

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК [598.288.5:591.5](470.44)

СТРУКТУРА СОЦИАЛЬНЫХ СВЯЗЕЙ У ВАРАКУШКИ (*LUSCINIA SVECICA*; TURDIDAE, AVES) В САРАТОВСКОМ ЗАВОЛЖЬЕ

О. Н. Батова¹, Л. А. Немченко²

¹ *Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33
E-mail: batova_olga@mail.ru*

² *Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова
Россия, 119234, Москва, Ленинские горы, 1, стр. 12*

Поступила в редакцию 23.06.14 г.

Структура социальных связей у варакушки (*Luscinia svecica*; Turdidae, Aves) в Саратовском Заволжье. – Батова О. Н., Немченко Л. А. – На основе многолетних наблюдений за индивидуально мечеными птицами изучено разнообразие и количественное соотношение разных вариантов брачных отношений у варакушки. Показано, что помимо социальной моногамии в популяции ежегодно присутствуют два других варианта репродуктивных связей – последовательная и параллельная полигамии. Выяснено, что структура социальных связей зависит от плотности населения и пространственного распределения участков обитания в гнездовых поселениях.

Ключевые слова: *Luscinia svecica*, социальные связи, моногамия, полигамия, пространственное распределение.

Mating systems of the bluethroat (*Luscinia svecica*; Turdidae, Aves) in the Saratov Trans-Volga region. – Batova O. N. and Nemchenko L. A. – As a result of our 4-year observation of individually marked birds, various mating systems in the bluethroat were studied. In addition to social monogamy there are two another mating systems, presented annually in the population: sequential and simultaneous polygamy. The ratio of these mating systems depends on the spatial distribution of a nesting population. The results are discussed in terms of reproductive strategies.

Key words: *Luscinia svecica*, mating system, population density, reproductive strategy.

Различные типы репродуктивных отношений у птиц традиционно привлекают внимание исследователей. Однако прежде чем классифицировать варианты брачных отношений, нужно определиться с некоторыми изначальными установками. Одной из важнейших среди них является уровень рассмотрения проблемы. Можно изучать социальные и репродуктивные связи за весь период жизни особи. Однако такой подход применим, пожалуй, лишь к тем видам, которые всю свою жизнь проводят на одном участке, или к крупным видам, демонстрирующим высокий уровень гнездового консерватизма. Большинство мелких птиц, особенно перелетных, при таком подходе окажутся выключенными из анализа, поскольку у значительной части особей не удастся проследить более одного сезона.

Другой крайний вариант – рассматривать репродуктивные связи во временном срезе, учитывая количество репродуктивных партнеров в конкретный момент времени. Однако такой анализ не годится для изучения итогового репродуктивного вклада отдельных особей. Промежуточный вариант предполагает рассмотрение тактики размножения, используемой особью в течение сезона. В этом случае повышение конечного репродуктивного успеха может достигаться с помощью использования разных вариантов распределения репродуктивных усилий во времени. Такой подход положен в основу настоящего исследования. В его рамках мы будем называть моногамией такой вариант социальных связей, когда пара образуется на весь сезон размножения, совершая совместно более одной гнездовой попытки. Последовательной полигамией мы считаем смену партнера между двумя гнездовыми попытками, а параллельной полигамией – участие особи в цикле размножения одновременно с двумя или более особями противоположного пола.

Необходимо понимать, что очень небольшое число видов можно однозначно отнести к моногамным или полигамным, поскольку варианты брачных связей широко варьируют внутри вида в зависимости от внешних условий и структуры популяции (Ford, 1983).

Варакушка (*Luscinia svecica* Linnaeus, 1758) – широкоареальный вид, занимающий в целом по ареалу разнообразные полуоткрытые кустарниковые местообитания. В европейских популяциях основным вариантом репродуктивных отношений считается моногамия с одной (северные популяции) или двумя кладками за сезон. При этом оба родителя принимают участие в выкармливании гнездовых птенцов с момента вылупления, а также слетков. Случаи полигинии отмечены как разовые явления, никаких попыток количественно оценить это явление не предпринималось (Geslin et al., 2004; Fossoy et al., 2008). В районе проведения работ для варакушки характерно два выводка за сезон, что позволяет пронаблюдать все варианты репродуктивных отношений. В задачи работы входило оценить разнообразие и соотношение различных вариантов социальных репродуктивных связей у варакушки в Саратовском Заволжье.

Исследование проводили в подзоне сухих степей Заволжья на территории Дьяковского леса и его окрестностей (Саратовская область, Краснокутский район, с. Дьяковка, 50°31' с.ш., 46°47' в.д.). Дьяковский лес представляет собой самый крупный южный островной лесной массив Европейской России. Он расположен на крайнем юге Саратовской области, в среднем течении р. Еруслан. Исследования проведены в течение 4 гнездовых сезонов (2010 – 2013 гг.) с апреля по июль. Выделены 3 основных типа местообитаний, заселяемых варакушкой, заложены модельные площадки.

1. **Степной** тип местообитаний представляет собой залежи разного возраста, где в травянистом ярусе преобладают полыни (*Artemisia* sp.), ковыли (*Stipa* sp.), типчак (*Festuca valesiaca* Gaud.) и др. Присутствуют заросли кустарниковой формы полыни высокой (*Artemisia abrotanum* L.), отдельные группы других кустарников (в основном терн *Prunus spinosa* L.) высотой не более 1.5 м. Имеются локальные понижения, балки, весной заливаемые водой. Размер пробной площади 31 га.

2. **Приречный** тип местообитаний вытянут узкой полосой (до 50 м) вдоль р. Еруслан. Состоит из тростниковых зарослей, высокотравья и кустарников (ивы *Salix*

сп., лох *Elaeagnus angustifolia* L., терн), высотой до 2 – 4 м. Присутствуют отдельные группы деревьев (клён ясенелистный *Acer negundo* L., тополь белый *Populus alba* L. и др.), как правило, высотой до 6 – 7 м. Размер пробной площади 23 га.

3. **Лесной** тип местообитаний расположен внутри массива Дьяковского леса. Состоит из лесных колков площадью от 0.1 до 10 га с разнообразным составом древостоя. Во многих колках имеются значительные понижения, заросшие ивами, осоками, реже тростником, весной заливаются водой, иногда вода стоит в течение всего сезона. По краям колков и в местах частичных рубок образуются участки кустарниковой степи, основные кустарники – спирея (*Spiraea hypericifolia* L.), терн и боярышник (*Grataegus curvicipala* Lindm.). Колки чередуются с фрагментами псаммофитно-злаковой степи. Размер пробной площади 57.5 га.

На постоянных модельных площадках ежегодно проводили площадочные учеты с картированием гнездовых территорий. Также производился отлов с помощью паутинок и мечение птиц цветными и алюминиевыми кольцами. В дальнейшем в течение всего сезона наблюдали за индивидуально распознаваемыми особями. Всего помечено 426 взрослых особей. Одновременно с этим проводили поиск и регулярную проверку гнезд, фиксируя фазу гнездового цикла, размер кладки или количество птенцов, результат гнездования, индивидуальные метки родителей. Прослежена судьба 211 гнезд.

Для описания особенностей распределения гнездовых территорий на пробных площадках использован метод «ближайшего соседа». Коэффициент (R), получаемый при использовании этого метода, показывает, насколько тестируемое распределение отличается от случайного. При $R = 1$ (или недостоверно отличающемся от 1) распределение считается случайным, при $R > 1$ – равномерным, при $R < 1$ – групповым (Харитонов, 2005). В качестве меры расстояния использовано расстояние от гнезда до ближайшего жилого гнезда на момент расчета. Для каждого гнезда такой расчет проведен на день начала насиживания. Расстояния рассчитаны по результатам GPS-картирования с использованием программы OziExplorer 3.95.4s.

По результатам площадочных учетов была рассчитана плотность населения варакушки в основных местообитаниях. Самый высокий показатель плотности в приречном комплексе местообитаний (22.7 пар/10 га), значительно ниже – на степном (8.1) и особенно лесном (2.1) участках. Такие различия связаны с неравномерной пригодностью выделенных типов местообитаний. Приречный тип местообитания характерен для вида в целом и расположен узкой полосой вдоль русла реки, что приводит к повышению плотности, обычному для ленточных местообитаний. Степной тип местообитаний состоит из фрагментов территории с кустарниками и без. Микростообитания, где полностью отсутствует кустарниковая растительность, используются лишь для кормежки. Лесной тип местообитаний мозаичен, состоит из фрагментов с резко различными условиями. Варакушка гнездится на участках кустарниковой степи по краям колков внутри лесного массива или в заросших кустарниками влажных понижениях. Метод «ближайшего соседа» выявил различия в распределении гнездовых участков особей в трёх местообитаниях. В приречном местообитании во все годы наблюдается равномерное распределение ($R = 1.29 \pm 0.026$, $p < 0.001$), что в совокупности с высокой плотностью определяет образование сплошных поселений и говорит о равномерной пригодности место-

СТРУКТУРА СОЦИАЛЬНЫХ СВЯЗЕЙ У ВАРАКУШКИ

обитания. В степном типе местообитаний распределение участков агрегированное ($R = 0.65 \pm 0.028$, $p < 0.001$), что создает в пределах агрегаций высокую локальную плотность, а часть территории остается незанятой. На лесном участке распределение гнездовых территорий не отличается от случайного ($R = 0.91 \pm 0.095$, $p > 0.1$); как правило, территории соседних пар не соприкасаются друг с другом.

Наблюдения за мечеными птицами показали, что кроме типичной моногамии с двумя кладками за сезон в популяции варакушки постоянно присутствуют две других системы социальных связей: последовательная полигамия (смена социального партнера между циклами размножения) и параллельная полигиния, когда два цикла размножения одного самца с разными самками перекрываются по срокам. Эти варианты социальных отношений присутствуют ежегодно в тех местообитаниях, где плотность населения (общая либо локальная в пределах агрегаций) высока, – в степном и приречном. В лесном местообитании варакушки не образуют сплошных поселений или агрегаций, гнездятся отдельными парами на обособленных гнездовых участках, вторые и повторные кладки редки, и лишь однажды за 4 года был зарегистрирован случай последовательной полигинии, причем первая кладка погибла на ранней стадии насиживания. Рассматривая встречаемость разных типов брачных связей, необходимо включить в анализ лишь тех особей, для которых удалось проследить более одной гнездовой попытки, поскольку всегда остается вероятность, что для птиц, у которых известна лишь одна кладка, остальные гнездовые попытки предпринимались, но не были обнаружены. В случае самцов таких особей в среднем ежегодно оказывается около половины от всех, постоянно державшихся на площадке в течение гнездового сезона. Среди них доля самцов, меняющих самку на второй цикл гнездования, на степной и приречной модельных площадках варьирует от 36 до 55% (в среднем 46.5%). Доля самцов, демонстрирующих параллельную полигинию, составляет 18 – 28% (в среднем 23%). Моногамов, совершающих две и более гнездовых попытки за сезон с одной и той же самкой, оказывается лишь около трети – в среднем за 4 года 30.5%.

Доля самок, меняющих партнера между гнездовыми попытками, не поддается количественной оценке, поскольку известно, что самки в отличие от самцов нередко меняют гнездовой участок как после удачных, так и после неудачных первых гнездовых попыток, перемещаясь на значительные расстояния (1 км и более). В среднем лишь для 20.5% (18.5 – 28%) самок удается пронаблюдать две и более гнездовых попытки за сезон. Однако можно сказать, что моногамия и смена партнера между гнездовыми попытками присутствуют ежегодно. При этом наблюдали лишь один случай, когда птенцов в гнезде вместе с самкой выкармливали два самца, но мы склонны рассматривать такую ситуацию скорее как пример помошничества.

По результатам данного исследования можно констатировать, что разные особи неодинаково распределяют репродуктивные усилия в течение сезона. Повидимому, лишь небольшой части самцов в период весенней острой конкуренции за самок удается привлечь больше одной партнерши. В то же время такие самцы вынуждены очень концентрированно вкладывать репродуктивные усилия: разница в сроках параллельных гнездовых циклов одного самца может составлять 5 – 8 дней, и такой самец в определенный момент одновременно выкармливает птенцов в двух гнездах, а затем – птенцов в более позднем гнезде и слетков из первого

гнезда. Вероятно, возможность такого поведения зависит и от физических кондиций особи, и от качества гнездовой территории. В то же время показано (Батова, Рыженкова, 2012), что поздние кладки выживают гораздо реже ранних, видимо, в первую очередь из-за раннего усыхания растительности и ухудшения защитных условий в гнездовых местообитаниях. Поэтому такой вариант распределения гнездовых усилий имеет определенные преимущества. Смену партнера в течение гнездового сезона можно рассматривать и как инициированную самкой, и как попытку самца разнообразить генетический вклад в размножение. Типичная моногамия с двумя кладками за сезон также присутствует ежегодно, однако такой вариант социальных связей, как минимум, нельзя считать основным для варакушки в южной части Саратовского Заволжья.

Таким образом, на юге Саратовского Заволжья варакушка занимает разнообразные по структуре и степени мозаичности местообитания, и плотность населения в совокупности с особенностями пространственного распределения особей в отдельных местообитаниях влияет на структуру репродуктивных связей. В мозаичных местообитаниях, где лишь небольшая часть микростаций оказывается пригодной для гнездования, варакушки гнездятся отдельными парами, как правило, совершают одну гнездовую попытку за сезон, образуя моногамные связи. В плотных равномерных или агрегированных поселениях значительное число птиц проходит два гнездовых цикла за сезон, при этом кроме моногамных пар регулярно встречается смена партнера между гнездовыми попытками и параллельная полигиния. Можно предполагать, что на фоне высокой степени гнездового консерватизма такая структура репродуктивных отношений поддерживает устойчивую численность и генетическое разнообразие популяции. Разнообразие репродуктивных тактик в популяции обеспечивает приспособленность к меняющимся от года к году условиям среды.

Авторы искренне признательны Е. Н. Рыженковой, И. Л. Гершензону и М. А. Сухой за многолетнюю помощь в сборе полевого материала.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 11-04-01614-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Батова О. Н., Рыженкова Е. Н. Структура населения птиц островного лесного массива в зоне сухих степей (Саратовское Заволжье) // Степи Северной Евразии : материалы VI Международ. симп. Оренбург : ИПК «Газпромпечатъ», 2012. С. 100 – 103.

Харитонов С. П. Метод «ближайшего соседа» для математической оценки распределения биологических объектов на плоскости и на линии // Вест. Нижегород. ун-та им. Н. И. Лобачевского. Сер. биол. 2005. Вып. 1 (9). С. 213 – 221.

Ford N. L. Variation in mate fidelity in monogamous birds // Current Ornithology. 1983. Vol. 1. P. 329 – 356.

Fosroy F., Johnsen, A., Lifjeld J. T. Multiple genetic benefits of female promiscuity in a socially monogamous passerine // Evolution. 2008. Vol. 62, № 1. P. 145 – 156.

Geslin T., Questiau S., Eybert M. C. Age-related improvement of reproductive success in Bluethroats *Luscinia svecica* : Capsule Young birds are less likely to have high reproductive success compared with older ones because of a lack of several skills influencing breeding performance // Bird Study. 2004. Vol. 51, № 2. P. 178 – 184.