

Е. В. Иванкина, Т. А. Ильина, А. Б. Керимов

МИКРОМЕСТООБИТАНИЯ САМЦОВ МУХОЛОВКИ-ПЕСТРУШКИ РАЗЛИЧНОЙ ОКРАСКИ В СЕЗОН РАЗМНОЖЕНИЯ

В рамках исследования феномена изменчивости окраски мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) проведена серия работ, посвященных анализу связей между типами окраски самцов, которые, как хорошо известно, представлены вариантами от яркого черного белого до бурого, почти не отличимого от самок и особенностями их морфологии и биологии (Alatalo et al., 1986; Järgvi et al., 1987; Керимов и др., 1993). В частности, отмечено, что несмотря на зрелость вида в условиях избытка дупел (Головань, 1983; Зимин, 1988), самцы темных морф в большей степени, чем светлые, тяготеют к листовному лесу по сравнению с хвойным. Последний беднее в кормном отношении (Järgvi et al., 1987). Вопрос, является ли эта тенденция следствием конкуренции или же связана с целенаправленным выбором, остается открытым.

Нами предпринята попытка сравнить свойства выбираемых самцами разных морф участков в относительно богатых, сходных по качеству местообитаниях. Известно, что мухоловка-пеструшка активно охраняет и рекламирует дупло и в отличие от других территориальных видов лишь небольшое пространство вокруг него. Такой охраняемый участок радиусом 10–15 м существенно меньше кормовой территории (Naatman, 1956; Благосклонов, 1991). Это определило величины площадок, на которых мы проводили описание микроместообитаний. В функциональном плане при таком подходе в первую очередь оценивают параметры, связанные не столько с кормовыми условиями, сколько с качеством гнездовой ниши, степенью ее укрытости, а также со свойствами среды, обеспечивающими эффективное рекламное поведение. Наравне со стандартными геоботаническими описаниями оценивали категории пространственной и архитектурной сложности микроместообитаний по оригинальной методике.

данное исследование проведено на Звенигородской биостанции Московского университета. В работе использованы материалы полованию мухоловок в 1990–1992 гг. Самцов отлавливали в дуплах в период выбора мест гнездования или при выкармливании птенцов. По окраске спины определяли “морфу” самца согласно альпийской шкале Дроста (Drost, 1986). Птиц с баллами окраски мы относили к группе “темных”, с баллами 5–7 — к группе “светлых”, а особи с баллом 4 составляли промежуточную группу. Отдельных случаях использовали данные визуальных наблюдений. Дуплянка и окружающий ее участок считались выбранными в тех случаях, когда самец упорно демонстрировал дуплянку при привлечении самки и (или) пара в ней гнездилась. Были отобраны группы дуплянок, расположенные в районах избытка мест гнездования: на трех лесных площадках с регулярной развеской, 90 и 30 дуплянок) и в местах концентрации дуплянок на близ территории двух небольших поселков — Верхних и Нижних Дач. Мы исходили из предположения, что последние 3 года ловля на выбранных нами участках оставались неизменными, заведомый избыток дуплянок обеспечивал возможность выбора. Это были описаны 103 участка, занятые за эти годы 147 самцами мухоловки-пеструшки.

Описание микроместообитаний проводили в июне–августе 1992 г. в единой схеме и в него включили описание квадратной площадки размером 10 × 10 м с дуплянкой в центре и двух профилей длиной 22 м, пересекающихся серединами в точке развески дуплянки. Первый профиль проходил через лепок, а второй — под прямым углом к первому. На площадке регистрировали максимальную высоту деревьев (м) при помощи альтиметра; среднюю высоту полог (м); количество и вид деревьев, растущих на площадке; диаметры стволов на высоте груди; радиусы кроны. Профили служили для выборочной оценки архитектурной сложности микроместообитания. 10 квадратов 2 × 2 м на каждом профиле и один общий, центральный, являлись основаниями параллелепипедов, в пределах которых описывали вертикальную структуру леса. Описания проводили по следующим показателям: высота (м) и проективное покрытие (в долях) подлеска, включающего кустарник и подрост; высота (м) древесного полога по живым ветвям; сомкнутость кроны (в долях); доля объема, занимаемого сухостоем и валежником. И в подлеске, и в древесном ярусе учитывали (в долях) представление хвойных, главным образом, ели. Косвенным показателем доступного для птиц свободного пространства служила площадь

поляны, расположенной перед дуплянкой, оцениваемая как проведение длины на ширину.

В ряде случаев выявление границ поляны оказалось затруднительным, например, в участке леса паркового типа и при смещении поляны в сторону от летка. Поэтому мы использовали также и более легко формализуемые показатели: дистанция до ближайшего дерева, расположенного строго перед летком, и число деревьев на фронтальном полупрофиле. Наличие "пустот" в древесном ярусе оценивали на двух уровнях: на макроуровне и микроуровне. В первом случае учитывали наличие обширных открытых пространств вблизи от дуплянки. Оценку давали в баллах: 0 — дуплянка в глубине лесного массива; 1 — дуплянка приблизительно в 10 м от опушки; 2 — дуплянка менее чем в 10 м от опушки. Во втором случае учитывали число "окоп" — квадратов на фронтальном и боковых полупрофилях с сомкнутостью крон менее 0,1.

Названные параметры были использованы для вычисления производных переменных. Показатели проективного покрытия подлеска и сомкнутости крон были переведены в баллы (0 — Rt 0 до 0,09; 1 — от 0,1 до 0,29; 2 — от 0,3 до 0,49; 3 — от 0,5 до 0,69; 4 — больше 0,7). В качестве независимых переменных были отобраны следующие: средняя высота свободного подлогового пространства (от вершины кустов до полога); средний балл подлеска на высоте выше летка — показатель развитости подлеска; средняя высота полога и средний балл сомкнутости крон. Особое внимание было уделено характеристике пространства непосредственно возле дуплянки — на расстоянии до 4 м от нее. В последнем случае при анализе использованы максимальные значения параметров, полученные на одном из двух ближайших квадратов, размещенных на профилях.

Результаты и обсуждение

Для выявления роли разных параметров среды в определении выбора местообитаний самцами разной окраски были вычислены коэффициенты корреляции рангов (r) между перечисленными в методике показателями и баллами окраски самцов, занимавших участки. Анализ дал сложную, но непротиворечивую картину. Большая часть показателей, которые мы использовали при описании профилей участков, не дала значимых связей с окраской оперения хозяев описываемых участков (табл. 1). Судя по всему, пространство зади от дуплянки не оказывает существенного влияния на выбор самцом участка. Характеристики бокового профиля

уже в своем большинстве не имеют решающего значения. Вместе с тем по данным описания фронтального полупрофиля знаки коэффициентов корреляции и наличие существенных связей свидетельствуют о тенденции светлых самцов (высокий балл окраски оперения) к предпочтению микроместообитаний с большей заполненностью пространства перед дуплянкой, а темных (низкий балл окраски оперения) — к противоположному характеру сред: — ложительные связи с показателями количества древесной и куарниковой растительности и отрицательные — с показателями объема свободного подлогового пространства. При этом связи видовым составом древесной и кустарниковой растительности, частности с долей ели в формировании полога и подлеска, не обнаружено (табл. 2).

Таблица 1

Коэффициенты корреляции Спирмена между рангами окраски самцов и характеристиками профилей площадок

Параметры местообитания	Фронтальный полупрофиль	Полупрофиль позади дуплянки	Боковой профиль
Высота полога	-0,0349	0,0059	0,0212
Объем свободного подлогового пространства	-0,0638	0,0114	0,0526
Количество "окоп"	-0,1819*	-0,5510	-0,1300
Сомкнутость крон	0,1286	0,1383	-0,0017
Показатель развитости подлеска	0,1463	0,1256	0,1105
Количество деревьев	0,2405**	0,0169	0,0510
Высота подлеска у дуплянки	0,2338**	-0,0509	0,1686**
Плотность подлеска у дуплянки	0,1730*	0,0804	0,1410

* $p < 0,05$

** $p < 0,01$

Другая группа показателей, которую мы использовали для характеристики участка независимо от описания профилей, сходным образом продемонстрировала привязанность самцов разных морф к гнездовым участкам с неодинаковой степенью закрытости (табл. 2). Ни один из рассчитанных коэффициентов корреляции по своему знаку не противоречил упомянутой выше тенденции: чем ярче окраска птицы, тем более отчетлива ее связь с открытыми микроместообитаниями (с меньшим количеством деревьев, с большей величиной поляны и т.д.). После первичной оценки отобранные переменные, продемонстрировавшие существенную связь с окраской самцов мухоловки. Эти данные проанализированы посредством

Таблица 2

Коэффициенты корреляции Спирмена
между рангами окраски самцов и
характеристиками микроместообитаний

Параметры микроместообитания	Коэффициенты
Доля ели в формировании полога и подроста	-0,0531
Количество деревьев на площадке	0,1452
Сумма площадей крон на площадке	0,1156
Сумма площадей стволов на площадке	0,0707
Средняя высота полога на площадке	-0,1048
Влезость "онушки"	-0,2156*
Дистанция от летка до ближайшего дерева	-0,3057**
Площадь поляны перед дуплянкой	-0,3800**
"Закрытость" дуплянки	0,4039**

* $p < 0,01$ ** $p < 0,001$

множественной и пошаговой регрессии. Оба метода дали сходные модели, показав в качестве наиболее значимого параметра площадь поляны перед дуплянкой ($F = 21,0568; p < 0,001$).

Таким образом, набор формальных независимых показателей выявил различия в свойствах микроучастков, занимаемых самцами разных морф. Характеристика площадок по точкам на двух взаимно перпендикулярных профилях продемонстрировала неодинаковую значимость различных точек пространства вокруг дупла: наиболее важным оказался сектор, лежащий перед летком. При этом усредненные по всем точкам на профиле данные оказались менее информативными, чем сведения о наличии "пустот" на микро- и макроуровне (близость опушки, размеры поляны перед летком и т.п.). Разная "чувствительность" двух групп показателей, судя по всему, связана с рядом причин. Во-первых, не всегда важные элементы среды попадали на профиль, например, в тех случаях, когда поляна оказывалась немного смещенной вбок от фронтального полупрофиля. Кроме того, анализ профилей не учитывал, что эффект закрытости микроучастка может зависеть от взаимозаменяющих характеристик. Например, на наш взгляд, низкий полог в сочетании со слабым подростом могут иметь тот же эффект при привлечении самцов светлых морф, что и высокий полог плюс хорошо развитый подрост, но формально эти показатели, будучи рассмотрены в отдельности, а не в комплексе, являются противоположными характеристиками. Чтобы подтвердить существование последней причины, мы рассмотрели комплексный показатель "закрытости" дупла, который учитывал все возмож-

варианты маскировки: расположенные на двух ближайших участках фронтального полупрофиля стволы деревьев, кусты и сажающие ветви деревьев, загораживающие леток. Каждый фактор оценивали в баллах, а показатель "закрытости" представлял собой их сумму. Принцип балльной оценки приведен в табл. 3. Из этого показателя с морфой хозяина участка оказалась величина (табл. 2). По данным анализа посредством множественной пошаговой регрессии, он оказался одним из наиболее значимых параметров наравне с площадью поляны перед дуплянкой ($= 26,4969; p < 0,001$).

Таблица 3

Принцип выделения баллов при оценке закрытости дуплянки

Баллы	Характеристика оцениваемого фактора		
	кусты выше летка	ветви деревьев	ствол деревьев
0	проективное покрытие < 25%	нет	нет
1	проективное покрытие 30-60%	разрозненные	диаметр ≤ 25 см на расстоянии до 2 м или диаметр > 25 см на расстоянии 2-4 м от летка
2	проективное покрытие > 60%	смыкающиеся	диаметр > 25 см на расстоянии до 2 м от летка

Если выявленные на основе формального анализа микроучастков в тенденции отражают реальные различия в предпочтении, можно ожидать, что они подтвердятся и на макроуровнях ландшафтно-географическом, биотопическом и пр.). Верификация может быть основана на структурных параметрах — аналогах, наиболее значимых на макроуровне.

Относительная устойчивость во времени микроструктуры местообитаний позволила проанализировать данные по распределению самцов мухоловки-пеструшки разных морф за продолжительный период (1987-1992 гг.). Состав самцов, населяющих "закрытые" участки, "открытые" и "промежуточные" местообитания, оказался существенно различным (табл. 4, $X^2 = 19,4623; df = 4; p < 0,001$). Является ли та же тенденция, что и при анализе микроместообитаний. Участки в поселках, для которых свойственны сильная разреженность древесного яруса и наличие обширных пространств, низменных подлеска, оказались наиболее пригодными для самцов темной окраски. Напротив, наиболее светлоокрашенные самцы редко встречались в открытых местообитаниях и гнездились преимущественно в лесу. Данные о населении "промежуточных" ме-

Число самцов мухоловок-пеструшек
в местообитаниях разного типа

Морфа	Типы местообитаний		
	открытые (I)	промежуточные (II)	закрытые (III)
Темные			
2	8	3	6
3	18	7	23
Промежуточные			
4	33	11	83
Светлые			
5	11	11	24
6	1	3	15
7	1	6	12

Примечание $\chi^2_{I-II} = 11,99; p < 0,01; df = 2$.

$\chi^2_{I-III} = 10,63; p < 0,01; df = 2$.

$\chi^2_{II-III} = 7,75; p < 0,05; df = 2$.

стообитаний незначительны. Обращает на себя внимание незначительность доли самцов промежуточной окраски (IV морфа) среди самцов, населяющих "открытые" и "закрытые" местообитания.

Таким образом, в одинаково богатых в кормном отношении местообитаниях самцы мухоловки-пеструшки различаются по архитектонике выбирали гнездовые участки, различающиеся по архитектонике окружающего пространства, причем определяющее значение имел сектор перед летком в дупло. Однако хорошая кормность участков позволяет сделать предположение, что основная причина существующих различий заключается не в конкурентных отношениях между самцами разных морф, а в существовании предпочтения. Окончательный ответ на этот вопрос может дать исследование особенностей поведения, в первую очередь пространственного, самцов разных морф в период гнездования¹.

ЛИТЕРАТУРА

- Благосклонов К.Н. Гнездование и привлечение птиц в сады и парки. — М., 1991. — 252 с.
Головань В.И. Сем. Мухоловковые // Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий. — Л., 1983. — С. 246-262.
Зимин В.Б. Экология воробьиных птиц Северо-Запада СССР. — Л., 1988. — 184 с.

¹ Работа выполнена при финансовой поддержке Российского Фонда фундаментальных исследований (грант 94-04-13459-а) и Министерства науки, высшей школы и технической политики РФ (грант по программе "Фундаментальные проблемы в области естествознания")

ков А.Б., Ивашкина Е.В., Шипкина В.С. Неустойчивый половой диморфизм параметров размножения у мухоловки-пеструшки // Орнитология. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1993. — Вып. 26. — С. 13-27.

to R.V., Lundberg A., Glynn C. Female pied flycatchers choose territory quality and not male characteristics // Nature. — 1986. — Vol. 323, N 6084. — P. 152-153.

R. Über das Brutkleid männlicher Trauerfliegenschmäpper, *Muscicapa hypoleuca* // Vogelzug. — 1936. — Bd 6. — S. 179-186.

man L. von. Territory in the pied flycatcher, *Muscicapa hypoleuca* // Ibis. — 1956. — Vol. 98, N 3. — P. 460-475.

T., Roskaft E., Bakken M., Zumsteg B. Evolution of variation in male secondary sexual characteristics. A test of eight hypothesis applied to pied flycatchers // Behav. Ecol. Sociobiol. — 1987. — Vol. 20. — P. 161-169.

E. V. Ivankina, T. A. Ilyina, A. V. Kerimov

MICROHABITAT USE IN VARIOUSLY COLORED MALES OF PIED FLYCATCHER IN THE BREEDING SEASON

Summary

The Pied Flycatcher population in optimal habitats was investigated at the Zvenigorod biological station of Moscow State University in 1990-1992. A great number of independent parameters was used for microhabitat description of the territories of 147 males. Males with conspicuous plumage appeared to prefer more opened forest patches in pale ones. According to multiple regression and stepwise selection, major factors were the size of glade and the density of plant cover (stems, branches and bushes) just in front of the nest hole.