

УДК 57.084.2:(598.288.6+598.274.12)(571.54)

**ОПЫТ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОГО ИЗУЧЕНИЯ
ДИСКРИМИНАЦИОННОГО ПОВЕДЕНИЯ ПЕНОЧКИ-ЗАРНИЧКИ
PHYLLOSCOPUS INORNATUS ПРИ ГНЕЗДОВОМ ПАРАЗИТИЗМЕ
ГЛУХОЙ КУКУШКИ *CUCULUS (SATURATUS) OPTATUS***

© 2016 г. С. Г. Мещерягина*, М. Г. Головатин*, Г. Н. Бачурин**

*Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202
e-mail: golovatin@ipae.uran.ru

**Научно-практический центр биоразнообразия
623850 Свердловская обл., Ирбит, ул. Мира, 56
e-mail: ur.bagenik@mail.ru

Поступила в редакцию 19.06.2015 г.

Ключевые слова: гнездовой паразитизм, пеночка-зарничка, глухая кукушка, размер инородного яйца, дискриминационное поведение.

DOI: 10.7868/S036705971601008X

При гнездовом паразитизме соответствие по внешнему виду и размерам яиц паразита и вида-хозяина имеет важное значение. В этой связи уменьшение размера яиц у кукушек *Cuculus* sp. рассматривается как одно из наиболее существенных приспособлений к облигатному гнездовому паразитизму на птицах небольшого размера (Payne, 1974; Krüger, Davies, 2002, 2004; Нумеров, 2003; Krüger, 2007). В свою очередь у птиц-“воспитателей” возникают защитные адаптации, из которых наиболее распространенной является дискриминационное поведение по отношению к подложенным яйцам. Основными стимулами к нему служат отличия в окраске и размерах чужеродных яиц от собственных (Davies, Brooke, 1988; Нумеров, 2003). Яйца кукушек, как правило, несколько крупнее яиц их видов-воспитателей, что имеет определенные преимущества для выживания птенца (Alvarez, 1999; Нумеров, 2003; Krüger, Davies, 2004). Возникает вопрос – насколько должны отличаться по размеру чужеродные яйца у птиц, подверженных гнездовому паразитизму, чтобы возникла устойчивая реакция их отклонения, и, с другой стороны, насколько яйца гнездового паразита соответствуют этой пороговой величине?

Негативная реакция на более крупные яйца кукушки должна особенно отчетливо проявляться у таких небольших птиц, как пеночки. Известным гнездовым паразитом, специализирующимся на них, является глухая кукушка *Cuculus (saturatus) optatus* Gould, 1845 (Мальчевский, 1987; Нечаев, 1993; Балацкий, Бачурин, 1999; Нумеров, 2003). Эксперименты с пеночкой-зарничкой

Phylloscopus (inornatus) humei (W.E. Brooks, 1878) показали, что отклонение чужеродных яиц у нее возникало только при появлении относительных различий яиц в кладке, а в случае, когда все яйца были сходного размера – независимо от того, крупные они или мелкие, отклонения не происходило (Marchetti, 2000). Задача нашей работы заключалась в выяснении пороговой величины в размере инородных яиц у зарнички *Phylloscopus (inornatus) inornatus* (Blyth, 1842), за пределами которой возникала устойчивая реакция их отклонения.

Полевой эксперимент по подкладыванию модельных яиц разного размера в гнезда этого вида был выполнен на западном макросклоне Баргузинского хребта (54°21' N, 109°47' E) в период размножения птиц в июне–июле 2012–2013 гг. Изучаемая популяция зарнички эксплуатируется глухой кукушкой более 30 лет (Ананин, 2006).

В отличие от экспериментов по подкладыванию искусственных предметов, имитирующих яйца (Alvarez, 2000; Marchetti, 2000), или подкрашенных яиц (Stokke et al., 2010) мы использовали в качестве модельных натуральные ненасиженные яйца мелких попугаев: волнистого попугайчика (*Melopsittacus undulatus* Shaw, 1805) ($n = 11$), розовошекого неразлучника (*Agapornis roseicollis* Vieillot, 1818) ($n = 1$) и кореллы (*Nymphicus hollandicus* Kerr, 1792) ($n = 1$). Цвет их чисто-белый, сходный с окраской фона яиц зарнички и глухой кукушки. Вместе с яйцами глухой кукушки, обнаруженными в исследуемой популяции зарнички ($n = 21$), они образовывали непрерывный размерный ряд (табл. 1).

Таблица 1. Размерные характеристики обнаруженных в гнездах зарнички яиц глухой кукушки и модельных

Вид	Размеры яиц, мм \pm SE		n
	длина	диаметр	
Глухая кукушка	18.27 \pm 0.21	12.87 \pm 0.06	21
Волнистый попугайчик	18.59 \pm 0.22	14.92 \pm 0.09*	11
Розовощекий неразлучник	19.70*	16.53*	1
Корелла	23.36*	17.60*	1

* Наличие значимых различий с яйцами глухой кукушки ($p < 0.05$).

Яйца измеряли с помощью штангенциркуля с цифровым отчетным устройством при разрешении 0.01 мм. При сравнении размеров яиц рассчитывали разницу: А – между диаметром инородного яйца и средним диаметром яиц в кладке зарнички в экспериментальном гнезде (рис. 1); Б – между средней длиной яиц в кладке зарнички и диаметром инородного яйца. Так как яйца воробьиных птиц редко принимают вертикальное положение, которое к тому же является неустойчивым и кратковременным, второй показатель рассматривали как дополнительный, используя в качестве основного показатель А.

Подкладывание яиц в каждое отдельное гнездо зарнички производили только один раз, во второй половине дня. Модельное яйцо обменивали на яйцо хозяина, при этом использовали однотипный способ его размещения – горизонтально. Продолжительность нахождения модельного яйца в гнезде составляла не менее двух суток. Яйца подкладывали в кладки преимущественно на ранних стадиях инкубации (0–1 сутки – 12 яиц, 3–6 суток – 5 яиц, 8–9 суток – 3 яйца), что соответствовало

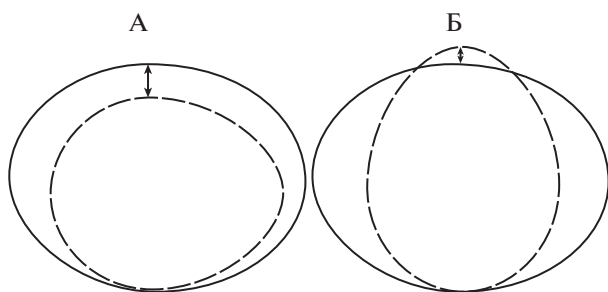


Рис. 1. Показатели размерных различий модельных яиц и средних размеров яиц в гнезде хозяина.

естественной ситуации: кукушки стремятся подкладывать яйца либо в процессе откладывания яиц хозяевами, либо в начале насиживания. Перед подкладкой модельные яйца согревали до температуры, примерно равной инкубируемой кладки. Результат эксперимента оценивали ежедневно.

Всего было сделано 20 экспериментальных подкладок. Кроме того, в анализ включили 13 обнаруженных случаев подкладывания яиц глухой кукушкой. При наличии в кладке двух яиц кукушек ($n = 2$) в случае их принятия зарничкой учитывали размер только самого крупного яйца, в случае отклонения – размер обоих яиц. В итоге в работе рассматриваются 33 случая присутствия инородного яйца в гнездах пеночек-зарничек.

Инородное яйцо считали принятым, если продолжались дальнейшая откладка яиц или насиживание. О продолжении насиживания свидетельствовало как непосредственное наличие самки в гнезде, так и перемещение яиц в кладку, при котором они были теплыми и сухими. Яйцо считали отклоненным, если наблюдали удаление (выкатывание) инородного яйца из гнезда или оставление всей кладки. Признаками оставления кладки считали холодные и мокрые яйца (при этом положение инородного яйца в лотке совсем не менялось или менялось незначительно), исчезновение пары с гнездового участка, откладку очередного яйца вне лотка гнезда. Исчезновение инородного яйца при сохранившейся кладке хозяина ($n = 2$) можно было интерпретировать двояко: и как результат “возможной дискриминации”, и как выборочное разорение гнезда, например бурундуком. При полном исчезновении яиц, включая инородное, и видимых повреждениях гнезда его считали разоренным ($n = 2$). Случаи разорения гнезда и “возможной дискриминации” исключали из анализа.

Статистическую обработку результатов проводили методами непараметрической статистики: критерий знаков и точный критерий Фишера.

Характер реакции зарнички на подложенные модельные и обнаруженные яйца глухой кукушки представлен в табл. 2 и на рис. 2. Устойчивая реакция отклонения (критерий знаков $p < 0.05$; точный критерий Фишера, $p = 0.0078$) возникла в том случае, когда инородные яйца по диаметру превосходили собственные более чем на 3.75 мм (показатель А), хотя в отдельных случаях птицы принимали яйца, диаметр которых отличался от их собственных даже на 4.3 мм. Второй показатель оказался не информативным.

Обнаруженные яйца глухой кукушки превышали яйца зарнички по диаметру в среднем на 2.11 мм \pm 0.15 SE, максимально на 3.47 мм. Различия с предельной величиной (3.75) соответствен-

Таблица 2. Характер реакции зарнички на подкладку модельных яиц в эксперименте и на обнаруженные в ее гнездах яйца глухой кукушки

Характер реакции		Яйца глухой кукушки	Модельные яйца	Итого
Принятие		9	6	15
Отклонение	Оставление всей кладки	3	10	13
	Удаление яйца	1	—	1
Возможная дискриминация		—	2	2
Разорение гнезда		—	2	2
Итого		13	20	

но 1.64 и 0.28 мм. Диаметр яиц в изучаемой популяции зарнички равен в среднем $10.96 \text{ мм} \pm 0.35 \text{ SD}$ ($n = 407$). Соответственно расчетный пороговый размер для чужеродных яиц, выше которого у зарнички, как правило, возникает дискриминационное поведение, составляет $14.71 \text{ мм} \pm 0.35 \text{ SD}$. Средний размер яиц кукушки (12.87 мм — см. табл. 1) был меньше этой величины на 1.84 мм. В целом по ареалу диаметр яиц глухой кукушки варьирует в пределах 12.6–14.8 мм при среднем значении 13.7 мм ($n = 32$) (Балацкий, 1994, 1998), что отличается от пороговой величины на 0.1–2.1 мм в среднем на 1 мм. Столь небольшие отличия указывают на то, что размер яиц глухой кукушки нахо-

дится очень близко к пределу, за которым начинается устойчивое отторжение со стороны зарнички как вида-хозяина. Дальнейшее уменьшение размера яйца у кукушки в качестве адаптивного выхода из ситуации может быть ограничено: как отмечает А.Д. Нумеров (2003), размер яйца кукушки — результат некоторого компромисса между избеганием дискриминационного поведения вида-воспитателя и необходимостью обеспечить преимущества птенца кукушки при вылуплении и дальнейшем выживании.

Работа выполнена при поддержке Программы Президиума УрО РАН № 15-12-4-28.

Авторы выражают искреннюю признательность за помощь в работе А.А. Ананину и И.Ф. Вурдовой.

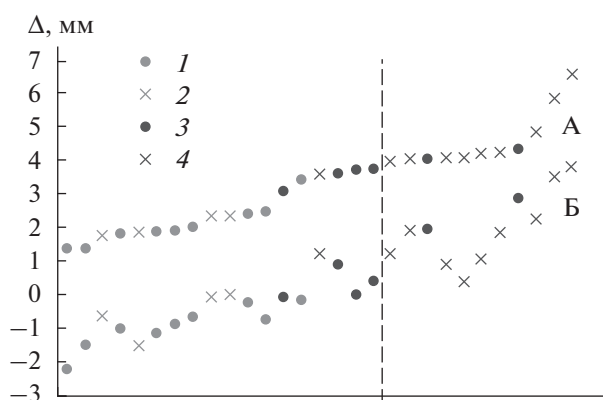


Рис. 2. Характер реакции птенца-зарнички на инородные яйца в зависимости от их размерных отличий от собственных яиц (Δ , мм): А — разница диаметров, Б — разница между диаметром инородного яйца и средней длиной яйца зарнички в кладке; 1 — принятие яйца глухой кукушки, 2 — отклонение яйца глухой кукушки, 3 — принятие модельного яйца, 4 — отклонение модельного яйца.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ананин А.А. Птицы Баргузинского заповедника. Улан-Удэ: Изд-во Бурят. гос. ун-та, 2006. 276 с.
- Балацкий Н.Н. К определению яиц кукушек (Cuculidae) Палеарктики // Современная орнитология 1992. М., 1994. С. 31–46.
- Балацкий Н.Н. Ооморфологические характеристики глухой кукушки *Cuculus saturatus* в Северной Азии // Актуальные проблемы оологии: Мат-лы II межд. конф. стран СНГ. Липецк: ЛГПИ, 1998. С. 21–22.
- Балацкий Н.Н., Бачурин Г.Н. Кукушки Западной Сибири и сопредельных территорий // Беркут. 1999. Т. 8. Вып. 2. С. 172–182.
- Мальчевский А.С. Кукушка и ее воспитатели. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1987. 264 с.
- Нечаев В.А. Глухая кукушка *Cuculus saturatus* Blyth, 1843 // Птицы России и сопредельных регионов: Рябкообразные — Совообразные. М.: Наука, 1993. С. 225–236.

- Нумеров А.Д. Межвидовой и внутривидовой гнездовой паразитизм у птиц. Воронеж: ФГУП ИПФ "Воронеж", 2003. 617 с.
- Alvarez F. Attractive non-mimetic stimuli in cuckoo *Cuculus canorus* eggs // *Ibis*. 1999. V. 141. P. 142–144.
- Alvarez F. Response to Common Cuckoo *Cuculus canorus* model egg size by a parasitized population of Rufous Bush Chat *Cercotrichas galactotes* // *Ibis*. 2000. V. 142. P. 683–686.
- Davies N.B., Brooke M. de L. Cuckoos versus reed warblers: adaptations and counter-adaptations // *Animal Behaviour*. 1988. V. 36. P. 262–284.
- Krüger O. Cuckoos, cowbirds and hosts: adaptations, trade-offs and constraints // *Philosophical transactions of the Royal society*. B. 2007. № 362. P. 1873–1886.
- Krüger O., Davies N.B. The evolution of cuckoo parasitism: a comparative analysis // *Proceedings of the Royal Society. Series B*. 2002. № 269. P. 375–381.
- Krüger O., Davies N.B. The evolution of egg size in the brood parasitic cuckoos // *Behavioral Ecology*. 2004. V. 15. P. 210–218.
- Marchetti K. Egg rejection in a passerine bird: size does matter // *Animal Behaviour*. 2000. № 59. P. 877–883.
- Payne R.B. The evolution of clutch size and reproductive rates in parasitic cuckoos // *Evolution*. 1974. № 28. P. 169–181.
- Stokke B.G., Polačiková L., Dyrcež A. et al. Responses of Reed Warblers *Acrocephalus scirpaceus* to non-mimetic eggs of different sizes in a nest parasitism experiment // *Acta Ornithologica*. 2010. V. 45. № 1. P. 98–104.