

УДК 598.2

## ОКРАСКА БРАЧНОГО НАРЯДА САМЦОВ МУХОЛОВКИ-ПЕСТРУШКИ (*FICEDULA HYPOLEUCA*, PASSERIFORMES, MUSCICAPIDAE), НА СРЕДНЕМ УРАЛЕ

© 2004 г. Е. А. Бельский, А. Г. Ляхов

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург 620144

e-mail: belskii@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 08.04.2003 г.

Представлены результаты шестилетнего исследования фенотипической структуры населения самцов *Ficedula hypoleuca* Среднего Урала. Охарактеризовано распределение самцов по типам окраски брачного наряда по шкале Дроста. Оценена изменчивость фенотипического разнообразия локальных поселений по годам, а также в зависимости от типа биотопа, включая антропогенно измененные местообитания. Показана зависимость окраски самца от возраста, связь между типом окраски и размерами тела, а также величиной территориального консерватизма. Выдвинуто предположение, что фенотипическая структура поселений этого вида в пессимальных местообитаниях формируется на основе внутривидовых конкурентных взаимодействий.

Проблема полиморфизма природных популяций находится в центре внимания систематиков, эволюционистов, экологов. К наиболее популярным объектам исследований на птицах принадлежит мухоловка-пеструшка *Ficedula hypoleuca* Pall. У самцов в брачном наряде окраска верхней стороны тела варьирует от почти самоцветной, коричневатой-серой – 7-й балл по шкале Дроста (Drost, 1936), до чисто черной – 1-й балл. Несмотря на исследование фенотипического состава населения мухоловки-пеструшки на значительной части ареала (Анорова, 1977; Высоцкий, 1994; Керимов и др., 1994; Гриньков, 2000; Røskoft et al., 1986 и др.), восточные популяции этого вида остаются неизученными. Сведения по цветовым морфам самцов мухоловки-пеструшки на Урале отсутствуют.

Цель данной работы – охарактеризовать полиморфизм населения мухоловки-пеструшки Среднего Урала по окраске брачного наряда самцов, оценить зависимость фенотипической структуры гнездовых поселений вида от возрастного состава, а также от характеристик местообитания. Для сравнения местообитаний выбраны два типа лесных биотопов, а также участки, в разной степени подверженные антропогенной нагрузке в виде промышленного загрязнения.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа проведена в 1997–2002 гг. на юге Свердловской обл. (подзона южной тайги, Средний Урал). Площадки с искусственными гнездовьями (10 площадок, около 350 гнездовий) расположены узкой полосой протяженностью около 20 км между г. Ревда (56°51' с.ш., 59°53' в.д.), и

пос. Дружинино (56°49' с.ш., 59°34' в.д.). Площадки с гнездовьями размещены в двух контрастных лесных биотопах низкогорья: коренном темнохвойном лесу (пихто-ельнике липняковом с примесью сосны) и производном мелколиственном лесу (осиново-березовый лес с небольшой примесью сосны).

Ближайшие к г. Ревда площадки расположены на территории, испытывающей воздействие выбросов Среднеуральского медеплавильного завода (основные загрязнители – диоксид серы и тяжелые металлы). Уровень токсической нагрузки на площадках оценивали по концентрациям тяжелых металлов в почве (горизонт  $A_1$ ), определяемым в слабокислых почвенных вытяжках (5%-ной  $HNO_3$ ). Зона сильного загрязнения простирается в выбранном нами западном направлении до 3 км от завода. Здесь заложено 4 площадки. Среднее содержание подвижных форм меди в почве в пределах площадок составило  $3770 \pm 151.9$  мкг/г сухой массы, свинца –  $639.1 \pm 43.2$  мкг/г ( $n = 47$ ). В зоне умеренного загрязнения 4 площадки расположены на расстоянии 4, 6 и 8 км от завода; средние концентрации в почве составили: меди  $862.4 \pm 63.9$  мкг/г, свинца  $283.2 \pm 14.1$  мкг/г ( $n = 42$ ). На территории с уровнем загрязнения в пределах регионального фона (2 площадки в 16 и 20 км от завода, служившие контролем) уровни меди  $86.9 \pm 7.6$  мкг/г, свинца  $67.3 \pm 4.9$  мкг/г сухой почвы ( $n = 32$ ).

Дощатые гнездовья развешаны на площадках параллельными рядами с расстоянием между синичниками в ряду 50 м, между рядами – 100 м. Плотность развески 2 гнездовья на 1 га. Размер площадок 6.5–40.5 га (включена периферическая

**Таблица 1.** Соотношение (%) цветových морф у размножавшихся самцов (*n*) мухоловки-пеструшки, *Ficedula hypoleuca*, в разные годы

Год	<i>n</i>	Балл окраски					<i>M ± m</i>
		3	4	5	6	7	
1997	49	8.2	20.4	30.6	30.6	10.2	5.14 ± 0.16
1998	52	11.6	19.2	19.2	34.6	15.4	5.23 ± 0.18
1999	61	14.7	19.7	32.8	19.7	13.1	4.97 ± 0.16
2000	67	14.9	6.0	26.9	43.3	8.9	5.25 ± 0.15
2001	73	6.9	13.7	35.6	31.5	12.3	5.29 ± 0.13
2002	74	14.9	17.6	35.1	24.3	8.1	4.93 ± 0.14
1997–2002	376	12.0	15.7	30.6	30.6	11.1	5.13 ± 0.06

**Таблица 2.** Соотношение окрасочных морф (%) у годовалых самцов (*n*) мухоловки-пеструшки

Способ определения возраста	<i>n</i>	Балл окраски					<i>M ± m</i>
		3	4	5	6	7	
Визуальный (отловлены впервые)	81	1.2	9.9	19.7	45.7	23.5	5.80 ± 0.11
По данным возвратов	6	0.0	16.7	0.0	33.3	50.0	6.17 ± 0.48
Всего	87	1.2	10.3	18.4	44.8	25.3	5.83 ± 0.10

зона, ширина которой равна половине расстояния между соседними гнездовьями). Плотность размножающихся особей на площадках оценивали по количеству гнезд (включая незаконченные кладки).

Самцов мухоловки-пеструшки отлавливали на гнездах в период выкармливания птенцов (2-я половина июня – начало июля) автоматическими ловушками типа “боек”. У самцов определяли длину крыла (максимально вытянутого и прижатого к линейке), массу тела с точностью до 0.1 г, балл окраски по шкале Дроста (Drost, 1936) и возраст. У птиц, окольцованных птенцами, был известен точный возраст. Возраст самцов, отловленных впервые, определяли по обношенности рулевых и маховых перьев, а также по характеристикам кроющих второстепенных маховых (Высоцкий, 1989; Karlsson et al., 1986; Jenni, Winkler, 1994). При обработке данных возвратов самцов неизвестного происхождения их возраст обозначали условно: при первом отлове – *x* (количество прожитых лет до кольцевания неизвестно), при возврате на следующий год *x + 1*, через 2 года *x + 2*, и т.д. В табл. 2 и 3 особи, отловленные впервые (группа *x*), отнесены к годовалым или взрослым особям на основании визуального осмотра оперения. При осмотре отмечали также наличие линьки.

Изменение окраски самца мухоловки-пеструшки за определенный период рассчитывали как разность между баллами окраски в начале и конце данного периода. У годовалых особей на 2-м году жизни – это возраст 1 и 2 года. У старших

особей на протяжении жизни – первая и последняя регистрации. Количество встреч на протяжении жизни различно у разных птиц.

При оценке связи между морфой самца и его возвратом на место гнездования в следующем сезоне использованы данные мечения в 1997–2001 гг. и повторных отловов в 1998–2002 гг. При возврате самца несколько лет подряд каждый раз его считали как новую особь. При анализе биотопической изменчивости фенотипической структуры поселений мухоловки-пеструшки использованы площадки вне зоны техногенного загрязнения.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Соотношение цветových морф гнездящихся самцов мухоловки-пеструшки в сумме по всем площадкам показано в табл. 1. Самцы с 1-м и 2-м баллами окраски не встречались в районе исследований. Модальный балл окраски самцов варьировал в разные годы от 5 до 6. Распределения самцов по цветovým морфам в разные годы статистически не различались. Среди всех сезонов исследований выделяется 2000 г., но соотношение самцов в этот год достоверно отличается лишь от 1999 г. ( $\chi^2 = 11.63$ ,  $df = 4$ ,  $p < 0.01$ ). Средний балл окраски самцов в исследуемой популяции составил 5.1.

Для изучения изменения брачного наряда с возрастом в исследуемой локальной популяции мухоловки-пеструшки мы сравнили цветové морфы у птиц разных возрастных групп, а также

**Таблица 3.** Соотношение окрасочных морф (%) у самцов (*n*) мухоловки-пеструшки в возрасте 2 года и старше

Способ определения возраста	Возраст, г.*	<i>n</i>	Балл окраски					<i>M ± m</i>
			3	4	5	6	7	
Визуальный (отловлены впервые)	≥2	185	15.1	13.0	31.9	30.8	9.2	5.06 ± 0.09
По данным возвратов	2	7	14.3	14.3	14.3	57.1	0	5.14 ± 0.46
	3	3	0	33.3	33.3	33.3	0	5.00 ± 0.58
	5	1	0	100	0	0	0	4.00
	<i>x</i> + 1	52	13.5	26.9	42.3	17.3	0	4.63 ± 0.13
	<i>x</i> + 2	25	20.0	32.0	32.0	16.0	0	4.44 ± 0.20
	<i>x</i> + 3	9	22.2	11.1	66.7	0	0	4.44 ± 0.29
	<i>x</i> + 4	2	0	0	100	0	0	5.00
Всего	≥2	284	15.1	17.6	34.9	26.4	6.0	4.91 ± 0.07

\* Обозначения возраста по данным возвратов см. в разделе "Материал и методика".

проследили динамику вариантов окраски у отдельных особей в течение жизни по данным повторных отловов.

Соотношение морф у самцов разного возраста показано в табл. 2 и 3. Модальный балл окраски

**Таблица 4.** Изменение (разность баллов) окраски у годовалых самцов (*n*) мухоловки-пеструшки на 2-м году жизни

Балл окраски в 1-й год	Изменение балла окраски на 2-й год*				<i>n</i>	<i>M ± m</i>
	0	1	2	3		
4	1**	–	–	–	1	0
5	2	2	–	–	4	0.50 ± 0.29
6	3	6	–	–	9	0.67 ± 0.17
7	–	3	–	1	4	1.50 ± 0.50

\* "–1" – посветление на 1 балл, "0" – без изменения, "1" – потемнение на 1 балл и т. д.

\*\* Количество особей.

**Таблица 5.** Изменение (разность баллов) окраски у самцов (*n*) мухоловки-пеструшки в возрасте 2 года и старше – на протяжении жизни

Балл окраски при первой регистрации	Изменение балла окраски к последней регистрации*				<i>n</i>	<i>M ± m</i>
	–1	0	1	2		
3	–	6	–	–	6	0
4	1	4	3	–	8	0.25 ± 0.25
5	1	11	3	2	17	0.35 ± 0.19
6	–	4	7	6	17	1.12 ± 0.19
7	–	–	1	–	1	1

\* См. примечания к табл. 4.

молодых птиц равен 6, вторая по относительному обилию группа – самцы 7-й морфы. Темные самцы (3-й балл окраски) в этой возрастной группе единичны. У птиц в возрасте 2 года и старше модальный балл окраски составил 5, несколько меньше доля самцов 6-й морфы. Самцы с седьмым баллом окраски у взрослых птиц встречаются наиболее редко. Различия фенотипической структуры у этих двух возрастных групп достоверны ( $\chi^2 = 48.65$ ,  $df = 4$ ,  $p < 0.001$ ). Средний балл окраски годовалых самцов составил 5.8, а взрослых – 4.9. Таким образом, взрослые самцы существенно темнее годовалых.

На основании возвратов окольцованных птиц удалось проследить индивидуальное изменение окраски самцов в течение жизни. С возрастом интенсивность окраски верхней стороны тела самцов увеличивается, но происходит это чаще на 2-м году жизни. Так, среди годовалых самцов доля потемневших к следующему сезону составила 66.7% ( $n = 18$ ). В возрасте старше двух лет (по-видимому, до конца жизни) становились темнее лишь 44.9% особей ( $n = 49$ ). Доля самцов, не меняющих свою окраску к следующему сезону размножения, у молодых птиц составила 33.3%, а у взрослых 51.0%. Посветление с возрастом отмечено лишь у взрослых птиц, доля таких особей – 4.1%.

Величина изменения среднего балла окраски от сезона к сезону у молодых самцов несколько больше, чем в старшем возрасте (табл. 4, 5). На 2-м году жизни эта величина составила в среднем  $0.78 \pm 0.17$  ( $n = 18$ ), у птиц в возрасте 2 года и старше –  $0.53 \pm 0.12$  ( $n = 49$ ). Различия между возрастными группами недостоверны.

Изменение окраски самца к следующему гнездовому сезону зависит от степени меланизации его оперения. Чем светлее птица, тем в большей степени меняется ее окраска. Наибольшая величина потемнения характерна для птиц 6-й и 7-й

**Таблица 6.** Длина крыла (мм,  $M \pm m$ ) у самцов мухоловки-пеструшки разных цветовых морф (в скобках число особей)

Возраст, годы	Балл окраски					$M \pm m$
	3	4	5	6	7	
1	–	81.94 ± 0.69 (9)	81.19 ± 0.34 (16)	80.87 ± 0.21 (39)	79.95 ± 0.38 (21)	80.87 ± 0.18 (86)*
2 и старше	82.14 ± 0.20 (43)	82.29 ± 0.25 (49)	82.30 ± 0.16 (98)	82.06 ± 0.18 (74)	81.22 ± 0.30 (16)	82.15 ± 0.09 (280)
Все самцы**	82.16 ± 0.22 (45)	82.23 ± 0.24 (58)	82.14 ± 0.15 (114)	81.65 ± 0.14 (114)	80.41 ± 0.27 (40)	81.82 ± 0.09 (371)

\* Включен 1 самец 3-й морфы.

\*\* Включены самцы с неопределенным возрастом.

**Таблица 7.** Возврат самцов мухоловки-пеструшки на место гнездования (повторная регистрация) в зависимости от типа окраски в предыдущем сезоне (первичная регистрация)

Регистрация	$n$	Балл окраски				
		3	4	5	6	7
Первичная	316	31	41	91	112	41
Повторная	83	8	12	30	27	6
Доля вернувшихся на следующий год, % ± $m$	26.3 ± 2.5	25.8 ± 7.9	29.3 ± 7.1	33.0 ± 4.9	24.1 ± 4.0	14.6 ± 5.5

морф. Достоверно ( $p < 0.05$ ) отличается изменение балла окраски у самцов 6-й морфы по сравнению с 4-й и 5-й морфами, причем только в группе взрослых птиц (табл. 5).

Длина крыла отражает общую величину тела. Для выявления связи между окраской самца и величиной тела мы проанализировали изменчивость длины крыла у особей разных морф. Оказалось, что длина крыла уменьшается по мере увеличения балла окраски (табл. 6), но большинство различий между морфами имеет характер тенденции. В группе годовалых и взрослых самцов длина крыла лишь у особей 7-й морфы достоверно ( $p < 0.05$ ) меньше, чем у остальных. В то же время, в объединенной выборке различия значимы также при сравнении особей 6-й морфы с более темными птицами. Если анализировать не средние по группам, а всех особей индивидуально, то прослеживается слабая отрицательная связь между баллом окраски самца и длиной крыла: коэффициент линейной корреляции  $r = -0.26$  ( $p < 0.001$ ). Еще более сильная корреляция наблюдается у годовалых особей:  $r = -0.42$  ( $p < 0.001$ ), в то время как у взрослых птиц такая связь отсутствует:  $r = -0.09$ .

Средняя масса тела самцов в объединенной выборке составила  $12.61 \pm 0.03$  г ( $n = 352$ ), у годовалых особей –  $12.48 \pm 0.06$  г ( $n = 79$ ), у взрослых –  $12.63 \pm 0.04$  г ( $n = 268$ ). Различия по этому показателю между двумя сравниваемыми возрастными

группами невелики, но достоверны ( $p < 0.05$ ). Корреляция между окраской и массой тела отсутствовала.

Мы попытались выявить связь между окраской самца и его возвратом на место гнездования в следующем сезоне. Средняя возвращаемость самцов в районе исследований составила 26.3%. Чаще всего возвращаются на места гнездования самцы пятой морфы и несколько хуже – более темные самцы (табл. 7). Наименьшая доля вернувшихся отмечается в группе самых светлых самцов. Различия в возвращаемости достоверны только при сравнении самцов 5-й и 7-й морф: величина критерия Фишера  $F = 4.35$  ( $df_1 = 1$ ,  $df_2 = 130$ ,  $p < 0.05$ ). Сравнение площадок в градиенте загрязнения выявило уменьшение возвращаемости самцов мухоловки-пеструшки в деградированных местообитаниях: с 29.2% в контроле до 20.7% вблизи завода. Небольшой размер выборки ( $n = 29$ ) позволяет сделать лишь осторожные выводы о возвращаемости особей разной окраски в зоне сильного загрязнения. Общие закономерности подтверждаются и здесь. Процент возврата самцов 5-й морфы у завода составил 40.0 при 37.7 в контроле, а особей 7-й морфы, соответственно, 12.5 и 19.0. Следует отметить, что практически все самцы с высокой точностью возвращались в узколокальный район предыдущего гнездования (размеры площадок не превышали 40 га, а расстояние между некоторыми – 1 км). Лишь одна птица

**Таблица 8.** Доля (%) цветковых морф самцов ( $n$ ) мухоловки-пеструшки в разных биотопах (вне зон загрязнения)

Тип леса	$n$	Балл окраски					$M \pm m$
		3	4	5	6	7	
Мелколиственный	157	12.7	15.9	28.7	32.5	10.2	$5.12 \pm 0.09$
Темнохвойный	89	13.5	19.1	28.1	30.3	9.0	$5.02 \pm 0.13$

**Таблица 9.** Доля (%) цветковых морф самцов ( $n$ ) мухоловки-пеструшки в разных зонах загрязнения (лиственный и хвойный биотопы объединены)

Интенсивность загрязнения	$n$	Балл окраски					$M \pm m$
		3	4	5	6	7	
На уровне регионального фона	246	13.0	17.1	28.4	31.7	9.8	$5.08 \pm 0.08$
Умеренное	89	12.3	13.5	34.8	31.5	7.9	$5.09 \pm 0.12$
Сильное	41	4.9	12.2	34.1	22.0	26.8	$5.54 \pm 0.18$

из 63 возвращавшихся загнездилась на другой площадке, в 4 км от предыдущего места размножения.

Для оценки зависимости фенотипического состава локальной популяции мухоловки-пеструшки от типа местообитания мы исследовали структуру локальных поселений в разных биотопах, как близких к естественным, так и в антропогенно измененных. На фоновой территории распределения цветковых морф самцов в хвойном и лист-

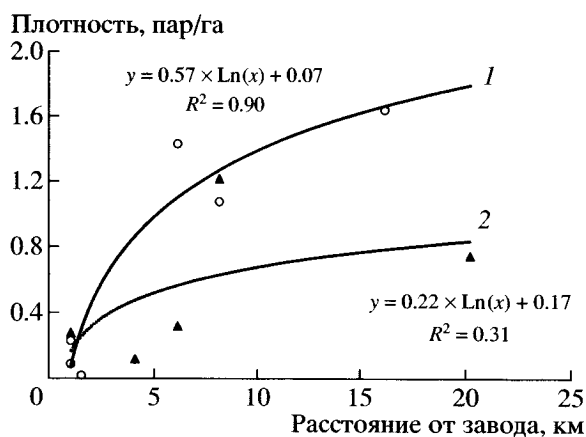
венном биотопах (табл. 8) в сумме за все годы статистически не различались ( $\chi^2 = 0.44$ ,  $df = 4$ ). В обоих типах леса модальным баллом окраски был 6-й. Вторую по относительному обилию группу самцов в обоих типах леса составляют особи 5-й морфы. Доля самцов 4-й морфы в хвойном лесу несколько выше, чем в лиственном. Средний балл окраски близок в сравниваемых местообитаниях.

Выбросы медеплавильного завода оказывают сильное воздействие на плотность, структуру населения и сроки размножения мухоловки-пеструшки. Общая плотность гнездящихся особей уменьшается с приближением к заводу (рисунок), в особенности в лиственном типе леса. Вдоль градиента загрязнения изменяется возрастной состав гнездящихся птиц. Доля молодых самцов в выборке увеличивается с 21.5% ( $n = 247$ , оба биотопа объединены) в контроле до 35.9% ( $n = 39$ ) у завода (правда, различия недостоверны). Средние размеры самцов, гнездящихся в зоне сильного загрязнения, меньше, чем в контроле: длина крыла составляет соответственно  $81.09 \pm 0.27$  мм ( $n = 40$ ) и  $81.93 \pm 0.11$  мм ( $n = 246$ ). В одной из пар самец был с физическим дефектом: одноглазым. Средние сроки начала размножения вблизи завода отстают от контрольных на 5 дней. Это может указывать на более позднее заселение птицами загрязненных территорий.

Средний балл окраски самцов увеличивается в зоне сильного загрязнения, т.е. выборка в целом светлее (табл. 9). Распределение самцов здесь достоверно отличается от контрольного ( $\chi^2 = 11.78$ ,  $df = 4$ ,  $p < 0.01$ ) и от такового в зоне умеренного загрязнения ( $\chi^2 = 9.80$ ,  $df = 4$ ,  $p < 0.05$ ). Однако различия между зоной умеренной токсической нагрузки и фоновой территорией несущественны ( $\chi^2 = 1.79$ ,  $df = 4$ ). Хорошо видно, что по мере приближения к источнику выбросов возрастает доля самцов 7-й морфы – в 2.5 раза по сравнению с контролем, различия достоверны при  $p < 0.05$ . При этом вблизи завода резко уменьшается относительное обилие самцов 3-й морфы, самых темных в районе исследований. Вместе с тем модальный класс распределения, составляющий 6 на фоновой территории, в зонах загрязнения сдвигается на 5-й балл окраски.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Средний балл окраски самцов в исследуемой популяции составил 5.1, что существенно больше, чем в Скандинавии, Подмосковье и ряде других участков ареала, но меньше, чем в Центральной Европе (Røskaft et al., 1986; Керимов и др., 1994; Высоцкий, 1994; Гриньков, Керимов, 1998). Преобладание светлых самцов в составе населения мухоловки-пеструшки показано и для Западной Сибири (Johansen, 1954, цит. по: Анорова, 1977),



Зависимость плотности гнездового населения мухоловки-пеструшки от расстояния до источника загрязнения в лиственном (1) и хвойном (2) типах леса (каждая точка отражает плотность на конкретной площадке, усредненную за 1997–2002 гг.).

средний балл их окраски в окрестностях г. Томска равен 5.2 (Гашков, 1998). Кроме того, в сибирской популяции модальным классом является 6-й, как и на Урале. Таким образом, обе популяции из восточной части ареала близки по фенотипическому составу.

Полученное нами соотношение фенотипов в исследуемой популяции мухоловки-пеструшки мы не можем объяснить на основе существующих гипотез. Показано, что баланс между разными фенотипами поддерживается благодаря специфике их физиологических особенностей и репродуктивных стратегий, адаптивное значение которых меняется в нестабильной среде (Керимов и др., 1994; Иванкина и др., 1995; Гаврилов и др., 1996; Гриньков, Керимов, 1998; Гриньков, 2000). Непостоянство среды в районе исследований связано с изменчивостью погодно-климатических условий. Весной погода на Среднем Урале неустойчива. До середины июня сохраняется опасность возврата холодов, вплоть до установления временного снежного покрова. В этих условиях раннее размножение несет опасность гибели кладок. Самые ранние сроки начала кладки приходятся в разные годы на 22–27 мая, и лишь в необычно теплом 2001 г. первое яйцо в самом раннем гнезде было отложено 13 мая. В конце сезона размножения часть особей уже приступает к линьке. Самая ранняя дата отлова самца с начавшейся линькой – 21 июня, а начиная с 1 июля более чем у 60% отлавливаемых самцов отмечается линька маховых. Небольшой интервал между началом размножения и линьки свидетельствует о наличии временных рамок, ограничивающих наиболее благоприятный период для размножения. В районах с подобными условиями (северная часть ареала) преобладают темные самцы (Røskaft et al., 1986; Гриньков, Керимов, 1998), в нашем же районе доминируют светлые морфы.

Еще одна гипотеза объясняет “посветление” брачного наряда мухоловки-пеструшки в районах симпатричного обитания с мухоловкой-белошейкой как адаптацию, позволяющую избегать конкурентных столкновений с более крупным видом. Однако наш регион расположен за пределами ареала мухоловки-белошейки.

Наши данные по изменению окраски с возрастом согласуются с результатами других авторов (Анорова, 1977; Высоцкий, 1994), показавших, что взрослые самцы темнее годовалых. Разница в баллах окраски между группами годовалых и взрослых особей составила 0.9, что аналогично таковой в “светлых” популяциях из Центральной Европы и меньше, чем в “темных” популяциях севера Европы и Прибалтики, где она равна 1.1–1.3 балла (Røskaft et al., 1986; Высоцкий, 1994). Как и в других популяциях, большинство самцов в нашем районе исследований темнеет от 1-го ко 2-му году

жизни, хотя потемнение с возрастом продолжается и у большой (чуть меньше половины) группы взрослых самцов.

Сравнение с данными других авторов показывает, что размеры самцов мухоловки-пеструшки из уральской популяции близки к таковым из Германии и больше, чем в ряде популяций Подмосковья, Прибалтики и Скандинавии (Winkel, Winkel, 1992; Высоцкий, 1994). Отрицательная корреляция между баллом окраски и длиной крыла отмечена и в других регионах (Røskaft et al., 1986; Высоцкий, 1994). Масса тела уральских пеструшек близка к таковой ряда популяций Скандинавии, Германии и Испании и больше, чем в Прибалтике и Подмосковье (Высоцкий, 1994). Наши результаты согласуются с данными этого автора, показавшего, что масса еще меньше коррелирует с окраской, чем длина крыла. При анализе всех особей связь не выявляется, однако становится сильной ( $r = -0.90$ ) при использовании средних значений массы для каждого балла окраски.

Изучение территориального консерватизма птиц дает представление об их выживаемости у целого ряда видов. Так, у зяблика все выжившие самцы возвращаются в район предыдущего гнездования (Соколов, 1982). По литературным данным (см. обзор Røskaft et al., 1986), возврат на места гнездования у светлых самцов (5–7-й морф) обычно выше, чем у темных. На Среднем Урале возвращаемость самцов 3–6 баллов окраски довольно близка. Лишь особи 7-й морфы по величине возвратов уступают остальным, составляя тем самым наименее стабильную часть населения вида. Это может быть связано или с дифференцированной смертностью и меньшей продолжительностью жизни таких самцов, или с их отстранением от размножения вследствие конкуренции с более темными самцами. Возможно, это связано также с преобладанием молодых особей в группе самых светлых птиц (табл. 2, 3). Ведь именно молодые птицы составляют основную часть иммигрантов, способных сменить место гнездования в последующие сезоны (Соколов и др., 1989).

Ранее было показано, что самцы мухоловки-пеструшки разных цветовых морф предпочитают разные типы местообитаний. Так, темные самцы заселяют более открытые микробиотопы (Иванкина и др., 1995, 1996). В оптимальных местообитаниях темные самцы предпочитают хвойным биотопам лиственные, обладающие большей кормностью (Järvi et al., 1987). Избирательное заселение биотопов в нашем районе исследований выражалось в большей плотности населения мухоловки-пеструшки в лиственном лесу, которая составила на незагрязненной территории в среднем за 6 лет  $1.63 \pm 0.05$  пар/га при  $0.74 \pm 0.05$  пар/га – в хвойном ( $p < 0.001$ ). Кроме того, в хвойном лесу преимущественно заселялись осветленные приопу-

шечные участки. Можно было ожидать увеличения доли темных самцов в лиственном лесу по сравнению с хвойным. Различий же в фенотипической структуре этих двух группировок мы не выявили как за весь период исследований, так и за отдельные годы. Возможно, это связано с особенностями древостоя на сравниваемых площадках. Площадка в лиственном лесу расположена в довольно однородном древостое с сомкнутыми кронами. Подобные “закрытые” местообитания предпочитают светлые самцы (Иванкина и др., 1995, 1996). В хвойном же биотопе участки сплошного леса кое-где прерываются полянами, просекой, и на опушках создаются условия, благоприятные для темных самцов.

Изучение фенотипической структуры населения мухоловки-пеструшки в условиях техногенного воздействия, насколько нам известно, ранее не проводилось. Мы считаем, что загрязнение оказывает на население птиц в основном опосредованное воздействие, изменяя среду обитания. Один из главных эффектов воздействия промышленных выпадений – деградация фитоценозов. Древостой разреживается, увеличивается доля отмерших деревьев. Так, в районе исследований в пихто-еловом лесу сомкнутость крон уменьшается с 47% в контроле до 26% вблизи завода, доля сухостоя по густоте – с 17% до 32%. Изменяются состав и структура травяно-кустарничкового яруса в сторону снижения его биомассы, смены таежного разнотравья хвощами, устойчивыми злаками и мхом (Хантемирова, Воробейчик, 1994). Таким образом, в местообитаниях, испытывающих высокую токсическую нагрузку, складываются субоптимальные условия для типично лесных видов.

Антропогенная трансформация местообитания оказывает существенное влияние на структурно-функциональные характеристики гнездовых поселений птиц: фенотипическую, возрастную и размерную структуру, а также сроки размножения.

На территории с умеренным уровнем воздействия, где древостой сохраняет свою структуру, фенотипический состав поселений мухоловки-пеструшки близок к фоновому. Однако в зоне сильного загрязнения происходит резкое сокращение количества самцов 3-й морфы одновременно с возрастанием доли “куроперых” особей, среди которых преобладают первогодки. Одно из возможных объяснений этого – конкурентное вытеснение молодых и менее конкурентоспособных особей из оптимальных местообитаний в деградированные, где плотность населения этого вида низка (рисунок). В пользу этого предположения говорят наблюдаемые нами омоложение состава гнездящихся птиц, уменьшение в среднем их размеров и наличие неполноценных особей, отставание средних сроков размножения. Последнее

обусловлено большим количеством поздно гнездящихся особей, которые появляются на загрязненных территориях, вероятно, после завершения конкурентных столкновений за места для гнездования в оптимальных местообитаниях.

В ряде популяций мухоловки-пеструшки (Подмосковье, Германия) показано наличие особей, не участвующих в размножении и составляющих популяционный резерв. Основную часть холостых особей составляют молодые и светлоокрашенные самцы (Стернберг и др., 2001). По-видимому, часть гнездящихся вблизи Среднеуральского металлургического завода самцов представляет собой именно такой резерв, получающий возможность размножения лишь в субоптимальных условиях.

Таким образом, в популяции мухоловки-пеструшки Среднего Урала преобладают светлые самцы (5-й и 6-й баллы окраски). С возрастом птицы окраска темнеет (чаще всего на 2-м году жизни). Фенотипический состав популяции не зависит от типа леса в оптимальных местообитаниях. Но в биотопах, деградировавших под действием техногенных выбросов, снижается доля самцов 3-й и увеличивается доля 7-й морфы. Такое пространственное перераспределение особей разных морф, возможно, связано с конкурентными внутривидовыми взаимоотношениями.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаем признательность Е. Лехикоинен и Т. Еэва (Е. Lehikoinen, T. Eeva, университет Турку, Финляндия), выступившим с инициативой проведения данной работы и предоставившим методические материалы для определения цветовых морф и возраста птиц. Мы благодарны также В.Г. Гринькову за внимательное прочтение рукописи и ценные замечания.

Работа выполнена частично при поддержке РФФИ-Урал (04-04-96129).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Анорова Н.С., 1977. Цветовые формы самцов мухоловки-пеструшки, гнездящейся на юге Московской области // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. биол. Т. 82. № 4. С. 10–18.
- Высоцкий В.Г., 1989. Определение возраста у мухоловки-пеструшек (*Ficedula hypoleuca*) в период размножения // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 197. С. 49–52. – 1994. Окраска самцов мухоловки-пеструшки и ее связь с другими признаками // Орнитол. Вып. 26. С. 28–32.
- Гаврилов В.М., Керимов А.Б., Александров Л.И., Голубева Т.В. и др., 1996. Энергетика, морфофизиологическая разнокачественность особей и структура популяций у птиц. II. Энергетика, морфофизиологическая разнокачественность особей и структура популяций у мухоловки-пеструшки // Орнитол. Вып. 27. С. 74–97.

- Гашков С.И., 1998. Морфотипы мухоловки-пеструшки и некоторые репродуктивные характеристики ее популяционной группировки г. Томска и ближайших окрестностей // Биологическое разнообразие животных Сибири. Мат. конф. Томск. С. 130–131.
- Гриньков В.Г., 2000. Условия стабильного поддержания фенотипической структуры популяции на примере изменчивости окраски брачного наряда у самцов мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca* Pall.) // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ. 24 с.
- Гриньков В.Г., Керимов А.Б., 1998. Стратегии размножения и полиморфизм по окраске брачного наряда у самцов мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*, Passeriformes, Muscicapidae). Возможные механизмы поддержания фенотипической структуры популяции // Зоол. журн. Т. 77. Вып. 7. С. 825–837.
- Иванкина Е.В., Ильина Т.А., Керимов А.Б., 1995. Изменчивость брачного наряда и стратегия привлечения самки: оценка пространственной организации рекламного поведения ярких и криптически окрашенных самцов мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*, Passeriformes; Aves) // Журн. общей биол. Т. 56. № 6. С. 762–775. – 1996. Микроместообитания самцов мухоловки-пеструшки различной окраски в сезон размножения // Орнитол. Вып. 27. С. 168–175.
- Керимов А.Б., Иванкина Е.В., Шишкин В.С., 1994. Неустойчивый половой диморфизм и параметры размножения мухоловки-пеструшки // Орнитол. Вып. 26. С. 13–27.
- Соколов Л.В., 1982. Послегнездовые перемещения и постоянство мест гнездования у зяблика на Куршской косе // Популяционная биология зяблика. Л.: Наука. С. 215–228.
- Соколов Л.В., Высоцкий В.Г., Бардин А.В., 1989. Верность гнездовой территории и дисперсия мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) на Куршской косе // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 197. С. 121–134.
- Стернберг Х., Гриньков В.Г., Иванкина Е.В., Ильина Т.А. и др., 2001. Экспериментальное изучение популяционного резерва у мухоловки-пеструшки в России и в Германии // Роль биостанций в сохранении биоразнообразия России. Мат. конф. М.: МГУ. С. 150–152.
- Хантемирова Е.В., Воробейчик Е.Л., 1994. Реакция лесных фитоценозов на техногенное загрязнение: зависимости доза – эффект // Экол. № 3. С. 31–43.
- Drost R., 1936. Über das Brutkleid männlicher Trauerfliegenschnäpper, *Muscicapa hypoleuca* // Vogelzug. Bd. 6. S. 179–186.
- Jarvi T., Røskaft E., Bakken M., Zumsteg B., 1987. Evolution of variation in male secondary sexual characteristics. A test of eight hypothesis applied to pied flycatchers // Behav. Ecol. Sociobiol. V. 20. P. 161–169.
- Jenni L., Winkler R., 1994. Moults and ageing of european passerines / London: Acad. Press. P. 1–225.
- Karlsson L., Persson K., Walinder G., 1986. Iders- och könsbestämning av svartvit flugsnappare *Ficedula hypoleuca* // Vår Fågelvärld. № 45. P. 131–146.
- Røskaft E., Jarvi T., Nyholm N.E.I., Virolainen M. et al., 1986. Geographic variation in secondary sexual plumage colour characteristics of the male pied flycatcher // Ornis Scandinavica. V. 17. P. 293–298.
- Winkel W., Winkel D., 1992. Zur Alterseinstufung von Trauerschnäpper-Brutvögeln (*Ficedula hypoleuca*) nach dem Abstand zwischen äußerster Handschwinge und Flügelspitze // Vogelwarte. Bd. 36. H. 3. S. 233–235.

## BREEDING PLUMAGE COLORATION IN *FICEDULA HYPOLEUCA* (PASSERIFORMES, MUSCICAPIDAE) MALES FROM THE MIDDLE URALS

E. A. Bel'skii, A. G. Lyakhov

Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Division, Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg 620144, Russia  
e-mail: belskii@ipae.uran.ru

Color morphs of breeding *Ficedula hypoleuca* males were studied in the Middle Urals (56°49' N, 59°34' E) in 1997–2002. No males of the 1<sup>st</sup> and 2<sup>nd</sup> morphs (according to the Drost's scale, 1936) were registered in the study area. Males of the 3<sup>rd</sup>, 4<sup>th</sup>, 5<sup>th</sup>, and 6<sup>th</sup> morphs accounted for 12.0, 15.7, 30.6, and 11.1% of the total number of the birds studied ( $n = 376$ ), respectively. The mean plumage color (+SE) is  $5.13 \pm 0.06$ . The differences between years were insignificant. The length of wings in males averaged  $81.82 \pm 0.09$  mm ( $n = 371$ ), the coefficient correlation between the length and color type was  $-0.26$ . The body mass averaged  $12.61 \pm 0.03$  g ( $n = 352$ ) and was not related to coloration. Male return rates averaged 26.3%. The maximal rate was in the 5<sup>th</sup> morph (33.0%), the minimal one, in 7<sup>th</sup> morph (14.6%). The phenotypic structure of the population was similar in optimal habitats (coniferous and small-leaved forests). In biotopes damaged by industrial emissions, the share of the 3<sup>rd</sup> morph decreased, that of the 7<sup>th</sup> one, increased.