

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ИНДИВИДУАЛЬНОГО БРАЧНОГО НАРЯДА У САМЦОВ БЕЛЫХ КУРОПАТОК *LAGOPUS LAGOPUS*

В.В.Тарасов, А.В.Гилев

Институт экологии растений и животных Уральского отделения Российской Академии наук, ул. 8 Марта, 202,
Екатеринбург, 620219, Россия

Поступила в редакцию 27 января 1995

Tarasov V.V., Gilev A.V. 1995. Individually variable colour patterns in males of the willow ptarmigan *Lagopus lagopus* in breeding plumage// Russ. J. Ornithol. 4(1/2): 13-17.

In 1989-1993, we conducted investigations of individually marked willow ptarmigans *Lagopus lagopus* on the North of Yamal peninsula ($71^{\circ}04' N$) where we made pictures of males in breeding plumage. We coupled pictures of the same and different males for two consecutive seasons and compared them to each other. Males showed $46 \pm 5\%$ (SE) similarities to themselves in preceding season, whereas $22 \pm 1\%$ similarities to different birds. Males keep on the average close to a half of their individual features in breeding plumage next year, but bear similarities rather to themselves than different males. Nevertheless, drawings do not permit to recognize with assurance all birds personally next year. The colour pattern preserving and pigmentation rate appeared to be dependent on mean date of egg-laying beginning as index of date spring setting in ($r = 0.93$ and $r = 0.69$ correspondingly). We suggest that breeding plumage in the population is reproduced within random deviations of its development estimated as unlikeness index for both sides of the same bird (mean $46 \pm 4\%$). Environmental influence been estimated as the difference between average likeness index for left and right sides of the same male in present season and that for colour patterns of the same bird in present and previous seasons is perceptible in the years with unfavourable weather conditions (like extremely late spring) only.

*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of Russian Academy of Sciences,
8 March Str., 202, Ekaterinburg, 620219, Russia*

Изучение изменчивости окраски у животных дает большие возможности для решения широкого круга биологических вопросов: от выявления границ популяций и внутрипопуляционных группировок различного уровня до персонального опознавания особей и групп родственных особей на протяжении их жизненного цикла. Последний аспект немаловажен и для орнитологических исследований, поскольку может существенно дополнить индивидуальное мечение птиц. Одна из наиболее интересных работ в этом направлении была выполнена П. и Д. Скоттами в конце 1970-х гг., в результате которой по комплексам дискретных вариаций окраски и формы клюва у малых лебедей *Cygnus bewickii* действительно оказалось возможным опознавать птиц индивидуально (Яблков, Ларина 1985).

Изучая экологию белой куропатки *Lagopus lagopus*, мы обратили внимание на существование индивидуальных особенностей в брачном наряде самцов. Как известно, этот наряд характеризуется шоколадно-коричневым оперением головы, шеи и верха

руди, резко контрастирующим с белым оперением всего туловища (Потапов 1985). Однако уже при весенней линьке на белом фоне тела у большинства самцов появляются темные коричневые перья того же цвета, что и на голове и шее. Эти перья хорошо отличаются по окраске от вырастающих значительно позднее охристо-бурых летних перьев. Они образуют темные пятна или пестрины, разбросанные без видимого порядка, что позволяет при некотором навыке распознавать самцов персонально.

Нашей задачей было выяснить: нет ли в расположении темных пятен какой-либо закономерности; сохраняется ли количество, размеры и расположение этих пятен на будущий год; меняется ли индивидуальная окраска птиц с возрастом и, наконец, можно ли узнавать самцов по индивидуальному рисунку оперения на следующий год.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

С 1989 по 1993 гг. на стационаре "Яйбари" на юге подзоны арктических тундр

п-ова Ямал ($71^{\circ}04'$ с.ш.) проводили исследования экологии белой куропатки с применением индивидуального мечения птиц цветными кольцами. Часть птиц гнездились на контрольном участке несколько сезонов подряд, и это позволило проследить изменения брачного наряда самцов в течение их жизни.

Рисунки самцов в брачном оперении выполняли в природе с расстояния до 30-40 м, наблюдая за птицами в бинокль. Расположение пятен наносили на заранее подготовленные шаблоны с изображением профиля птицы (см. рисунок). По возможности мы зарисовывали каждую птицу несколько раз в разные дни. Рисунки выполняли в первой половине периода инкубации (примерно во второй-третьей декадах июня), когда у самцов полностью завершалась весенняя линька и наступала пауза до начала летней линьки.

Вернувшихся через год самцов, которых распознавали индивидуально по цветным кольцам, снова зарисовывали для сравнения с их изображениями в предыдущем сезоне. Для оценки степени сходства использовали показатель общности Жаккара, который выражали в процентах:

$$I_J = [a/(a + b + c)] \times 100\%,$$

где a — число совпадающих пятен, b — число пятен, имеющихся только на первом рисунке, c — число пятен, имеющихся только на втором рисунке.

По рекомендациям Б.Л.Астаурова (1974), окраску левой и правой сторон рассматривали как независимые признаки. Всего для анализа использовали 30 "портретов" (60 рисунков обеих сторон) 11 самцов. В расчеты были включены все темные пятна на теле, а также крупные белые пятна на груди и шее, т.е. признаки, явно отличающиеся от "нормальной" весенней окраски самцов. При идентификации конкретных пятен учитывали их размеры, возможность смешения и некоторые погрешности при рисовании.

Поэтому при сравнении мы допускали, что если расстояние между местоположением участка темных перьев на сравниваемых рисунках меньше удвоенного размера самого пятна, то это одно и то же пятно. Таким способом мы оценивали, насколько похожи самцы на свои собственные прошлогодние "портреты", а также на изображения других самцов (тоже в предыдущем году). Для примера укажем, что сходство изображений самца N 4 в 1989 и 1990 гг. (см. рисунок) составило 77%.

С помощью данного показателя мы определяли (по критерию t Стьюдента), остаются ли птицы год спустя похожими на себя или они становятся неразличимыми в общей массе. Таким же способом определяли значение показателя сходства левой и правой сторон птицы (см. таблицу). Степень пигментации рассчитывали как отношение суммарной площади пятен к площади всего белого "в норме" оперения. При расчете средних значений степени пигментации и показателей сходства сторон, чтобы повысить значимость оценок, мы включили еще 34 "портрета" самцов, которые не включены в рисунок. Средние величины приведены с ошибкой репрезентативности (SE).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Как видно из рисунка, окраска самцов белых куропаток в брачном наряде довольно широко варьирует. У большинства птиц часть темного оперения распространяется на спину и кроющие крыльев (реже хвоста) в виде темных пятен различной величины. Степень развития весеннего наряда подвержена значительным индивидуальным колебаниям. Общая площадь пятен (степень пигментации) достигает 10% (самец N 10), у других птиц пятна на туловище могут полностью отсутствовать. Иногда наблюдается даже неполная темная окраска верха груди и шеи (самцы N 7 и N 11). Какой-либо закономерности в расположении пятен не обнаружено.

У многих птиц индивидуальные черты брачного наряда (местоположение и размеры пятен) повторяются на следующий год, что дает основания говорить об определенной устойчивости окраски. Используя описанный способ сравнения, мы получили, что сходство изображений самцов с их прошлогодним внешним видом составляет в среднем $46 \pm 5\%$ (38 пар), а сходство разных самцов между собой в те же сезоны — $22 \pm 1\%$ (270 пар); $t = 4.71$. Такая упрощенная оценка, строго говоря, не позволяет судить об объективной величине индивидуальной изменчивости или сохраняемости окраски на следующий год, однако, по нашему мнению, пригодна для сравнительного изучения внутри- и межпопуляционной изменчивости.

Таким образом, в среднем самцы куропаток остаются год спустя значительно более похожими на себя, чем на других самцов. Однако довольно высокая изменчивость все же не позволяет с уверенностью опознавать их всех персонально.

Средние значения показателей сходства и степени пигментации [$X \pm SE$, % (n)]
и средние сроки начала кладки у белых куропаток в разные годы
The average dates of egg-laying beginning and likeness indices and pigmentation rates [Mean \pm SE, % (n)]
in the willow ptarmigan in different years

Год Year	Сроки начала кладки Dates of laying of the first egg	Сходство с другими в предыдущем году Likeness to other males in preceding year	Сходство с собой в предыдущем году Likeness to themselves in preceding year	Сходство левой и правой сторон тела Left and right sides likeness	Уровень пигментации Pigmentation rate
1989	17.06	—	—	66 \pm 9 (9)	2.5 \pm 0.5 (18)
1990	9.06	26 \pm 4 (60)	47 \pm 11 (10)	50 \pm 9 (14)	1.7 \pm 0.5 (28)
1991	5.06	20 \pm 3 (74)	60 \pm 12 (10)	60 \pm 6 (14)	0.8 \pm 0.6 (28)
1992	24.06	25 \pm 3 (76)	33 \pm 8 (8)	53 \pm 7 (14)	1.9 \pm 0.8 (28)
1993	12.06	18 \pm 3 (60)	43 \pm 10 (10)	45 \pm 11 (13)	1.2 \pm 0.5 (26)
1989-1993	14.06	22 \pm 1 (270)	46 \pm 5 (38)	54 \pm 4 (64)	1.6 \pm 0.1 (128)

Устойчивость воспроизведения рисунка брачного наряда на следующий сезон варьирует как у разных самцов, так и у одного и того же самца в разные годы. Отдельные птицы (NN 5, 9, 10 и 11) весьма полно сохраняли свой облик, и их действительно легко было узнать по прошлогодним "портретам". В других случаях куропатчи оказывались более похожими на какого-либо другого самца в предыдущем году, чем сами на себя.

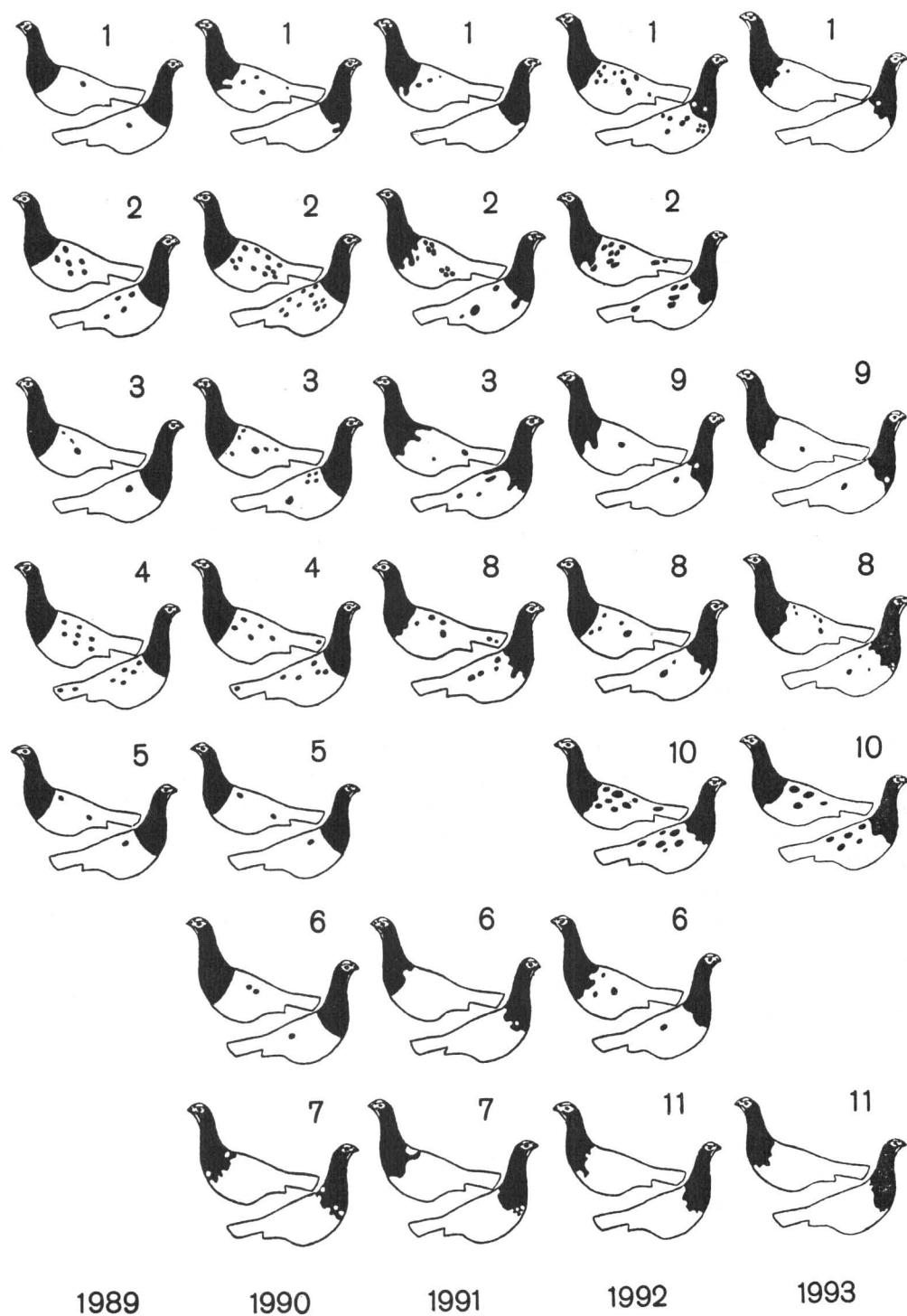
Если отдельные детали рисунка сохранялись и не всегда, то степень пигментации была более устойчива: самцы без пятен чаще оставались таковыми. Изменения индивидуальных особенностей окраски по годам удалось проследить на отрезках времени до 5 лет (самец N 1 — максимальный зарегистрированный возраст белых куропаток в нашей практике). Видно, что эти изменения не проявляют какой-либо возрастной направленности, а устойчивость воспроизведения рисунка может быть непостоянна даже у одной особи в течение жизни.

Сходство самцов с их прошлогодними изображениями было больше в годы с ранней весной и меньше в годы с поздней весной (см. таблицу). Прослеживается отрицательная зависимость показателя сходства от средних сроков начала откладки яиц у белых куропаток (как показателя влияния сроков наступления весны на птиц этого вида): $r = 0.93$. Иными словами, погодные

условия в начале брачного сезона накладывают свой отпечаток на ход весенней линьки и, таким образом, определяют степень сходства самцов с их прошлогодним внешним видом. В годы с поздней весной возникает больше изменений в окраске птиц, в результате чего они становятся меньше похожими сами на себя. Интересно, что самцы, рисунок оперения которых заметно изменился под влиянием затяжной весны 1992 г., вернулись впоследствии к первоначальному облику (самец N 1). В то же время молодые птицы (NN 9, 10, 11), которые появились первый раз в тот год, сохранили свои черты и далее. По годовым колебаниям средних начений степени пигментации видно (см. таблицу), что чем позже наступала весна, тем более пестрыми оказывались самцы ($r = 0.69$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Изменчивость любого признака в природных популяциях обусловливается тремя основными факторами: генотипической разнокачественностью особей, воздействием внешней среды и случайными нарушениями процессов формообразования. Вклад последнего фактора у билатерально симметричных животных можно оценить, определяя различия в проявлении признака на правой и левой сторонах тела. Различия сторон, возникающие на основе одного и



Самцы белых куропаток в брачном наряде в разные годы.

Каждой птице соответствует свой индивидуальный номер.

The "portraits" of the willow ptarmigan males in breeding plumage in different years.

Every bird has its own number

того же генотипа и в одинаковых условиях внешней среды, называют случайными "ошибками" в процессах развития (Захаров 1987). Два других фактора не всегда удается разграничить. Птицы, с их ежегодной сменой оперения, предоставляют нам хорошую возможность выделения компоненты изменчивости, обусловленной влиянием внешней среды, т.к. наряд формируется каждый год в разных условиях.

Как мы отмечали, сходство брачного наряда самца куропатки с прошлогодним составляет в среднем $46 \pm 5\%$. Сходство же рисунков правой и левой сторон — $54 \pm 4\%$ ($n = 64$), различия незначимы ($t = 1.25$). Следовательно, случайная компонента вносит определяющий вклад в изменчивость брачного наряда куропачей от года к году. Особенно отчетливо это видно, если сравнить показатели сходства в разные годы. В 1990, 1991 и 1993 гг. они почти полностью совпадают (см. таблицу). Однако в 1992 г., в год с чрезвычайно поздней весной, средние значения этих показателей довольно сильно различаются ($t = 1.88$), что может свидетельствовать о влиянии среды на развитие брачного наряда.

Средние значения показателей сходства сторон варьируют по годам. Вариации эти не удается однозначно связать со сроками весны. По В.М. Захарову (1987), в неблагоприятных условиях "ошибки" процессов развития случаются чаще. Уровень асимметрии минимален в оптимальных условиях среды и возрастает в неблагоприятных, являясь, таким образом, интегральным показателем качества среды. Если так, то в 1989 г. условия были наиболее благоприятны для куропаток, в 1993 г. — наименее (см. таблицу).

Наши данные показывают, что внешняя среда оказывает двоякое воздействие на развитие брачного наряда куропаток. Во-первых, в определенных условиях могут возрастиать случайные отклонения в развитии признака, но при этом не происходит заметного изменения фенооблика популя-

ции (изменения окраски самцов разнонаправлены). Во-вторых, в случае резких изменений условий среды (как, например, поздней весной 1992 г., последовавшей за ранней весной 1991 г.) может происходить сдвиг фенооблика популяции, характеризующийся определенными направленными изменениями (в нашем случае — увеличением степени пигментации самцов), которые, по-видимому, могут сохраняться в последующие годы.

Итак, мы можем утверждать, что брачный наряд самцов белых куропаток воспроизводится каждый год в пределах случайных отклонений в процессах развития. Влияние внешней среды заметно лишь в явно неблагоприятных погодных условиях, таких как позднее наступление весны. Предложенный нами метод оценки сходства (сходства рисунка в целом) не позволяет, к сожалению, достоверно узнавать всех самцов на следующий год. Вполне возможно, что выделение каких-либо дискретных элементов (фенов) в рисунке даст лучшие результаты. Однако уже сейчас этот метод, мы надеемся, поможет дифференцировать средовую, случайную и генотипическую компоненты в изменчивости окраски покровов птиц, а также, возможно, и других животных с ежегодной линькой.

Авторы выражают глубокую признательность В.К. Рябицеву за оказанную помощь в поле и при работе над рукописью, а также А.Г. Васильеву за ряд ценных советов.

ЛИТЕРАТУРА

- Астауров Б.Л. 1974. Наследственность и развитие. М.: 1-360.
 Захаров В.М. 1987. Асимметрия животных. М.: 1-216.
 Потапов Р.Л. 1985. Отряд Курообразные (*Galliformes*). Семейство Тетеревиные (*Tetraonidae*). Л.: 1-638.
 Яблоков А.В., Ларина Н.И. 1985. Введение в фенетику популяций. Новый подход к изучению природных популяций. М.: 1-159.

♦ Публикация статьи частично оплачена Институтом экологии растений и животных Уральского филиала Российской Академии наук (Екатеринбург)