достаточно эффективный механизм ранжирования по конкурентоспособности, так как она позволяет соотнести качества довольно большого количества особей на ограниченной территории. Вместе с тем емкость местообитания в осенне-зимний сезон, когда птицы конкурируют преимущественно за корм, значительно выше его емкости в сезон размножения, когда основным спорным ресурсом является пространство (индивидуальная территория). Плотность синиц в гнездовых поселениях подвержена на порядок меньшим флуктуациям, чем численность зимующей стаи. В условиях, когда конкуренция нежесткая, зимующие группировки синиц могут достигать большого размера за счет того, что потенциальные по своим морфофизиологическим характеристикам высококоранговые особи довольствуются субординантными позициями в стае, не проигрывая существенно доминантам в доступе к ресурсам. При переходе к размножению, когда конкуренция ужесточается и меняется ее объект, представители именно этой группы являются соперниками доминантов и вытесняются из поселения.

Как показали наши данные, более слабая связь ширины вентральной полосы с рангом в зимний период обусловлена избытком птиц с широкой полосой, занимающих низкие ранги. Вследствие исчезновения весной именно этих птиц из группировки связь между окраской и статусом усиливается. Одновременно состав сократившейся гнездящейся группировки становится более сбалансированным и разнокачественным по комплексу морфофизиологических параметров. Социальная асимметрия позиций особей в стае не только сохраняется, но и усиливается при переходе к качественно иному типу пространствен-

ной структуры – территориальности, которая по своей природе предполагает эквипотенциальность владельцев территорий. Социальный ранг в первую очередь определяет положение территорий относительно центра поселения. Соответственно, скоррелированные со статусом индивидуальные морфофизиологические характеристики, включая показатель мощности жизного организма – ВМ, также оказываются связанными с компонентами территориального поведения или положением территории самца в поселении. Роль ВМ не одинакова в различных функциональных группах популяции. Если для местных низкоранговых особей, гнездящихся на периферии поселения, характерны низкие значения ВМ, то мигранты имеют возможность закрепиться на аналогичных участках лишь при высоком уровне метаболизма.

Таким образом, социальный ранг особи в зимующей группировке влияет при переходе к территориальности на приоритет в доступе к ресурсам размножения. Это влияние может быть ослаблено в богатых местообитаниях и не отражаться на успехе размножения. С другой стороны, в гетерогенных местообитаниях с резко выраженным градиентом условий такой тип динамики социальной структуры может обеспечивать эффективную дифференциацию особей по итоговой приспособленности.

Работа финансирована грантом 191–103–18 Министерства науки, высшей школы и технической политики России.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бардин А.В. Автореф. канд. дис. Л., 1975. 24 с.
2. Шилов И.А., Керимов А.Б. Тез. докл. X Прибалт. орнитол. конф. Рига, 1981. Т. 2. С. 198 - 201.
3. De Laet J.F. // *Ornis scand.* 1984. V. 15. № 1. P. 73 - 78.
4. Ekman J. // *Wilson Bull.* 1989. 101. № 2. P. 263 - 288.
5. Gavrillov V.M. // *Acta 18 Congr. Int. Ornithol. Moscow.* August 16 - 25, 1982. М.: Nauka, 1985. V. 2. P. 1254 - 1277.
6. Hinde R.A. // *Behaviour.* 1952. Suppl. II. 201 p.
7. Hogstad O. // *Auk.* 1987. V. 104. № 2. P. 332 - 336.
8. Jarvi T., Bakken M. // *Anim. Behav.* 1984. V. 32. № 2. P. 590 - 596.
9. Perrins C. *British Tits.* L., 1979. 304 p.
10. Poyza H. // *Lintumies.* 1985. № 20. P. 89 - 93.
11. Roskaft E., Jarvi T., Bakken M. // *Anim. Behav.* 1986. 34. № 3. P. 838 - 842.
12. Wilson J.D. // *Ibid.* 1992. V. 43. № 4. P. 999 - 1009.