

ДИНАМИКА ФЕНОТИПИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ И ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННЫЕ ПРОЦЕССЫ У БОЛЬШОЙ СИНИЦЫ (*PARUS MAJOR* L.) НА СРЕДНЕМ УРАЛЕ

© 2017 г. А. В. Гилев^а, *, А. Г. Ляхов^а, **, И. Ф. Вурдова^б, ***

^аИнститут экологии растений и животных УрО РАН, 620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

^бГородская станция юных натуралистов, Асбест

*e-mail: gilev@ipae.uran.ru

**e-mail: Lyakhov56@yandex.ru

***e-mail: ifvurd@mail.ru

Поступила в редакцию 24.03.2016 г.

Изучали изменчивость длины белого поля крайних рулевых перьев большой синицы в двух населенных пунктах Среднего Урала. Динамика средней длины белого поля в г. Асбесте повторяет такую в г. Екатеринбурге с запаздыванием на один год у самок и на два — у самцов. Фенотипические изменения в популяции синиц не охватывают всю популяцию одновременно, но движутся по ареалу с некоторой скоростью (50–60 км в год для самок и 25–30 км для самцов). Полученные результаты обсуждаются с точки зрения популяционной биологии.

Ключевые слова: большая синица, изменчивость, популяционная структура.

DOI: 10.7868/S0367059717030064

Популяционная биология в настоящее время является одним из важнейших направлений исследований в экологии. В сферу ее интересов входят выявление природных популяций и границ между ними, изучение их структуры и особенностей функционирования в конкретных экологических условиях, механизмов формирования и поддержания популяционной структуры вида.

Выделение популяций в природе является непростой задачей, и примеров реально выявленных популяций сравнительно немного [1]. Чаще всего это возможно для видов с малой подвижностью особей либо при наличии непреодолимых физических преград, как в случае островных популяций. Особенно большие трудности возникают при изучении популяций птиц в связи с их высокой подвижностью, способностью перемещаться на значительные расстояния и преодолевать практически любые физические преграды [2].

Один из методов, которые могут помочь в решении данной задачи, — изучение изменчивости морфологических признаков, в частности признаков окраски. Начиная с работ А.С. Серебровского [3], показана возможность по особенностям окраски выделять естественные группировки птиц различного уровня — от популяционных до более мелких [4–8].

Большая синица (*Parus major*) считается наиболее подходящим объектом для подобных ис-

следований. Вид является “оседлым” и миграции расселения особей имеют ограниченный характер, т.е. укладываются в дистанции от нескольких десятков до нескольких сотен километров. Об ограниченном характере миграционной активности больших синиц свидетельствует также типичная структура вида: большая синица распространена по значительной части Евразии и образует здесь до 30 форм и подвидов. Некоторые систематики выделяют *Parus major* в качестве надвида и дробят его на 3–4 вида [9].

Для большой синицы отмечена изменчивость признаков окраски, в частности депигментации рулевых перьев [7, 8, 10, 11]. Характер депигментации рулевых перьев, и в частности длина белого поля на внутреннем опахале крайних рулевых перьев, у больших синиц проявляет существенную географическую изменчивость и используется систематиками для выделения подвидов и местных географических форм.

В настоящей работе представлены результаты 14-летнего изучения длины белого поля на внутреннем опахале крайних рулевых перьев больших синиц в двух географически удаленных населенных пунктах Свердловской области. Цель работы — сравнительный анализ динамики данного признака, выявление фенотипических различий между изучаемыми группировками птиц, выяснение возможной принадлежности этих группи-

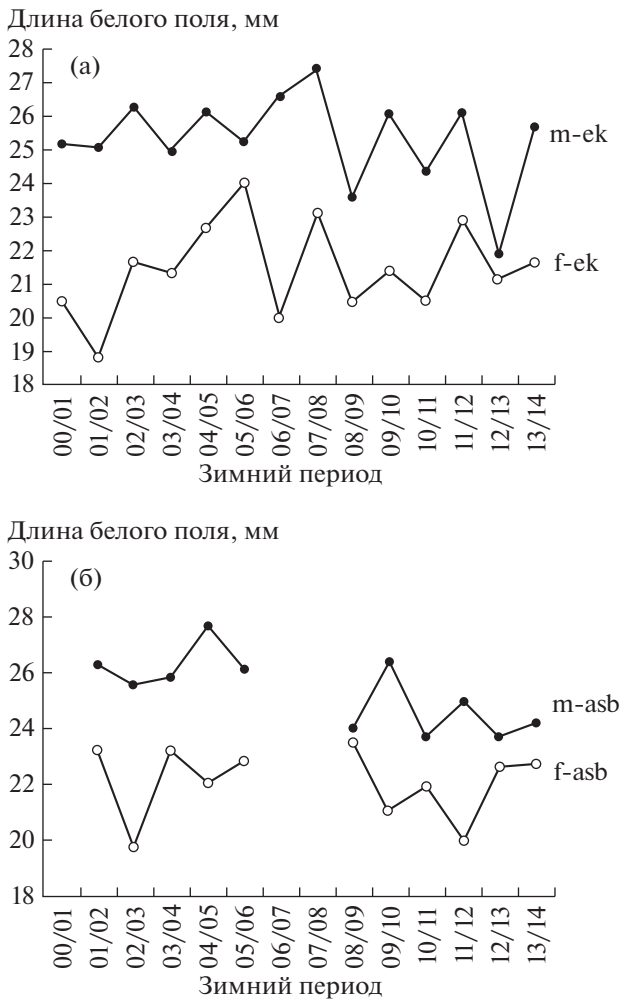


Рис. 1. Динамика среднего размера белого поля 6-рулевых у синиц в городах Екатеринбург (а) и Асбест (б) в зимний период: m-ek – самцы, Екатеринбург; f-ek – самки, Екатеринбург; m-asb – самцы, Асбест; f-asb – самки, Асбест.

ровок к одной или разным популяциям синиц – лежит в русле хроно-географического подхода к анализу популяционной структуры, предложенного и развиваемого А.Г. Васильевым [12, 13].

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран в 2000–2014 гг. в зимний период в г. Екатеринбурге и с небольшим перерывом – в 2001–2006 гг. и 2008–2014 гг. – в г. Асбесте (Свердловская область). Расстояние между точками отлова по прямой составляет около 60 км. Синиц отлавливали на кормушках после установления снежного покрова и относительной стабилизации зимнего населения (ноябрь–январь). У отловленных птиц, кроме стандартных промеров и взвешивания, измеряли длину белого поля на внутреннем опахале крайних рулевых пе-

рьев. Все промеры были прижизненными, пойманных птиц после обработки и мечения алюминиевыми кольцами выпускали. Всего изучено 799 птиц из г. Екатеринбурга (428 самцов, 371 самка) и 926 птиц из г. Асбеста (493 самца, 433 самки). В соответствии с рекомендациями Б.Л. Астаурова [14] для билатеральных структур в качестве единицы наблюдения учитывали сторону тела. Поэтому длину белого поля измеряли справа и слева и все расчеты выполнены для общего числа изученных сторон. Разделение на молодых и взрослых птиц не проводилось в силу их неравномерной представленности в разные годы и заметного преобладания молодых птиц практически во всех выборках.

Статистическая обработка данных выполнена в программах Microsoft Excel 2003 и Statistica v. 6.0 (StatSoft, Ink., 1984–2001). У самцов и самок в каждой сезон рассчитывали средние значения длины белого поля, ряды многолетней динамики средних сравнивали между собой с использованием коэффициента корреляции Пирсона.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В таблице приведен характер варьирования средней длины белого поля на Среднем Урале у самцов и самок. Видно, что в проявлении данного признака наблюдается отчетливый половой диморфизм: у самцов он всегда заметно больше, чем у самок. Существенных различий между городами ни по средним размерам, ни по пределам варьирования длины белого поля не выявлено. Многолетние наблюдения показали, что средние значения длины белого поля 6-рулевых и у самок, и у самцов в обоих изученных пунктах испытывают значительные колебания (рис. 1), в которых явно просматривается 2-летний цикл, иногда переходящий в 3-летний. Каких-либо направленных изменений длины белого поля за изученный период времени не выявлено, за исключением, возможно, самцов из г. Асбеста, у которых произошло некоторое снижение данного показателя. Следует отметить также, что колебания этого показателя в гг. Екатеринбург и Асбест происходят несинхронно. Интересно, что в Асбесте динамика показателя у самцов и самок носит отчетливо противоположный характер (рис. 1б).

Вместе с тем при детальном анализе динамики средней длины белого поля выявляются интересные закономерности. Прежде всего следует отметить, что динамика данного показателя у самок в Асбесте практически полностью повторяет такую в Екатеринбурге, но со сдвигом на один год (рис. 2). Очень близки и средние значения. Иными словами, сходные изменения среднего размера белого поля сначала фиксируются в Екатеринбурге, а через год – в Асбесте. Коэффициент корреляции для этих рядов без сдвига $r = -0.32$ ($p = 0.332$), а

при сдвиге на один год — $r = 0.75$ ($p = 0.007$). Это означает, что, во-первых, синицы Екатеринбурга и Асбеста с большой вероятностью представляют собой одну популяцию, в которой происходят одни и те же процессы, в данном случае фенотипические изменения. Во-вторых, фенотипические изменения охватывают не всю популяцию одновременно, а движутся по ее ареалу, в нашем случае с запада на восток, со скоростью около 50–60 км в год (примерное расстояние между городами по прямой). Возможный очаг, где эти изменения начинаются, а также истинное направление распространения их по ареалу на нашем материале установить, к сожалению, не удастся, но факт их наличия мы можем с уверенностью констатировать. Механизм распространения этих изменений по ареалу, вероятно, связан с миграцией молодых птиц в указанном направлении.

Известно, что в годовом цикле большой синицы существуют три периода миграционных перемещений. Как и у других “оседлых” видов, в качестве обязательной фазы онтогенеза считается летняя миграция, в которой участвуют только молодые птицы. Миграция расселения молодняка имеет генетическое значение и обеспечивает предотвращение инбридинга внутри популяций. Осенние перемещения обычно принимают массовый характер. В них, кроме молодых птиц, участвуют 10–20% взрослых [15, 16]. В весенних перемещениях участвуют также преимущественно молодые птицы [17]. После первого размножения у птиц возникает связь с территорией, сохраняющаяся затем у большинства из них на всю жизнь [15]. Таким образом, внутри- и межпопуляционный обмен у больших синиц осуществляется главным образом за счет молодых птиц. Взрослые птицы в течение жизни перемещаются в основном между районами зимовки и гнездования.

Мы предполагаем, что характер перемещений от Екатеринбурга к Асбесту в течение, по крайней мере, всего периода наблюдений (14 лет) постоянен. Следует отметить, что окольцованные в Екатеринбурге синицы ни разу не отмечались в Асбесте (и наоборот). И хотя масштаб кольцевания в эти годы не был велик, чтобы делать какие-то определенные выводы, это может служить дополнительным подтверждением ведущей роли молодых птиц в распространении фенотипических изменений: зимующие птицы уже не мигрируют на дальние расстояния.

В целом из наблюдаемого факта следует, что в популяциях синиц идут определенные долговременные процессы, сопровождающиеся заметными фенотипическими изменениями, изучение которых представляет большой теоретический интерес: это своеобразные фенотипические волны, проходящие по популяционному ареалу, подобно кругам на воде. Аналогичные процессы

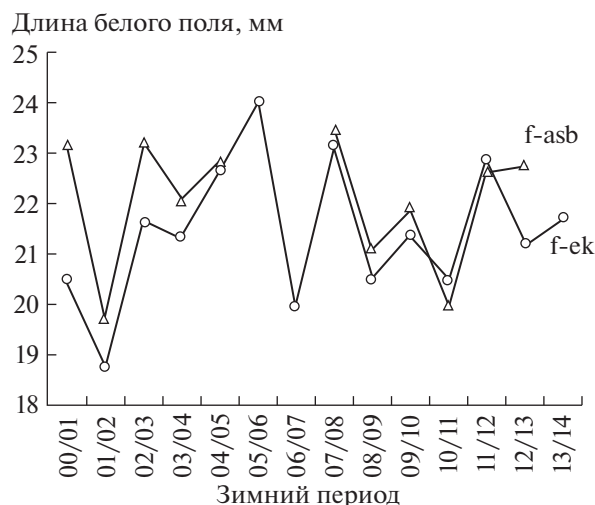


Рис. 2. Динамика размера белого поля у самок большой синицы г. Екатеринбург и Асбест в зимний период. Ряд Асбеста сдвинут на 1 год назад. Обозначения см. на рис. 1.

распространения фенотипических изменений, возникающие в каком-то локальном местообитании и постепенно охватывающие большие территории, отмечались и ранее [18, и др.].

На рис. 3 представлена динамика среднего размера белого поля у самок и самцов в г. Екатеринбург. Видно, что динамика данного признака у самцов повторяет динамику у самок, только со сдвигом на 2 года ($r = 0.64$, $p = 0.025$). Таким образом, фенотипические изменения наступают сначала у самок, а затем, через два года, — у самцов. Очевидно, самцы являются потомками этих самок, и соответственно мы можем предполагать наследование данного признака, однако точную степень их родства (первое или второе поколение) и характер наследования признака на нашем материале установить не представляется возможным.

Следует отметить, что для г. Асбеста такой закономерности не выявлено: для самцов характерна динамика, в значительной степени сходная с таковой у самок г. Екатеринбурга, только со сдвигом на 2 года (рис. 4). Коэффициент корреляции в данном случае не очень высокий ($r = 0.43$, $p = 0.210$), что объясняется меньшим числом точек наблюдений, чем в предыдущих случаях, однако совпадение динамики на графике, на наш взгляд, несомненно.

Следовательно, у самцов фенотипические изменения регистрируются сначала в г. Екатеринбург, а затем в г. Асбесте, что подтверждает единство данной группировки птиц. Однако временной разрыв между ними составляет уже два года, а не один, как для самок, т.е. миграция самцов происходит в 2 раза медленнее.

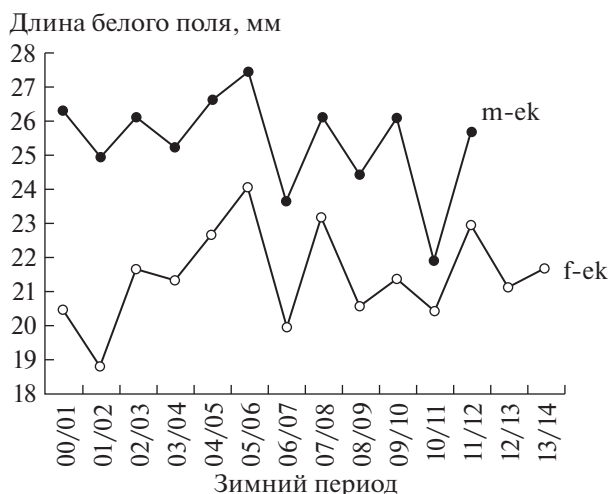


Рис. 3. Динамика размера белого поля у самцов и самок большой синицы г. Екатеринбурга в зимний период. Ряд самцов сдвинут на 2 года назад. Обозначения см. на рис. 1.

Интересно, что, судя по четкому соответствию динамики признака у птиц гг. Екатеринбурга и Асбеста, основной вклад вносят именно синицы Екатеринбурга. Можно предполагать, что численность группировки птиц-резидентов в окрестностях г. Асбеста существенно меньше, чем численность мигрантов. Это может быть обусловлено значительно большей численностью зимующих птиц в окрестностях г. Екатеринбурга, их лучшим выживанием и более успешным последующим размножением.

Как показали недавние исследования [10, 19], в восточных регионах России (Урал, Сибирь) крупные населенные пункты стали местами зимовки и одновременно популяционными центрами вида. Для популяций большой синицы отмечено возрастание степени оседлости и верности участкам зимовки и гнездования, а также сокращение дистанции миграции [10]. Интересно, что, вопреки устоявшемуся представлению о высокой смертности молодых птиц, в крупных городах в условиях искусственной подкормки их выживаемость достигает 85% [19], что, очевидно, должно приводить к существенному локальному росту численности и плотности.

Возникает своеобразное демографическое давление на периферию, т.е. «сток» молодых птиц по градиенту плотности населения. Но не следует исключать также, что наблюдаемая нами картина — лишь небольшой фрагмент неких региональных миграционных процессов, и синицы г. Асбеста также вовлечены в них, и их потомки соответственно перемещаются еще дальше. Выявление этих процессов в популяциях большой синицы — очень перспективная тема будущих исследований.

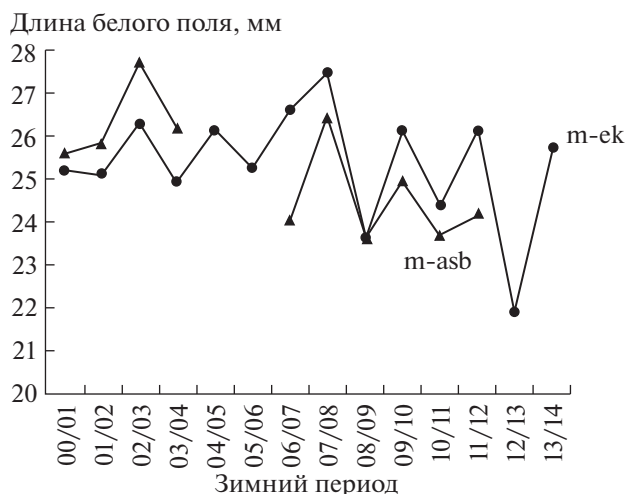


Рис. 4. Динамика размера белого поля у самцов большой синицы гг. Екатеринбург и Асбест в зимний период. Ряд Асбеста сдвинут на 2 года назад. Обозначения см. на рис. 1.

Также особо следует подчеркнуть ведущую роль в этих процессах самок г. Екатеринбурга. Все фенотипические изменения начинаются (или, по крайней мере, впервые фиксируются) именно в этой локальной группе птиц, и затем постепенно и с разным характерным временем распространяются и на самцов г. Екатеринбурга, и на всех птиц г. Асбеста. При этом вкладом остальных групп птиц как будто бы можно пренебречь: размывание фенотипов, если и происходит, то в очень незначительных масштабах и практически не маскирует основную картину соответствия фенотипической динамики. Это нетривиальный результат, требующий дальнейшего изучения и осмысления.

А.В. Яблоков [1] на основе анализа собственных и литературных данных ввел новое понятие — радиус репродуктивной активности, расстояние между местом рождения и местом размножения для 95% особей одного поколения. Это интегральный показатель, в котором отражаются многие существенные генетические и экологические характеристики процессов, происходящих в популяции. Полученные нами результаты показывают, что радиус репродуктивной активности у самок и самок больших синиц может быть различным: у самок он оказывается не менее 60 км, а у самцов — примерно вдвое меньше. Однако следует иметь в виду, что он может различаться, во-первых, в разных частях популяции и, во-вторых, в разных направлениях. Так, для больших синиц показано, что при осенней миграции преобладающими направлениями являются южные [15].

Таким образом, многолетние исследования динамики фенотипического признака у больших синиц выявили картину масштабных процессов, протекающих в природных популяциях: направ-

Длина белого поля на 6 рулевых у большой синицы в гг. Екатеринбург и Асбест (n – количество измеренных сторон)

Зимний период, гг.	Самцы			Самки		
	n	$M \pm m$	lim	n	$M \pm m$	lim
г. Екатеринбург						
2000/01	33	25.18 ± 1.19	8–41	18	20.50 ± 2.17	0–30
2001/02	54	25.07 ± 1.14	7–40	37	18.78 ± 1.58	3–33
2002/03	84	26.26 ± 0.80	6–43	47	21.67 ± 1.16	5–35
2003/04	46	24.94 ± 1.26	5–40	37	21.30 ± 0.93	7–30
2004/05	48	26.13 ± 1.23	4–40	40	22.66 ± 0.97	5–32
2005/06	50	25.24 ± 1.01	5–39	40	24.02 ± 1.01	5–34
2006/07	50	26.58 ± 1.18	10–41	55	19.95 ± 1.26	4–37
2007/08	54	27.44 ± 0.95	5–37	63	23.15 ± 0.83	4–32
2008/09	59	23.63 ± 1.06	6–36	55	20.50 ± 0.90	4–33
2009/10	64	26.08 ± 0.69	11–40	52	21.39 ± 1.11	5–36
2010/11	94	24.38 ± 0.80	6–41	68	20.46 ± 0.95	4–34
2011/12	71	26.11 ± 0.85	5–39	72	22.90 ± 0.85	3–36
2012/13	74	21.92 ± 1.03	6–47	66	21.15 ± 0.95	4–37
2013/14	70	25.69 ± 1.08	3–41	92	21.69 ± 0.74	3–36
г. Асбест						
2000/01						
2001/02	88	26.28 ± 0.75	11–43	98	23.19 ± 0.69	5–39
2002/03	133	25.58 ± 0.63	6–41	130	19.74 ± 0.68	1–40
2003/04	114	25.81 ± 0.68	7–38	123	23.22 ± 0.71	5–40
2004/05	68	27.66 ± 0.89	10–43	62	22.05 ± 0.91	5–37
2005/06	77	26.17 ± 0.81	5–40	92	22.86 ± 0.69	6–35
2006/07	–	–	–	–	–	–
2007/08	–	–	–	–	–	–
2008/09	74	24.04 ± 0.80	10–37	60	23.52 ± 1.10	3–37
2009/10	59	26.45 ± 0.87	6–37	41	21.05 ± 1.16	5–36
2010/11	90	23.64 ± 0.76	4–37	63	21.93 ± 0.87	4–34
2011/12	128	24.96 ± 0.67	2–43	101	20.00 ± 0.77	5–35
2012/13	84	23.70 ± 0.84	3–44	58	22.66 ± 1.08	2–32
2013/14	67	24.19 ± 0.90	5–48	29	22.77 ± 1.40	4–35

ления, векторы миграционного потока, скорость распространения фенотипических изменений (**фенотипических волн**). На наш взгляд, появляется принципиальная возможность оценивать информационный поток между разными частями популяции, что имеет большое значение для изучения процессов микроэволюции. В целом изучение фенотипической изменчивости открывает широкие перспективы в исследованиях природных популяций, при должной постановке работы позволяющее сравнительно простыми методами получать ответы на широкий круг сложнейших вопросов популяционной экологии, вовлекая в эти исследования объекты живой природы, ранее

недоступные для изучения в силу особенностей их биологии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Яблоков А.В. Популяционная биология. М.: Высш. школа, 1987. 303 с.
2. Данилов Н.Н. Популяционная структура видов у птиц // Экология. 1983. № 3. С. 12–17.
3. Серебровский А.С. Геногеография и генофонд сельскохозяйственных животных СССР // Науч. слово. 1928. № 9. С. 3–22.
4. Береговой В.Н. Проблема подвида и популяции полиморфных видов // Журн. общ. биол. 1967. Т. 28. № 1. С. 50–63.

5. Волчанецкий И.Б. К изучению географической изменчивости рисунка и окраски оперения птиц // Проблемы эволюции. Т. 2. Новосибирск: Наука, 1972. С. 198–211.
6. Корякин А.С., Краснов Ю.В., Татаринкова И.П., Шкляревич Ф.И. О популяционной структуре обыкновенной гаги *Somateria mollissima* на Северо-Западе СССР // Зоол. журн. 1982. Т. 61. № 7. С. 1107–1110.
7. Лихацкий Ю.П. Оценка фенетических отношений пространственных группировок у птиц по элементам рисунка рулевых перьев (на примере *Parus major*) // Экология. 1986. № 6. С. 125–131.
8. Лихацкий Ю.П. Опыт фенетического исследования птиц (на примере некоторых воробьиных) // Фенетика природных популяций. М.: Наука, 1988. С. 132–140.
9. Карташов Н.Н. Систематика птиц. М.: Высш. школа, 1974. 362 с.
10. Гашков С.И. Биология большой синицы *Parus major* L. южной тайги Западной Сибири: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 2007. 24 с.
11. Тихомирова А.В. Сравнительная характеристика фенетических признаков популяций большой синицы различных районов г. Москвы // Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии: Мат-лы XI орнитол. конф. Казань: Изд-во “Матбугат йорты”, 2001. С. 592–593.
12. Васильев А.Г. Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии. Екатеринбург: Изд-во “Академкнига”, 2005. 640 с.
13. Васильев А.Г., Васильева И.А., Большаков В.Н. Эволюционно-экологический анализ устойчивости популяционной структуры вида (хроно-географический подход). Екатеринбург: “Екатеринбург”, 2000. 132 с.
14. Астауров Б.Л. Наследственность и развитие. М.: Наука, 1974. 360 с.
15. Носков Г.А., Смирнов О.П. Некоторые особенности территориального поведения и миграции большой синицы *Parus major* и их адаптивное значение // Мат-лы 9-й Прибалтийской орнитол. конф. Вильнюс, 1976. С. 191–194.
16. Полуда А.М. Особенности миграционных перемещений большой синицы, *Parus major*, в районе Киевского водохранилища // Вестник зоологии. 2010. Т. 44. № 2. С. 125–136.
17. Головань В.И. О весенней миграции большой синицы *Parus major* в юго-восточном Приладожье // 2-я Всесоюзная конф. по миграциям птиц: Тез. сообщ. Алма-Ата, 1978. Т. 2. С. 39–40.
18. Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 597 с.
19. Гашков С.И. Оценка выживаемости и связи с территорией томской популяции большой синицы (*Parus major* L.) в период зимней оседлости и предбрачной миграции // Энергетика и годовые циклы птиц: Мат-лы конф. памяти В.Р. Дольника. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2015. С. 98–108.