

ФАУНА, ФЛОРА

УДК 591.514:598.813

**ФЕНОМЕН ВИЗИТЕРСТВА У МУХОЛОВКИ-ПЕСТРУШКИ
(*FICEDULA HYPOLEUCA* PALL., PASSERIFORMES, AVES)
В ГНЕЗДОВОЙ ПЕРИОД****Т.А. Ильина***(кафедра зоологии позвоночных, лаборатория экологии наземных позвоночных;
e-mail: ilyina@mail.bio.msu.ru)*

Посетителей чужих дуплянок мухоловки-пеструшки в гнездовой период изучали в Московской обл. в течение 15 сезонов. Всего зарегистрировано 760 визитов. Большинство из них (94%) были сделаны самцами, 5% — самками, а 1% — молодыми птицами в ювенильном оперении. Среди самцов были как холостые, так и размножающиеся особи разных возрастов. Большинство взрослых и все ювенильные особи проявляли только исследовательское поведение, небольшая часть пыталась кормить птенцов. В качестве постоянных “помощников” отмечены 9 самцов и одна самка.

Ключевые слова: мухоловка-пеструшка, визитер, популяция, гнездование.

В сезон размножения гнезда птиц многих видов помимо непосредственных хозяев могут посещать и другие особи. В отношении последних основное внимание в научной литературе уделено так называемым помощникам — неразмножающимся птицам, которые принимают участие в выкармливании чужого потомства, а иногда и в охране территории. Наличие помощников (“helpers-at-the-nest”) характерно для птиц более чем двухсот видов [1–4]. У некоторых видов, например у белокрылого сорочьего жаворонка (*Corcorax melanorhamphos*), коммунальное гнездование носит облигатный характер [5], в то время как у других доля родительских пар с помощниками может варьировать в разных экологических условиях в широких пределах [6]. Обнаружены случаи появления помощников у гнезд ряда видов, для которых в целом это явление нетипично: это полярная крачка (*Sterna paradisaea*), деревенская ласточка (*Hirundo rustica*), обыкновенный скворец (*Sturnus vulgaris*), зарянка (*Erithacus rubecula*), земляные вьюрки (*Geospiza* spp.), белолобый гусь (*Anser albifrons*), черный дрозд (*Turdus merula*) [6]. К таким видам можно отнести и мухоловку-пеструшку: А.А. Иноземцев [7] приводит сведения о том, что особи этого вида, преимущественно самки, подкармливали птенцов в чужих гнездах, однако распространенность подобного поведения и существенность вклада дополнительных кормильцев неизвестна. Помимо помощников у гнезд могут появляться особи, цель посещения которых не ясна. У. Оттоссон с соавторами [8] метили мухоловок-пеструшек транспондерами фирмы “Trovan” и установили, что среди приступивших к размножению особей 53% самцов и 29%

самок наносили визиты в чужие дуплянки. Характеризуя степень распространенности визитерства, авторы не касаются поведения птиц у чужих гнезд, так как приборы регистрировали только факт появления птицы, а не ее действия. В работе лишь делается предположение о цели визитов: знакомство с территорией, перспективной для будущего гнездования. Занимались ли визитеры кормлением чужих потомков, не известно.

Для понимания сути феномена визитерства у видов, которым не свойственно коммунальное гнездование, а также его роли в жизни популяции необходимы как наблюдения за поведением птиц у чужих гнезд, так и количественный анализ этого явления. Решение этих вопросов на примере локальной популяции мухоловки-пеструшки стало целью настоящей работы. Были поставлены следующие задачи: оценить распространенность феномена; определить, какие гнезда посещают посторонние птицы; выявить состав визитеров; проанализировать поведение визитеров и их взаимоотношения с хозяевами гнезд.

Материал и методы

Работа проведена на Звенигородской биологической станции им. С.Н. Скадовского МГУ, в 70 км к западу от Москвы (55°44' с.ш., 36°51' в.д.). Подробное описание района исследований неоднократно приводилось в более ранних публикациях [9, 10]. В изучаемой популяции были представлены самцы с брачной окраской от 2 до 7 баллов по 7-балльной шкале [11]. Средний балл варьировал в разные годы от 4,1 до 4,4 [9, 12]. Самцов с баллами

окраски 2—3 мы относили к группе темных, с баллами 5—7 — к группе светлых (криптически окрашенных), самцов с баллом окраски 4 называли промежуточными. Окраску визитера, когда это было возможно, определяли в природе путем сравнения с окраской хозяина, которая была точно установлена при отлове.

В течение 15 полевых сезонов были проведены визуальные наблюдения у дуплянок, в которых выкармливали птенцов 268 пар, 17 одиночных самок и 3 одиночных самца мухоловки-пеструшки. В большинстве случаев длительность наблюдений за одним гнездом составляла 3 ч. Основные наблюдения проведены при помощи бинокля, а часть данных (около 40 ч) получена путем записи на видеокамеру Sony SR 80E, устанавливаемую в 1—2 м от дуплянки. Общая продолжительность наблюдений — 1050 ч. За это время было зарегистрировано 760 визитов посторонних птиц.

Статистическая обработка материала проведена при помощи пакета программ STATISTICA 6.0 (непараметрические тесты Краскала—Уоллеса и Манна—Уитни, а также общая линейная модель — GLM).

Результаты

Частота появления визитеров у гнезд разных хозяев. Мухоловки-пеструшки прилетают с зимовки на ЗБС МГУ в конце апреля. Появление самых ранних птенцов в их гнездах отмечено в конце мая (на 30-й пятидневке с начала года), самых поздних — в начале июля (на 38-й пятидневке). Пик вылупления птенцов в среднем приходился на 32-ю пятидневку. Вероятность появления посторонних мухоловок-пеструшек у гнезд конспецификов была

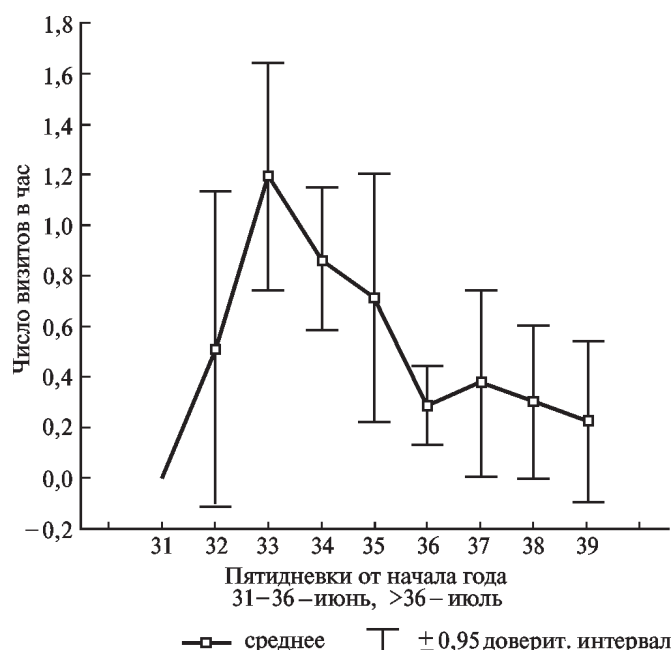


Рис. 1. Посещаемость чужими особями дуплянок с птенцами мухоловки-пеструшки в течение гнездового периода

максимальна на третьей пятидневке июня (33-й пятидневке с начала года), и в течение гнездового сезона происходило ее снижение (рис. 1).

Выводки, выкармливаемые двумя родителями, посторонние особи посещали чаще, чем выводки одиноких птиц. Гнезда с птенцами старших возрастов оказались более привлекательными для визитеров, чем гнезда с младшими (итоговые результаты общей линейной модели, GLM: $SS = 5,3$; $F = 4,5$; $p < 0,05$, для переменной “число кормивших родителей”; $SS = 17,9$; $F = 15,3$; $p < 0,001$ для переменной “сроки наблюдений”; $SS = 9,1$; $F = 7,8$; $p < 0,01$ для переменной “возраст птенцов”). Вместе с тем частота прилетов родителей с кормом не была связана с числом визитеров. Тип окраски самца-хозяина и число птенцов также не играли роли (влияние заложенных в модель соответствующих переменных оказалось не значимо, $p > 0,05$).

Состав визитеров. В большинстве случаев (94%) у гнезда появлялись посторонние особи — самцы. Визиты самок составляли 5%. Незначительная доля (1%) приходилась на сеголеток в ювильном наряде. Последние были встречены в июле, преимущественно в составе группировок, состоящих из юных мухоловок-пеструшек. Судя по тому, что в одной из таких стаях была окольцована часть птиц, она сформировалась из разных распавшихся выводков. Среди самцов наиболее часто встречались криптически окрашенные особи, вместе с тем их доля не имела статистически достоверных отличий от доли светлых самцов в популяции ($\chi^2 = 3,62$; $df = 2$; $p > 0,05$) (рис. 2). По результатам встреч визитеров, индивидуально помеченных театральным гримом, среди них были как холостые, так и гнездящиеся самцы (таблица). Из 10 визитеров с известным возрастом было 3 годовалых и 7 в возрасте 2 года и старше.

Поведение визитеров. В первой половине июня был отмечен один случай, когда самец-визитер демонстрировал брачное поведение перед хозяйкой гнезда. Основная часть визитеров (77,8%) — большинство взрослых и все ювильные особи — проявляли исключительно исследовательское поведение: приблизившись к дуплянке, они демонстрировали ориенти-

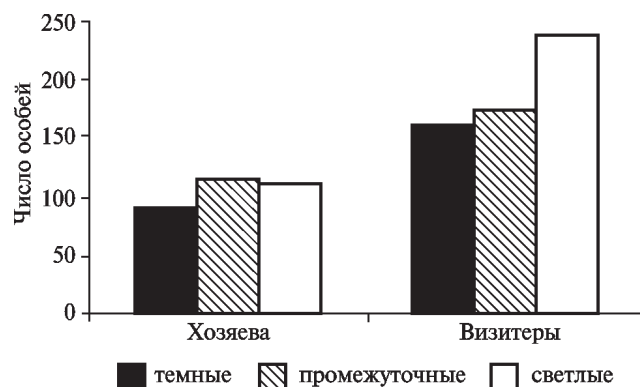


Рис. 2. Соотношение самцов разных типов окраски оперения среди хозяев гнезд и визитеров

**Расстояние (м) до чужой дуплянки
у визитеров с известным репродуктивным статусом**

Статус визитера	Число птенцов	Возраст птенцов, сут	Расстояние до чужой дуплянки, м
Холостой			50
— " —			30
— " —			250
Кормит птенцов	3	9	30
— " —	7	10	30
— " —	3	1—3	40
— " —	6	8	100
Кормит слетков	6	24—25	100
— " —	7	20	200
— " —	6	22—23	200
— " —	7	28	300

ровочную реакцию, заглядывали в леток, но не залезали внутрь. Существенно меньшая часть чужих птиц появлялась с кормом, и далеко не все из них отдавали его птенцам. Успешное кормление и незавершенные намерения составили соответственно 19,2 и 2,7% от всех визитов. К постоянным кормильцам можно было отнести 9 самцов и одну самку: в течение всего периода наблюдений они регулярно кормили птенцов (рис. 3).

Взаимоотношения хозяев и визитеров. Посторонние особи в 30% случаев прилетали в отсутствие хозяев. Если хотя бы один из родителей находился у гнезда, 60% их встреч с визитером заканчивались атаками на него. Самцы были более агрессивны, чем самки ($\chi^2 = 28,52$; $df = 1$; $p < 0,001$). Хозяева темных фенотипов проявляли агрессию чаще, чем светлые,

криптически окрашенные особи, причем эта закономерность была характерна как для всей выборки в целом (тест Краскала—Уоллеса: $H(5, N = 502) = 68,15$; $p < 0,001$), так и при ее ограничении только самцами в возрасте 2-х лет и старше, т.е. теми, у кого окраска брачного наряда уже относительно стабилизировалась [13, 14] (тест Краскала—Уоллеса: $H(5, N = 193) = 29,02$; $p < 0,001$). Анализ только тех визитов, которые совершались заведомо в присутствии хозяев, не показал достоверных различий в реакции хозяев на темных и светлых самцов (тест Краскала—Уоллеса: $H(1, N = 186) = 0,70$; $p > 0,05$). Вместе с тем светлые самцы чаще, чем темные, посещали чужие гнезда в тот момент, когда ни одного из хозяев не было рядом (тест Краскала—Уоллеса: $H(1, N = 322) = 5,52$; $p < 0,05$). В результате их визиты реже, чем визиты особей темных фенотипов, приводили к конфликтам (тест Краскала—Уоллеса: $H(1, N = 322) = 6,25$; $p < 0,05$).

В ответ на атаки хозяев визитеры, как правило, сразу улетали. Лишь в трех случаях мы наблюдали их агрессию в адрес хозяев. Постоянные помощники также подвергались периодическим атакам. У птиц-родителей, имевших помощников, не отмечено повышенной толерантности к посторонним кормильцам. В целом частота атак на чужих особей с кормом в гнездах с помощниками и в гнездах с визитерами, однократно кормившими птенцов, достоверно не отличалась (U-тест Манна—Уитни: $Z = 1,42$; $p > 0,05$; $n_1 = 10$; $n_2 = 29$), хотя в отдельных гнездах хозяева были сравнительно терпимы к чужим птицам (Z ожидаемое = 2,25; $p = 0,02$).

Обсуждение

Появление посторонних конспецификов у гнезд мухоловки-пеструшки — обычное явление, свойственное не только молодым холостым птицам, а особям разных возрастных групп с разным репродуктивным статусом. Как и в Скандинавии [8], на Звенигородской биостанции среди визитеров преобладали самцы, причем в последнем регионе это преобладание было выражено еще сильнее, чем в первом.

Как визитерами, так и хозяевами в равной степени могут быть самцы разных цветовых морф. Вместе с тем выявлены особенности их взаимодействия. Хозяева с темной окраской оперения оказались агрессивнее, чем светлые, по отношению к визитерам. Связь повышения агрессивности с повышением степени меланизации оперения была отмечена и для других видов животных [15, 16]. Светлые самцы оказались не только менее агрессивными в качестве хозяев, но и более осторожными в качестве визитеров. Они чаще, чем темные, избегали приближаться к чужому гнезду в присутствии хозяев, уменьшая вероятность возникновения конфликта. Склонность к скрытности поведения самцов мухоловки-пеструшки со светлой, криптической окраской брачного наряда ранее была отмечена для предгнездового периода [17, 18].

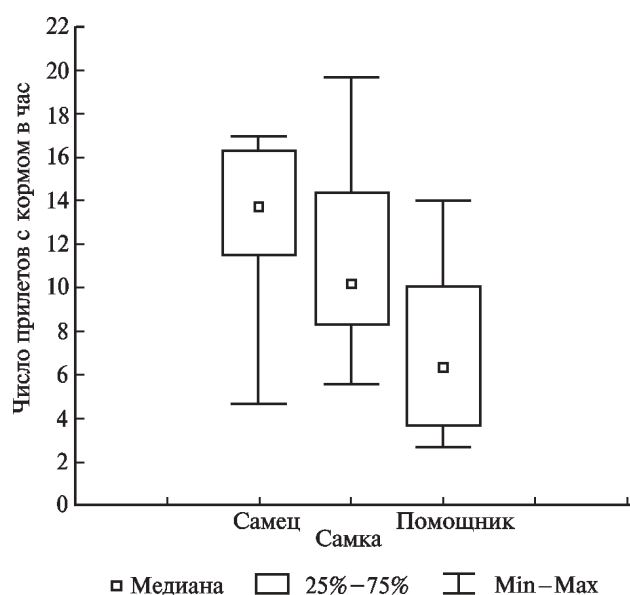


Рис. 3. Активность кормления птенцов родителями (самцом и самкой) и помощником

Те факты, что у мухоловки-пеструшки помощники составили ничтожную долю от всех птиц, проявляющих интерес к чужим гнездам, и что мы ни разу не отмечали их наличия у родителей-одиночек, говорят о незначительности роли помощников в выкармливании птенцов в популяции этого вида. Проявление большинством визитеров исключительно исследовательской активности свидетельствует в пользу предположения Оттоссона с соавторами [8] о том, что основная роль, которую у видов-дуплогнездников играют посещения чужих гнезд, — это получение информации о территории с наличием мест, потенциально пригодных для будущего гнездования. Как оказалось, интерес к чужим гнездам могут проявлять не только взрослые особи, но и сеголетки, которые приобрели самостоятельность после распада семейных групп и у которых в этот период времени происходит запечатление территории [19]. Если учесть, что возможность обследовать гнезда с выводками, задерживаясь во время послегнездовых перемещений в местах размножения конспецификов, имеют лишь сеголетки из ранних выводков, можно предположить, что такое поведение может способствовать повышению у них natalной филопатрии по сравнению с птенцами позднего рождения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Brown J.L. Helping and communal breeding in birds: ecology and evolution. Princeton: Princeton University Press, 1987. 354 p.
2. Emlen S.T. Cooperative breeding in birds and mammals // Behavioral ecology: an evolutionary approach / Eds. J.R. Krebs, N.B. Davis. Oxford: Blackwell Scientific, 1991. P. 305—339.
3. Cockburn A. Evolution of helping behaviour in cooperatively breeding birds // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1998. Vol. 29. P. 141—177.
4. Kokko H., Johnstone R.A., Wright J. The evolution of parental and alloparental effort in cooperatively breeding groups: when should helpers pay to stay? // Behavioral Ecology. 2002. Vol. 13. N 3. P. 291—300.
5. Heinsohn R.G. Cooperative enhancement of reproductive success in white-winged choughs // Evolutionary Ecology. 1992. Vol. 6. P. 97—114.
6. Hatchwell B.J., Komdeur J. Ecological constraints, life history traits and the evolution of cooperative breeding // Animal Behav. 2000. Vol. 59. P. 1079—1086.
7. Иноземцев А.А. Роль насекомоядных птиц в лесных биоценозах. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1978. 264 с.
8. Ottosson U., Backman J., Smith H.G. Nest-attenders in the pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) during nestling rearing: a possible case of prospective resource exploration // The Auk. 2001. Vol. 118. N 4. P. 1069—1072.
9. Керимов А.Б., Иванкина Е.В., Шишкин В.С. Нестойчивый половой диморфизм и параметры размножения мухоловки-пеструшки // Орнитология. 1994. Вып. 26. С. 13—27.
10. Гриньков В.Г., Керимов А.Б. Стратегии размножения и полиморфизм по окраске брачного наряда у сам-

Выводы

1. Посещение чужих гнезд особей своего вида свойственно мухоловкам-пеструшкам обоих полов и всех возрастов, включая неполовозрелых птиц.
2. При отлове мухоловок на гнездах с птенцами с целью идентификации родителей необходимо учитывать вероятность поимки постороннего визитера; в первой половине сезона эта вероятность наиболее велика.
3. Статус помощника и длительная задержка на чужой территории менее перспективны для особей перелетного вида, чем инспектирование разных ресурсов, потенциально пригодных для гнездования в следующем сезоне.

Работа выполнена в сотрудничестве с А.Б. Керимовым, Е.Е. Иванкиной, В.Г. Гриньковым, А.В. Бушуевым при участии студентов биологического факультета МГУ, проходивших практику на биостанции.

* * *

Работа частично финансирована грантом Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 09-04-01690).

цов мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*, Passeriformes, Muscicapidae). Возможные механизмы поддержания фенотипической структуры популяции // Зоол. журн. 1998. Т. 77. № 7. С. 825—837.

11. Drost R. Über das Brutkleid männlicher Trauerfliegenfänger, *Muscicapa hypoleuca*. Der Vogelzug. 1936. B. 6. S. 179—186.

12. Гаврилов В.М., Керимов А.Б., Александров Л.И., Голубева Т.Б., Иванкина Е.В., Ильина Т.А., Шишкин В.С. Энергетика, морфофизиологическая разнокачественность особей и структура популяций у птиц. II. Энергетика, морфофизиологическая разнокачественность особей и структура популяций у мухоловки-пеструшки // Орнитология. 1996. Вып. 27. С. 74—97.

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

14. Иванкина Е.В., Керимов А.Б., Гриньков В.Г., Бушуев А.В. Структурные и функциональные аспекты изменчивости орнаментации брачного наряда самцов мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* (Aves: Passeriformes) // Журн. общ. биол. 2007. Т. 68. № 4. С. 278—295.

15. Reale D., Reader S.M., Sol D., McDougall P.T., Dingemanse N.J. Integrating animal temperament within ecology and evolution // Biol. Rev. 2007. Vol. 82. P. 291—318.

16. Ducrest A.L., Keller L., Roulin A. Pleiotropy in the melanocortin system, coloration and behavioural syndromes // Trends in Ecol. and Evol. 2008. Vol. 23. N 9. P. 502—510.

17. Иванкина Е.В., Ильина Т.А., Керимов А.Б. Изменчивость брачного наряда и стратегия привлечения самки: оценка пространственной организации рекламного пове-