

УДК 59.087:598.28/29

ИНДИВИДУАЛЬНЫЙ ПОКАЗАТЕЛЬ ИНТЕНСИВНОСТИ ЛИНЬКИ ВОРОБЬИНЫХ ПТИЦ

© 2015 г. О. В. Бурский

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва 119071, Россия

e-mail: obourski@gmail.com

Поступила в редакцию 16.03.2014 г.

Линька птиц – лабильная структура годового цикла, в параметрах которой преломляется приспособление популяции и особи к среде обитания. Изучение линьки, ее экологической обусловленности и эволюционных стратегий тормозится из-за отсутствия надежных показателей, отражающих одновременно скорость и сроки линьки у отдельно взятой особи. Мы предлагаем простой показатель интенсивности линьки, основанный на стандартном описании отловленных птиц. Анализ послебрачной линьки 2478 дроздов 6 видов показал, что суммарная интенсивность замены оперения закономерно возрастает, а затем убывает в соответствии с логистическим распределением во времени. По такой же траектории изменяются затраты ресурсов организма на формирование отдельно взятого пера. Эти два наблюдения позволили по-новому подойти к количественной оценке и выразить ее двумя показателями: индексами продвинутости (стадии) и интенсивности (скорости) линьки каждой пойманной особи. Метод дает возможность судить об индивидуальных сроках и других особенностях линьки без повторного отлова особи. Применение индекса интенсивности позволяет эффективно сравнивать популяции, анализировать динамику линьки в течение сезона, в зависимости от перекрытия с размножением и миграциями. Аналогичные индексы для отдельных участков оперения открывают новые возможности для анализа внутренней структуры линьки как единого физиологического процесса, зависящего от общего ресурса организма под контролем среды обитания.

Ключевые слова: воробьиные птицы, послебрачная линька, интенсивность линьки, методы оценки, дрозды (*Turdus*)

DOI: 10.7868/S0044513415080048

Линька птиц – лабильная структура годового цикла, в параметрах которой преломляется приспособление популяции к среде обитания (Jenni, Winkler, 1994; Noskov et al., 1999). Индивидуальный ход линьки зависит от успешности предыдущей фазы активности, например, размножения. Вместе с тем, обновление оперения – важнейшее условие успешности последующих фаз годового цикла и может оказаться платой за предыдущий успех. По структуре линьки могут сильно различаться как близкие виды, так и популяции одного вида или отдельные особи (Рымкевич и др., 1990; Svensson, Hedenström, 1999; Holmgren et al., 2001; Hall, Tullberg, 2004; de la Hera et al., 2011), что указывает на гибкость и прямую экологическую обусловленность линьки как адаптации (Noskov et al., 1999).

Линька – единый целостный процесс. Его результат – замена оперения, составляющего у мелких птиц до 20–30% сухой массы тела. Энергетические затраты не исчерпываются расходами на синтез веществ, образующих мертвую массу пера. Они поддерживают временные структуры и про-

цессы, обслуживающие линьку: ткани перьевой пульпы и чехла, изменения состава тела, повышение температуры, объема крови, водного обмена, белкового обмена, изменение метаболизма костных тканей, запасаение и распределение дефицитных аминокислот (Murphy, King, 1992). Кроме этого, во время линьки появляются дополнительные косвенные расходы: на компенсацию потери тепла через расширенную сеть периферических сосудов и нарушенный перьевой покров, на неэффективный полет, дополнительное питание и поиск специфических кормов (Jenni, Winkler, 1994). Эти структуры и процессы изучены далеко не полно, но априори ясно, что они представляют собой взаимосвязанный комплекс. Его образование (и расформирование) предполагает определенную последовательность действий и требует не только энергии, но и времени. Линька непременно затрагивает все функции организма, объединенные централизованным обеспечением и регуляцией. Внутренняя согласованность проявляется, например, в порядке смены маховых, а

целостность реакции – в изменении поведения, бюджета времени и энергии (Дольник, 1995).

Изучение линьки направлено как на исследование самого феномена, его внутренней структуры и видовых особенностей, так и на широкие межвидовые сравнения с целью установить экологическую и эволюционную обусловленность стратегий организации годового цикла (Jenni, Winkler, 1994; Noskov et al., 1999). Экологическое изучение линьки, однако, сдерживается сложностью самого феномена, который состоит в нелинейном изменении большого набора относительно самостоятельных признаков, как непрерывных (рост перьев), так и дискретных (выпадение перьев). Линька протекает различно не только у разных видов и популяций, но и в пределах популяции, а также в зависимости от внешних условий и внутреннего состояния организма.

Одна из проблем изучения линьки – трудность определения индивидуальных сроков начала и продолжительности линьки в природе, поскольку особи, пойманные дважды, в начале и в конце линьки, как правило, составляют ничтожную часть выборки и не обеспечивают достаточной значимости оценок (напр., Рымкевич и др., 1990; Zensch, Grahn, 1993). Регрессия дат по стадиям линьки всех обследованных особей (напр., Pimm, 1976; Summers et al., 1983) не решает проблемы, так как в выборке по ранним стадиям часто преобладают особи с поздним началом линьки, а по поздним стадиям – те, кто начал линять еще до проведения наблюдений. В итоге средние даты начала и окончания линьки закономерно сближаются. Включение в анализ птиц, не начавших или уже окончивших линьку (Underhill, Zucchini, 1988 и далее), исправило популяционную оценку параметров, но не добавило надежности индивидуальным оценкам. В зависимости от оборота особей, "линька популяции" в той или иной пропорции объединяет различную продолжительность и сроки линьки отдельных особей с неизвестной предысторией и популяционной принадлежностью.

Для успешного развития исследований линьки, видовых стратегий годового цикла и причин их формирования необходимо изучение индивидуальных тактик – в первую очередь, на основе надежных показателей скорости и сроков линьки каждой особи. Мы попытались найти такие показатели, развивая идею оценки интенсивности линьки по доле линяющего оперения (Haukioja, 1971; Дольник, Гаврилов, 1974; Рымкевич и др., 1987; Murphy, King, 1992; Zensch, Grahn, 1993). Пользуясь выводом о логистическом характере развития линьки (Бурский, 2015), мы ставим задачу разработать метод оценки интенсивности линьки и применить его для определения продолжительности и сроков линьки на доступном примере.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Использованы данные по описанию полной послебрачной линьки 6 видов дроздов, отловленных на стационаре Мирное (62°20' с.ш., 89°00' в.д.) в 1989–2011 гг. 2478 описаний распределились по видам следующим образом: рябинник (*Turdus pilaris*) 389, темнозобый дрозд (*T. ruficollis atrogularis*) 779, певчий дрозд (*T. philomelos*) 93, белобровик (*T. iliacus*) 342, сибирский дрозд (*Zoothera sibirica*) 789, оливковый дрозд (*T. obscurus*) 86.

Допущения и определения

Ход линьки определяется воздействием факторов первого и второго порядка (первичных и вторичных). Первые организуют прохождение линьки: начало, ускорение, кульминацию, замедление и завершение последовательной замены оперения на определенных участках тела. Они инициируют формирование временных поддерживающих структур, таких как кровеносные сосуды и покровные образования. Эти процессы, начавшись, развиваются в автоматическом режиме (по принципу самоорганизации) и проходят до конца. Факторы второго порядка модифицируют течение линьки: тормозят или ускоряют те же процессы, изменяя ход линьки при поступлении внешних сигналов об изменении условий, а в ряде случаев могут сократить или прервать ее на ранних этапах.

Мы предполагаем, что в природной обстановке изменение условий линьки популяции сбалансировано таким образом, что положительные и отрицательные эффекты вторичных факторов в целом уравнивают друг друга. Тогда случайная выборка из популяции должна нести информацию, прежде всего, о воздействии первичных факторов, запускающих автоматические процессы, траектория которых одинакова для всех видов: общие затраты на замену оперения изменяются по логистической кривой (Бурский, 2015). Вписывание линьки в годовой цикл изменяет параметр масштаба этой кривой, либо сокращая длительность линьки за счет увеличения скорости, либо сокращая интенсивность ценой увеличения продолжительности, но не влияет на ее форму.

Процесс линьки в целом можно уподобить поступательному движению. Пользуясь этой аналогией, определим основные понятия для удобства описания. Пройденному пути соответствуют полные *затраты* на линьку – материальные и энергетические ресурсы организма, направляемые на обновление оперения. Они измеряются *продвинутой линькой* (*s*) – частью процесса, осуществляемой к данному моменту. Она аналогична расстоянию от начала пути, выраженному долей (или %) от целого, которое соответствует полным затратам на весь процесс. Таким образом, продви-

нутость линьки — это непрерывный относительный показатель степени сформированности оперения — от 0 в начале линьки до 1 (или 100%) в конце. Продвинутость можно представить также в форме дискретных *стадий*, равных по доле вложенных затрат. Однако в этом случае они не будут равными по длительности, так как путь при неравномерном движении не пропорционален времени.

Периодом линьки особи принято считать отрезок времени между появлением первых и исчезновением последних видимых признаков линьки, которые считаются, соответственно, моментами начала и окончания линьки. Относительное положение между этими моментами можно выразить *индексом времени* (t) в долях единицы. Равные части периода линьки — *этапы* (*интервалы*) — обладают одинаковой продолжительностью и выражают течение времени линьки в относительной и дискретной форме. Проведением контрольных замеров продолжительности линьки можно перевести относительные единицы времени в абсолютные.

Скорость линьки (v) измеряется затратами на формирование оперения в единицу времени, например расходом энергии, приращением массы или продвинутостью за сутки. Если скорость выражена относительными единицами (например, долей от максимума), то уместно говорить об *интенсивности* линьки, которая изменяется пропорционально скорости.

Линька оперения складывается из замены отдельных перьев. Замена пера, проходящая в режиме саморазвития, также должна следовать кривой логистического роста. Если полные затраты и период замены пера приравнять к 1, то в этих относительных координатах логистический график роста пройдет по единственно возможной траектории. Поэтому каждую визуальную различимую фазу развития пера, независимо от его размера, можно ассоциировать с определенной продвинутостью и интенсивностью процесса.

Средняя продвинутость замены всех перьев (взвешенная с учетом их массы) составляет продвинутость линьки. Проблема заключается в том, что развитие нового пера начинается еще до выпадения старого, так что связанные с ним затраты частично скрыты от наблюдения, но становятся явными на последующих фазах роста. Поэтому в начале линьки, когда существенная часть оперения находится в скрытой начальной фазе развития, оценка *видимой* продвинутости линьки немного отстает от *истинной*. Мы описали способ коррекции этой оценки в отдельной работе (Бурский, 2015), где приведена таблица, позволяющая разбить период линьки на интервалы, равные по длительности, и получить истинные значения продвинутости, при которых скорость линьки

имеет логистическое распределение во времени с максимумом в середине процесса.

Средняя (взвешенная) интенсивность роста всех перьев — очевидный показатель скорости линьки, хотя иногда соответствие между ними может показаться неполным. Можно представить, что при одинаковой продолжительности линьки один вид быстро заменяет маховые по одному, а у другого в течение всей линьки на различных фазах роста одновременно находятся три маховых, так что он “демонстрирует” высокую интенсивность линьки без увеличения скорости. Такая возможность, однако, противоречит исследованию Ровера с соавторами (Rower et al., 2009). На представителях различных отрядов птиц, от мелких до самых крупных, они показали аллометрическую связь скорости роста гомологичных перьев с размерами тела. Она ограничена скоростью деления стволовых клеток перьевого фолликула, образующих цилиндрическую зону роста в основании пера. Поскольку величина этих клеток не меняется с размерами тела, скорость роста пера в длину также не превышает определенного предела. В связи с этим возможность варьирования абсолютной скорости роста пера весьма ограничена. Поэтому замена крупного пера требует больше времени, чем мелкого, а ускорение линьки достигается, главным образом, за счет увеличения числа перьев, сменяемых одновременно. Так, у птиц одного размера, меняющих 10 или 3 маховых одновременно, линейная скорость роста не различается (Rower et al., 2009). Следовательно, интенсивность вовлечения массы перьев в линьку должна очень близко соответствовать ее истинной скорости.

Если линька представляет собой целостный процесс, то продвинутость есть однозначная функция скорости и времени. Зная две переменные, мы всегда можем определить третью. На основе допущений о ходе процесса, мы попытаемся разработать метод оценки продвинутости и скорости линьки, который позволит оценить ее сроки по однократному описанию особи.

Описание линьки

При описании замены полетных перьев — маховых и рулевых — мы различали 6 фаз состояния каждого пера: старое, 4 фазы роста (отсутствие пера, “палочка”, “маленькая кисточка” до 2/3 полной длины пера, “большая кисточка”) и новое перо. Сформированность пера на каждой фазе получала предварительную оценку в баллах от 0 до 5 соответственно (Newton, 1966; Evans, 1966; Naukioja, 1971; Дольник, Гаврилов, 1974; Виноградова и др., 1976).

При описании смены покровных перьев выделяли три участка: голову (включая шею), спину (с надхвостьем) и брюхо (включая горло, грудь и бо-

ка). На каждом участке глазомерно оценивали количество старых, растущих и сформированных новых перьев в баллах: нет (0), мало (2), средне (4) или много (6), а при необходимости использовали промежуточные градации (Дольник, Гаврилов, 1974; Виноградова и др., 1976).

Особь, у которых имелись старые и новые маховые, но отсутствовали перья на ранних фазах роста, считались прервавшими линьку. По этой причине 39 описаний исключены из анализа.

Рост пера

По регулярным промерам первостепенных маховых у линяющих весничек Бенш и Гран (Bensch, Grahn, 1993) установили, что скорость роста пера велика уже в момент его появления из-под кожи. С увеличением длины пера скорость изменяется по параболе, с максимумом при достижении $1/3$ от полного размера. Масса растущего пера изменяется пропорционально его линейным размерам (Underhill, Zucchini, 1988; Bensch, Grahn, 1993; Dawson, 2003; Dawson, Newton, 2004), поэтому параболическая зависимость справедлива и для скорости прироста массы. Высокая начальная скорость роста дает основание предполагать, что около $1/4$ процессов синтеза проходит скрытно, до момента появления пера. Скрытые процессы, по-видимому, включают формирование перьевой сумки и сети капилляров (Murphy, King, 1992). Тогда на видимый рост самого пера приходится около $3/4$ общих затрат, которые добавляются по мере увеличения его линейных размеров (рис. 1).

В этом случае закладка и рост пера описываются эмпирической зависимостью

$$v = 4m(1 - s)s,$$

где s – продвинутость формирования пера в долях от полных затрат энергии на обеспечение процесса, $v = ds/dt$ – моментальная скорость роста, выраженная суточным приращением значения s , m – максимальная скорость роста (при $s = 0.5$). Отсюда выводится длительность любого момента развития пера

$$dt/ds = 1/[4m(1 - s)s],$$

что после интегрирования дает соотношение между продвинутостью s и временем развития t , отсчитанным от момента кульминации (рис. 2):

$$t = 1/(4m) \ln[s/(1 - s)]; \quad s = 1/(1 + e^{-4mt}); \\ v = 4m[1/(1 + e^{-4mt}) - 1/(1 + e^{-4mt})^2].$$

Таким образом, рост массы пера описывается “кривой логистического роста” с единственным параметром mt – временем, выраженным в единицах максимального прироста.

В логистической зависимости начало и конец роста определяются асимптотически; так же невозможно определить точный момент начала и конца формирования пера при осмотре птицы. Но период формирования, например, половины

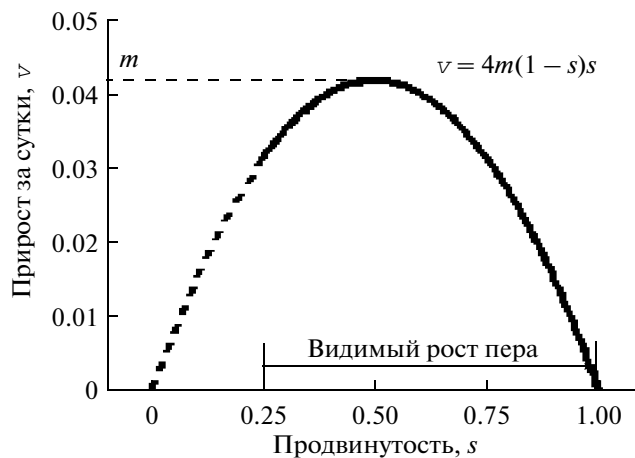


Рис. 1. Суточный прирост махового пера веснички в долях от общих затрат на его формирование (по данным Bensch, Grahn, 1993). Скрытые затраты изображены пунктиром.

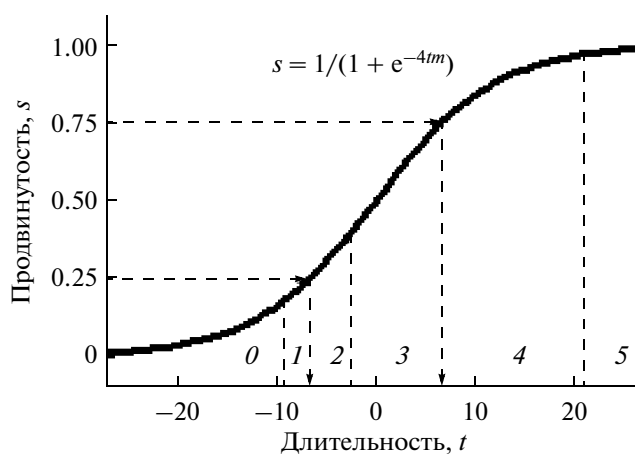


Рис. 2. Кумулятивные затраты на синтез пера соответствуют кривой логистического роста. По абсциссе – длительность смены пера (дни) для веснички (при $m = 1/24$ от полных затрат в день). Стрелки показывают способ определения длительности фаз (обозначены цифрами как в табл. 1).

массы – от $1/4$ до $3/4$ – имеет определенные границы и продолжительность: так, у маховых перьев веснички он продолжается около 13 суток. Максимальная скорость роста m может быть различной у разных перьев, видов птиц и в зависимости от условий линьки. Изменение m , однако, не влияет на форму зависимости, а лишь изменяет масштаб оси времени t , т.е. вызывает обратно-пропорциональное изменение длительности фаз и продолжительности роста в целом. Следовательно, если максимальную скорость увеличить на 10%, то формирование всего пера и любой его части потребует на 10% меньше времени.

Таблица 1. Встречаемость фаз замены пера (n_i) на примере 6-го первостепенного махового (М6) темнозобого дрозда, с расчетом границ видимых фаз (i) по времени (t_i) и продвинутости (s_i), а также средней интенсивности роста пера (v_i)

Показатель	Число птиц в выборке с фазами замены М6:							Встречаемость на 100 линяющих с фазами замены М6:					
	0	1	2	3	4	5	всего	0	1	2	3	4	5
Этап 1	120	0	0	0	0	0	120	100.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Этап 2	137	1	0	0	0	0	138	99.3	0.7	0.0	0.0	0.0	0.0
Этап 3	41	28	16	0	0	0	85	48.2	32.9	18.8	0.0	0.0	0.0
Этап 4	1	2	26	18	0	0	47	2.1	4.3	55.3	38.3	0.0	0.0
Этап 5	0	0	0	45	11	0	56	0.0	0.0	0.0	80.4	19.6	0.0
Этап 6	0	0	0	5	32	1	38	0.0	0.0	0.0	13.2	84.2	2.6
Этап 7	0	0	0	0	14	2	16	0.0	0.0	0.0	0.0	87.5	12.5
Этап 8	0	0	0	0	12	19	31	0.0	0.0	0.0	0.0	38.7	61.3
Этап 9	0	0	0	0	1	63	64	0.0	0.0	0.0	0.0	1.6	98.4
Этап 10	0	0	0	0	0	74	74	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	100.0
Всего n_i	299	31	42	68	70	159	669		37.9	74.1	131.8	231.6	
Верхняя граница	t_i							-0.376	-0.275	0.077	0.275	0.893	
	s_i							0.182	0.250	0.424	0.750	0.973	
Середина интервала	t_i								-0.325	-0.176	0.099	0.584	
	s_i								0.214	0.331	0.598	0.912	
Интенсивность v_i									0.673	0.878	0.928	0.360	

Длительность фаз роста

Временные границы наблюдаемых фаз можно определить из расчета, что длительность фаз пропорциональна их встречаемости у птиц при массовом отлове во время линьки. Для этого из собственных данных мы отобрали 669 описаний линьки темнозобого дрозда как наиболее представительного вида и рассмотрели встречаемость фаз роста первостепенных маховых у отловленных птиц по этапам линьки, равная длительность которых определялась по состоянию оперения.

Согласно методике Блюменталь и Дольника (Блюменталь, Дольник, 1966), равной длительностью обладают стадии линьки взрослой птицы, соответствующие интервалам между выпадением первостепенных маховых. Их принято нумеровать числом выпавших первостепенных: 1, 2, 3 и т.д. В то же время была предложена непрерывная шкала обновления первостепенных маховых (Newton, 1966; Evans, 1966). Если оценивать сформированность каждого нового первостепенного баллами от 0 до 5 (см. выше), а общую продвинутость – суммой баллов по 9 крупным перьям (от 0 до 45), то накопленная сумма баллов (в долях от максимальной) пропорциональна времени. Разделив эту шкалу на равные отрезки, можно выделить этапы равной длительности, удобные для анализа.

На видах с различной формой крыла было показано (Underhill, Zuccini, 1988; Dawson, 2003; Dawson, Newton, 2004; Serra, Underhill, 2006), что поправка на различие перьев по массе улучшает шкалу и делает ее более универсальной, по крайней мере, за вычетом краевых этапов. По аналогии с описанными примерами (Dawson, Newton, 2004; Serra, Underhill, 2006), мы определили соотношение длины и массы первостепенных у дроздов на основе измерений формулы крыла (наши данные) и оценили вклад каждого пера по массе. Различия вкладов оказались существенными: от 0.086 у 10-го до 0.141 у 3-го махового пера темнозобого дрозда. Поэтому мы ввели поправку на их массу для уточнения шкалы, после чего выделили 10 этапов линьки.

Данные о числе птиц, пойманных во время прохождения каждого этапа линьки, поместили в таблицу (табл. 1) в соответствии с фазой (от 0 до 5) замены отдельного взятого пера. Чтобы преодолеть неравную вероятность поимки птиц на разных этапах, рассчитали представленность каждой фазы для 100 особей, проходящих последовательные этапы линьки. Теперь суммарная встречаемость фаз роста в постоянной группе особей на протяжении всей линьки должна пропорционально отражать длительность существования фаз.

Обозначим суммарную встречаемость на i -й фазе роста n_i . Произвольно примем максимальную скорость роста $m = 1$. Тогда $s = 1/(1 + e^{-4t})$, откуда $t = \frac{1}{4} \ln[s/(1 - s)]$. Известно, что продвинуто-сть на верхней границе фаз 1 и 3 соответствует $s_1 = 0.25$ и $s_3 = 0.75$, что дает возможность определить координаты времени $t_1 = -0.2747$ и $t_3 = 0.2747$ (см. рис. 2). Верхнюю границу других фаз определяем из простой пропорции:

$$t_0 = t_1 / [(n_2 + n_3)/2] [(n_2 + n_3)/2 + n_1],$$

$$t_2 = t_1 / [(n_2 + n_3)/2] [(n_2 + n_3)/2 - n_2],$$

$$t_4 = t_3 / [(n_2 + n_3)/2] [(n_2 + n_3)/2 + n_4].$$

Подставив значения t_i в уравнение логистического роста, найдем недостающие значения продвинуто-сти s_i для границ и середин продолжительности каждой фазы роста. Наконец, делением интервала продвинуто-сти на интервал времени получим среднюю интенсивность роста: относительную скорость прироста v_i в долях от произвольной максимальной скорости m .

Полученные оценки наглядно изображены на дифференцированном графике логистического роста, показывающем изменения интенсивности роста во времени (рис. 3). На нем обе координаты выражены относительными единицами, не зависящими от m : по оси ординат — долями от максимальной скорости роста, а по оси абсцисс — периодами, необходимыми на формирование пера с максимальной скоростью. Поэтому полученные соотношения длительности, интенсивности и фаз роста пера применимы для широких сравнений, не требующих знания абсолютной скорости роста.

Согласно этим расчетам, около 18% затрат связано с процессами, происходящими до выпадения старого пера, и еще около 3% затрат приходится на завершение роста нового пера после спадения чехла. Эти затраты никак не учитываются при описании линьки: они обусловлены расходами на скрытые процессы обеспечения замены пера.

Оценка продвинуто-сти и интенсивности линьки

Продвинуто-сть и интенсивность линьки участка оперения определяли как среднее значение для всех перьев на нем. Для старых перьев эти значения равны 0, для новых продвинуто-сть равна 1, а интенсивность — 0, для растущих перьев — значения, приведенные в табл. 1, в соответствии с фазой роста.

Оценка этих двух показателей линьки для участков полетного оперения не составляет труда, так как при описании указаны фазы замены каждого отдельного пера. Описание покровных перьев содержит лишь данные об относительном количестве старых, растущих и новых перьев (которые легко преобразовать в долевое соотноше-

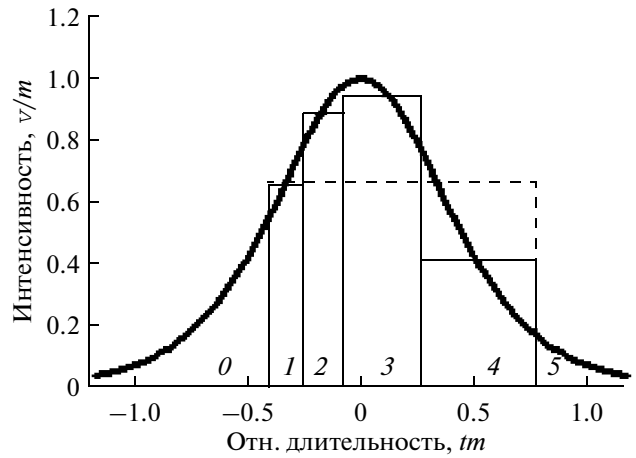


Рис. 3. Распределение относительных значений суточного прироста по фазам развития пера (обозначены как в табл. 1). Прямоугольниками показано наиболее вероятное значение интенсивности для каждой и для всех (пунктиром) видимых фаз.

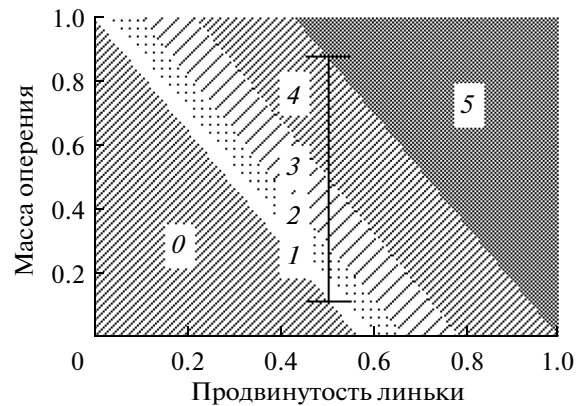


Рис. 4. Схема линьки участка покровного оперения, например спины. Цифрами обозначены фазы замены пера (см. табл. 2). В середине линьки растущие перья представлены всеми фазами, а их суммарная доля доступна для измерения.

ние). Но для сравнимых расчетов нужно еще разделить растущие перья на четыре фазы с различной интенсивностью роста. Для решения этой задачи необходимо знать, какую долю составляют растущие перья в разгар линьки на отдельном взятом участке (рис. 4). На примере темного дрозда мы оценили среднюю долю растущих перьев в разгар линьки — при равной доле старых и новых — на трех участках покровного оперения. Их доля (по массе сформированных перьев на участке) составила 86 на голове, 81 на спине и 80% на брюхе.

Рассматривая линьку одного участка, мы считали, что если на нем присутствуют и старые, и новые перья, то среди растущих каждая фаза представлена в количестве, пропорциональном

длительности фаз (см. табл. 1). В начале линьки, когда новых перьев еще нет, число растущих перьев уменьшено за счет отсутствия поздних фаз роста (см. рис. 4), а в конце линьки, когда уже нет старых перьев, оно уменьшено из-за отсутствия ранних фаз роста. Вариация общего количества растущих перьев может быть учтена только в разгар линьки, когда одновременно присутствуют все шесть фаз замены.

Таким способом мы получали количественное соотношение всех фаз замены пера на любом участке. Данные табл. 1 позволили рассчитать среднюю продвинутость и интенсивность линьки на участках покровных перьев для каждого описания аналогично полетным птерилиям — по соотношению перьев в различных фазах замены.

Результат оценки продвинутости линьки на участке оперения условно можно представить как долю замененного оперения. В течение линьки она изменяется от 0 до 1. Интенсивность можно представить как долю ежедневно обновляемых структур оперения относительно той, которая была бы при максимальной скорости — когда все перья на участке — “кисточки”, начинающие разворачивать опахало. Оценка интенсивности варьировала от 0 до максимума, который всегда существенно меньше 1.

Характеристику линьки особи в целом получали взвешенным усреднением оценок на семи участках оперения в соотношении, пропорциональном массе перьев на них. В литературе приводятся данные по массе участков оперения для снегиря (Newton, 1966) и зяблика (Дольник, Гаврилов, 1974). Дрозды превосходят их по массе тела в 2–4 раза. Чтобы нагрузка на крыло при этом не возрастала, полетные перья должны увеличиться пропорционально массе тела, тогда как покровные перья — пропорционально площади поверхности тела. Поэтому соотношение массы полетных и покровных перьев мы изменили на 40 : 60, а остальные соотношения оставили неизменными. В итоге весовой вклад каждого участка составил: первостепенные — 17%, второстепенные — 8, третьестепенные — 2, рулевые — 13, перья головы — 4, спины — 24, брюха — 32%.

Остальные группы перьев — преимущественно кроющие крыла и хвоста, вместе составляющие около 14% массы оперения, — не включались в описания, чтобы не затягивать обработку живых птиц. Мы надеемся, что это упущение не сильно повлияло на общую оценку продвинутости линьки.

Таким образом, по описанию линьки каждой пойманной особи мы определяли показатели продвинутости и интенсивности ее линьки для каждого из 7 участков и для оперения в целом.

Итеративное уточнение оценок

Определив продвинутость и интенсивность линьки оперения в целом у каждой осмотренной особи, мы предположили, что кумулятивные затраты на обновление оперения изменяются во времени в соответствии с кривой логистического роста — аналогично затратам на обновление отдельно взятого пера. Это предположение подтвердилось (Бурский, 2015): по крайней мере, логистическая периодизация линьки значительно лучше объясняет встречаемость птиц на каждом этапе линьки, чем традиционное деление на стадии по выпадению первостепенных маховых.

Доказательство логистического распределения затрат на линьку было невозможным без оценки параметров роста пера, а точная характеристика роста пера — без точной периодизации линьки. Теперь, получив предварительные оценки традиционным способом, мы можем их уточнить с помощью итеративного повторения расчетов в следующем порядке.

1. Используем логистическую периодизацию линьки для определения границ этапов, равных по длительности, и определяем принадлежность описаний линьки к определенному этапу.

2. Подсчитываем встречаемость каждой фазы роста пера в регулярных выборках по 100 птиц за период линьки.

3. По встречаемости фаз определяем их относительные границы во времени (см. табл. 1).

4. По кривой логистической функции находим значения продвинутости, соответствующие [границам и] серединам интервалов для каждой фазы роста.

5. [Делением приращения продвинутости на приращение времени в границах фазы определяем среднюю интенсивность роста на каждой фазе.]

6. Для каждого описания линьки определяем среднюю продвинутость [и интенсивность] видимой линьки оперения в целом.

7. Пользуясь таблицей (Бурский, 2015), по средней продвинутости определяем этап линьки каждой особи.

8. Повторяем пункты 2–7 до тех пор, пока оценка этапа линьки не сойдется с предыдущей оценкой у всех особей.

Действия, указанные в квадратных скобках, достаточно выполнить только при последней итерации. Мы провели итеративные вычисления параметров роста 4–8-го первостепенных маховых темнозобого дрозда и получили схождение оценок 3-й и 4-й итерации. Быстрая сходимость указывает на то, что оценки параметров роста устойчивы и зависят, главным образом, от правильной периодизации линьки.

Аналогичные расчеты выполнены независимо еще по трем видам дроздов (рис. 5). Данные по 5 перьям усреднены после логит- или арксин-

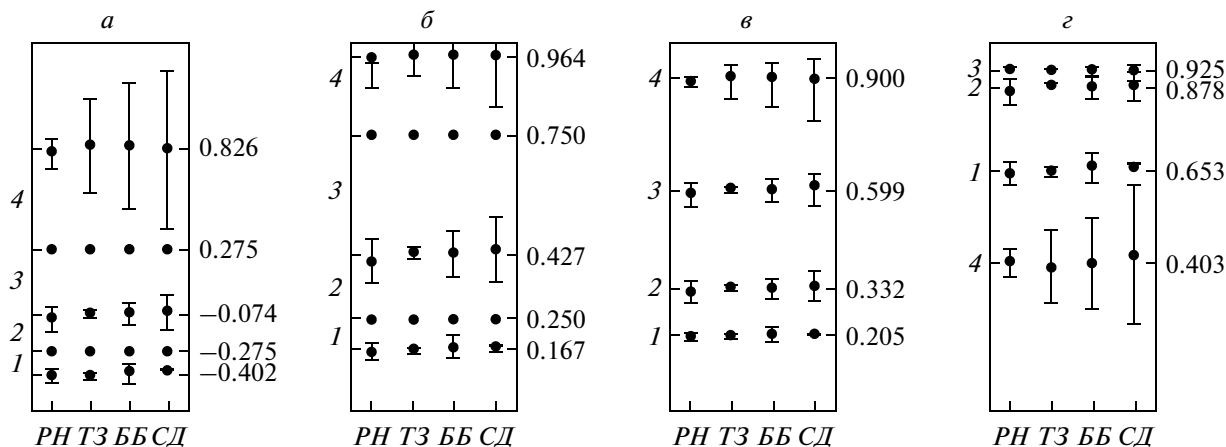


Рис. 5. Характеристики фаз роста пера (отн. ед.; $x \pm 95\%CL$): *а* – границы фаз во времени, *б* – границы по продвинуто-сти, *в* – средняя продвинуто-сть, *г* – средняя интенсивность. Фаза роста (по оси ординат слева): 1 – отсутствие пера, 2 – “палочка”, 3 – “маленькая кисточка”, 4 – “большая кисточка”. Виды: *PH* – рябинник, *TZ* – темнозобый дрозд, *BB* – белобровик, *CD* – сибирский дрозд. По оси ординат справа – средние значения для выборки в целом (после усредне-ния трансформированных величин).

трансформации. Обнаружена вариация оценок, связанная с величиной и равномерностью выборки, а также с различиями маховых перьев по мас-се: наиболее широкий доверительный интервал отмечен у относительно острокрылого сибирско-го дрозда. Межвидовых различий не найдено ни по одному показателю (*ANOVA*, $p > 0.30$ для каж-дого из 14 параметров). В связи с этим для даль-нейшего использования приняты средние оценки параметров роста перьев четырех видов дроздов.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Структура линьки

Таблица логистической периодизации линьки (Бурский, 2015) дает возможность соотнести продвинуто-сть линьки с индексом времени. Располо-жим каждое описание в нужный интервал между началом и концом линьки, а по вертикальной оси суммируем затраты на видимую линьку отдель-ных участков оперения (рис. 6). Общие затраты на видимую линьку равны $0.964 - 0.167 = 0.797$ (см. рис. 5б), т.е. почти 80% расходов. Построим логистическое распределение, площадь которого составляет 100% расходов, и просвет под ним покажет интенсивность затрат, скрытых от наблю-дения.

Продолжительность линьки (время от первых до последних видимых признаков) поделена про-извольно на 9 равных интервалов. Несмотря на непрерывность процесса, в нем выделяются три этапа, равные по длительности, – ранний, сред-ний и поздний, – различия между которыми до-стигают качественного уровня. Затраты распре-ляются между ними в соотношении 17 : 66 : 17, что означает 4-кратное повышение интенсивности

на среднем этапе, когда интенсивно линяют все участки оперения. В противоположность ему, на раннем и позднем этапе происходит, главным об-разом, замена маховых, а также разгон или тормо-жение процесса в целом. Эти этапы, занимающие основное время, не несут столь существенной на-грузки на организм и легче допускают экологиче-ское совмещение линьки с другими формами ак-тивности.

На следующем графике (рис. 7) вертикальная ось представлена продвинуто-стью линьки: каж-дое деление соответствует 10% затрат. Он показы-

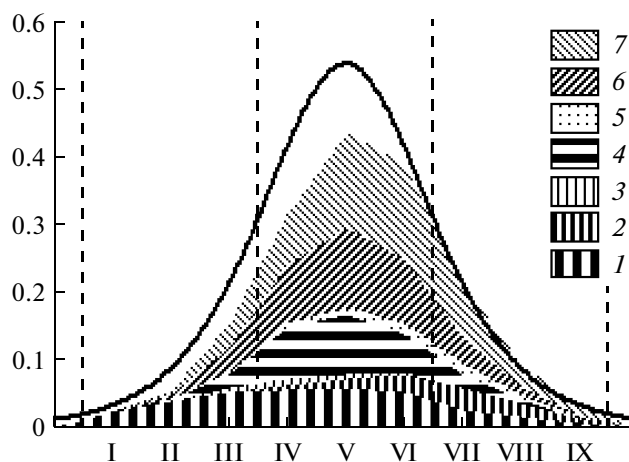


Рис. 6. Изменение средней интенсивности линьки во времени (интервалы I – IX) и ее распределение между участками оперения (1 – первостепенные, 2 – второ-степенные, 3 – третьестепенные, 4 – рулевые, 5 – перья головы, 6 – перья спины, 7 – перья брюха). Пунк-тир разделяет ранний, средний и поздний этапы.

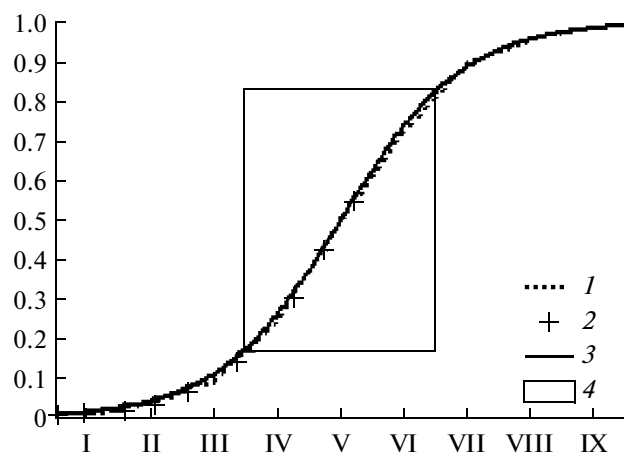


Рис. 7. Зависимость продвинутой линьки (абсцисса) от времени (интервалы I – IX): 1 – видимая траектория, 2 – моменты выпадения первостепенных маховых (от M10 до M2), 3 – истинная траектория, 4 – средний этап линьки.

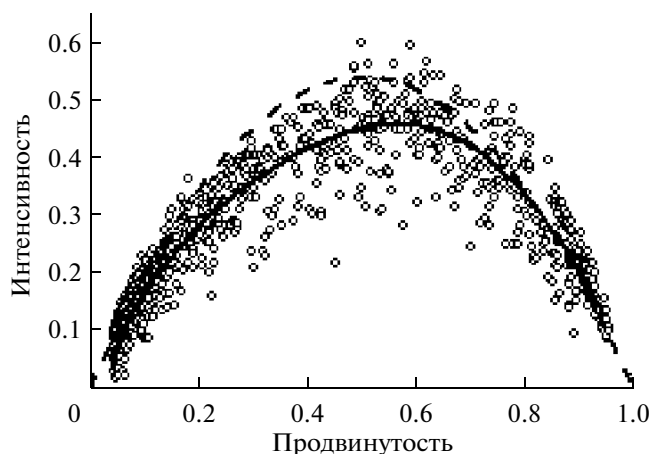


Рис. 8. Индивидуальные оценки интенсивности линьки в зависимости от истинной продвинутой. Линии показывают оценки интенсивности: пунктир – при ожидаемых полных затратах, сплошная линия – полиномиальная регрессия при видимых затратах.

вает степень расхождения между делением линьки по времени и по продвинутой. Видимая смена оперения, приравненная к 1 (в отличие от рис. 6), несмотря на отклонение от логистической функции, довольно точно отражает истинный ход линьки, хотя на ранних стадиях отставание по времени заметно. Моменты выпадения первостепенных маховых делят линьку на интервалы, близкие по длительности, но они не отражают продвинутой процесса и никак не характеризуют его поздний этап. Логистическая кривая показывает, что средняя фаза обеспечивает 2/3 замены оперения за 1/3 длительности линьки.

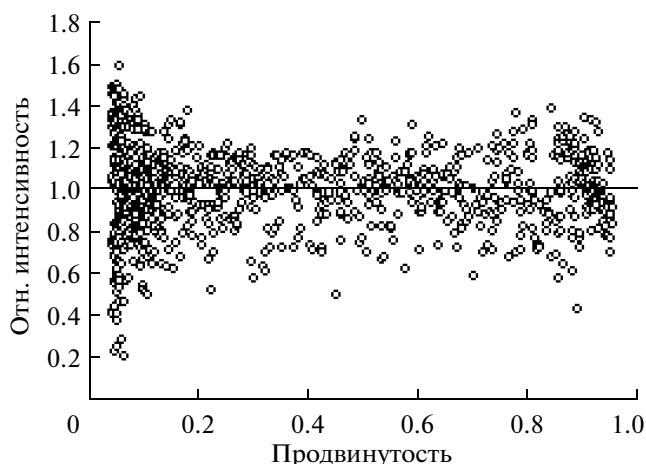


Рис. 9. Индивидуальные оценки относительной интенсивности линьки в зависимости от истинной продвинутой.

Интенсивность и продолжительность линьки

Чтобы сравнить виды по интенсивности линьки, необходимо в равной мере учесть все ее этапы. Разделение на временные интервалы для этого не подходит, так как их вклад различен. Напротив, продвинутой позволяет разбить процесс на стадии с равным вкладом в замену массы оперения. Отличие по интенсивности на всех стадиях могло бы быть видовой характеристикой, но интенсивность сама по себе закономерно изменяется по мере продвижения линьки.

Траектория этих изменений осложнена скрытыми затратами (рис. 8). Первые и последние 5% процесса исключены из анализа из-за дискретности выпадения или окончания роста крупных перьев, преобладающих в оценке интенсивности. Затем для оценки средней траектории линьки применили полиномиальную регрессию по продвинутой. Значимыми оказались все коэффициенты регрессии вплоть до 5-й степени. Индивидуальные оценки выразили отношением интенсивности к средней величине, ожидаемой по полиномиальной регрессии для данного значения продвинутой (рис. 9). В итоге сформирована выборка, в которой индивидуальные оценки интенсивности представлены относительными отклонениями от средней траектории.

Индивидуальные оценки относительной интенсивности на стадиях, соответствующих продвинутой от 0.05 до 0.95, исследованы двухфакторным дисперсионным анализом (1065 проб, 6 видов, 18 стадий). Применен гнездовой дизайн, поскольку каждая стадия линьки при сравнении видов должна иметь равный вклад, несмотря на неравное распределение выборки. Оценки относительной интенсивности видов в течение линьки различались с высокой значимостью ($F = 6.41$, $p < 0.001$). Вместе с тем, различия усиливались по-

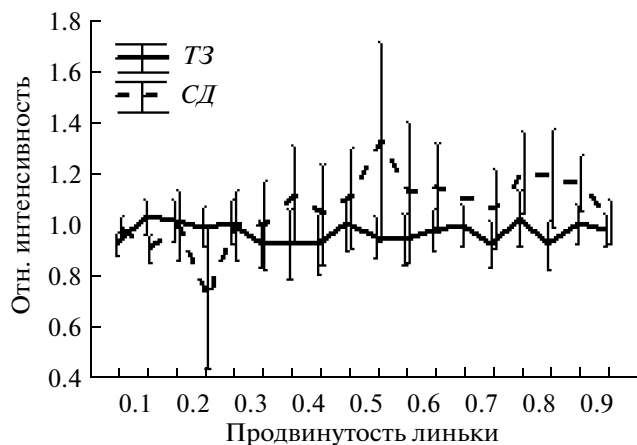


Рис. 10. Различия видов по интенсивности линьки ($x \pm 95\%CL$) усиливаются после прохождения ранней фазы (на примере темногозобого (ТЗ) и сибирского (СД) дроздов).

сле прохождения раннего этапа линьки (рис. 10). Действительно, на стадиях в интервале продвинутости от 0.05 до 0.25 (527 особей) существенных различий не обнаружено ($F = 1.81$, $p = 0.109$). Впоследствии эти различия многократно возрастают (538 проб, $F = 14.47$, $p < 0.001$) и достигают значимого уровня (LSD тест, $p < 0.05$) у 9 пар видов из 15 (рис. 11).

Оценки интенсивности при необходимости переводятся в продолжительность линьки, если есть контрольные замеры по повторным отловам. По ним определяется базовый (средневзвешенный) уровень продолжительности линьки, который соответствует 1 при расчете относительной интенсивности. Разделив базовый уровень на видовую оценку относительной интенсивности, получим продолжительность линьки (рис. 12).

Рассчитанные величины продолжительности линьки находятся в пределах доверительных интервалов, полученных прямым путем, но их значения намного точнее, поскольку они обеспечены данными на порядок лучше. Прямые наблюдения выявили значимое различие (LSD тест, $p < 0.05$) в одной паре сравниваемых видов, а оценка по интенсивности — в 8 парах. Те же показатели дали возможность сравнить ход линьки на этапе, не зависящем от гнездовой активности. Более интенсивная линька видов, зимующих в тропиках, доказывает напряженность их бюджета времени. Это позволяет предполагать более тесную связь между индивидуальными сроками линьки и выживаемостью у дальних мигрантов по сравнению с видами, зимующими в областях с умеренным климатом.

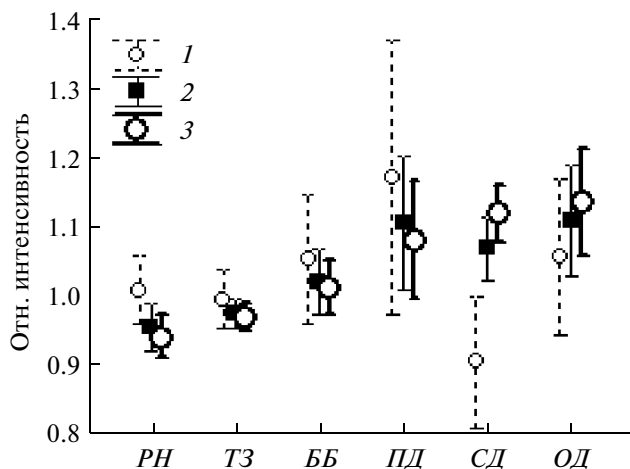


Рис. 11. Видовые оценки ($x \pm 95\%CL$) интенсивности в течение всей линьки (2), а также отдельно на раннем этапе (1) и за оставшуюся часть линьки (3). Виды дроздов: PH — рябинник, ТЗ — темногозобый, BB — белобровик, PD — певчий, СД — сибирский, ОД — оливковый.

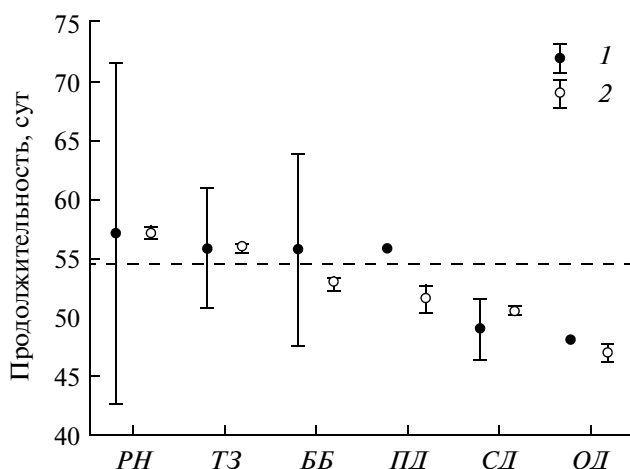


Рис. 12. Продолжительность линьки ($x \pm 95\%CL$) по прямым наблюдениям у повторно пойманных птиц (1) и по интенсивности при разовом осмотре (2). Пунктир — базовый уровень для сравнений. Названия видов как на рис. 11.

ОБСУЖДЕНИЕ

Адекватность оценок

При написании этой и предыдущей статьи (Бурский, 2015) возникла сложная задача: доказать логистический характер линьки, не имея надежных данных по динамике роста пера, и обосновать адекватные коэффициенты расходования ресурсов на регенерацию пера, основываясь на искаженном представлении о продвижении линьки во времени. При этом существование скрытых затрат на процессы, сопутствующие линьке, лишало возможности рассмотреть зависимость каждого процесса от независимого аргу-

мента, поскольку продвинутость линьки сама по себе включает скрытые затраты, а время как независимый фактор позволяет изучать линьку лишь при клеточном содержании.

Попытку решить подобную задачу предпринимали Могильнер, Рымкевич и соавторы (Могильнер, Рымкевич, 1984, 1990; Рымкевич и др., 1987). Они предположили, что рост пера в длину линейно отражает увеличение объема, так что фазы его развития “трубочка, небольшая и большая кисточка” соответствуют в среднем 12, 35 и 75% “длины и объема” пера. Исследование динамики средних показателей “объема новой генерации” различных птерилий у клеточных птиц привело их к выводу о сходной криволинейной (s -образной) зависимости продвинутости линьки от времени. Регрессия по фактическим данным позволила определить эмпирическую зависимость как $s = 1 - e^{-(at)^2}$, где (следуя нашим обозначениям) s – продвинутость в диапазоне (0, 1), t – время от начала линьки, a – коэффициент, отражающий темпы линьки.

Несмотря на хорошее соответствие данным (Могильнер, Рымкевич, 1990; Рымкевич и др., 1987), описанная модель отражает поверхностную сторону процесса. Она предполагает, что линька начинается в момент первого обнаружения растущих перьев. В этот момент скорость линьки (производная функции изменения объема новой генерации по времени) равна нулю, а ускорение (вторая производная) – максимально значению, как при выстреле. Затем скорость резко возрастает, а ускорение монотонно убывает. Скорость достигает максимума при объеме нового оперения около 1/3 от полного, а затем асимптотически снижается. Это близко, но принципиально неточно отражает действительную картину (ср. с рис. 1). Практический опыт подсказывает, что скорость линьки (выраженная затратами ресурсов или линейным ростом перьев в единицу времени) в момент ее видимого начала фактически больше нуля, так как перья начинают расти еще под кожей (Bensh, Grahn, 1993). Кроме того, в начале линьки фактически возрастает не только скорость роста отдельных перьев, но и их количество – область линьки, – в результате чего линька ускоряется, т.е. скорость изменяется почти экспоненциально, по вогнутой, а не по выпуклой кривой, как это следует из модели. В связи с этим “логарифмированный объем новой генерации”, предложенный авторами модели в качестве наблюдаемой переменной, закономерно отклоняется от линейной связи со временем: сначала он больше, затем меньше предсказанного значения, а к моменту пика линьки сближается с ним и далее отклоняется лишь случайно (см. Могильнер, Рымкевич, 1990: рис. 1Б). Мнимое соответствие данным достигается, во-первых, исключением

начального участка роста и, во-вторых, заниженными коэффициентами продвинутости видимых фаз роста пера. Вопреки ожиданию авторов, рост пера заканчивается не внезапно, а с продолжительным замедлением, из-за чего, например, длина “большой кисточки”, выбранной наугад, в среднем будет значительно больше, чем указанная середина интервала 50–100% полной длины пера (см. рис. 1–3). Таким образом, рассмотренная зависимость по причинам, продиктованным предметными соображениями, не может не отклоняться от линейности. Авторы ошибочно отвергли эту гипотезу из-за малой величины различий и недостаточной выборки (ошибка второго рода).

Мы в своих построениях отталкивались от наблюдений за ростом пера у веснички (Bensh, Grahn, 1993), на основе которых рассчитали приблизительные коэффициенты продвинутости и интенсивности фаз. При расчете показателей линьки всего оперения обнаружилось явное сходство связи интенсивности линьки с продвинутостью в масштабе отдельного пера и покрова в целом. Затем исследовали рост маховых у дроздов по интервалам времени, маркированным выпадением первостепенных, и убедились, что фазы роста получают одинаковые коэффициенты только при неравенстве этих интервалов. Количество птиц, отловленных в самом начале и конце линьки, в несколько раз превышало ожидание, что означало чрезмерную длительность крайних стадий, как это могло бы быть при логистическом распределении. Однако фактические данные отклонялись от симметричного логистического распределения. Это побудило рассмотреть несколько гипотез распределения затрат на скрытую линьку (Бурский, 2015), параллельно оценивая встречаемость птиц на каждом этапе линьки и рост маховых. Итеративно повторяя расчеты, мы пришли к устойчивым оценкам, одновременно соответствующим логистическому распределению полных затрат на линьку оперения и на замену отдельного пера, с учетом затрат на скрытые фазы роста.

Таким образом, итеративное улучшение соответствия всех показателей друг другу и фактической частоте встречаемости различных фаз линьки в природе доказывает логистический характер роста пера и обновления перьевого покрова в период линьки, а также адекватность полученных показателей.

Применение метода расчета

Предложенный метод можно использовать для обработки стандартных описаний линьки (Виноградова и др., 1976). В сущности, он сводится к расчету средневзвешенных показателей продвинутости и интенсивности линьки отдельных

Таблица 2. Изменение продвинутости (s) и интенсивности (v) в течение линьки участка оперения для случаев с различной максимальной долей растущих перьев

Широкая полоса					Узкая полоса				
Обилие перьев			s	v	Обилие перьев			s	v
старые	растущие	новые			старые	растущие	новые		
Много	Нет	Нет	0.00	0.00	Много	Нет	Нет	0.00	0.00
Много	Очень мало	Нет	0.02	0.05	Много	Очень мало	Нет	0.02	0.05
Много	Мало	Нет	0.04	0.10	Много	Мало	Нет	0.04	0.11
Много	Средне	Нет	0.12	0.28	Много	Средне	Нет	0.14	0.28
Средне	Много	Нет	0.38	0.50	Средне	Много	Нет	0.42	0.45
Мало	Много	Нет	0.54	0.58	Средне	Много	Мало	0.49	0.39
Нет	Много	Нет	0.65	0.66	Мало	Много	Мало	0.61	0.49
Нет	Много	Мало	0.74	0.59	Мало	Много	Средне	0.69	0.39
Нет	Много	Средне	0.88	0.50	Нет	Много	Средне	0.79	0.43
Нет	Средне	Много	0.88	0.22	Нет	Средне	Много	0.88	0.22
Нет	Мало	Много	0.95	0.09	Нет	Мало	Много	0.95	0.09
Нет	Очень мало	Много	0.97	0.05	Нет	Очень мало	Много	0.97	0.05
Нет	Нет	Много	1.00	0.00	Нет	Нет	Много	1.00	0.00

участков и всего оперения каждой особи. Значения продвинутости и интенсивности для четырех фаз отдельных перьев приведены на рис. 5. Расчет состояния участков покровного оперения включает этапы, описанные в методическом разделе. Его можно упростить или избежать, поскольку разнообразие полуколичественных описаний невелико и практически сводится к комбинациям, помещенным ниже (табл. 2) вместе с искомыми показателями. Если известно, что замена перьев на данном участке проходит “широкой полосой” — такой, что в кульминационной стадии линьки все (или почти все) перья находятся на той или иной стадии роста, следует использовать левую часть таблицы. Если же в разгар линьки старые и новые перья присутствуют в заметном количестве, а обновление идет “узкой полосой”, следует использовать правую часть. В случае сомнения можно использовать промежуточные значения: выбор не так важен, поскольку общая оценка зависит прежде всего от комбинации оценок обилия старых, растущих и новых перьев. Специальный расчет может понадобиться только при описании мелких птерилий, где все перья заменяются почти одновременно.

Весовые коэффициенты для каждого участка оперения и, по возможности, для отдельных полетных перьев определяются по доле их массы в перьевом покрове у нелиняющей птицы данного вида. Вместе с тем, при сравнении особей, популяций и даже близких видов вполне допустимы общие весовые коэффициенты.

Содержательное использование логистического подхода

После того как получены средневзвешенные оценки продвинутости и интенсивности линьки

особи, пути дальнейшей обработки зависят от задач исследования. По продвинутости можно, воспользовавшись табл. 4 (Бурский, 2015), определить этап (“стадию”) линьки — индекс времени, обозначающий пройденную долю периода линьки. Таблица позволяет определить, к какому 5%-му интервалу периода линьки относится данное наблюдение. С помощью интерполяции можно оценить индекс времени более точно. Это действие необходимо для анализа сроков линьки, так как переводит неравномерную шкалу продвинутости видимой линьки в шкалу, линейно связанную со временем.

Интенсивность линьки имеет смысл только для определенного момента индивидуальной линьки. Поэтому необходимо установить зависимость ее от продвинутости по всей выборке, которая по нуль-гипотезе рассматривается как однородная. Показатель относительной интенсивности — как отношение индивидуальной оценки к средней для данной продвинутости — является устойчивой характеристикой первичного процесса в интервале 5–95% продвинутости. Это значит, что при отсутствии вторичных воздействий, таких как совмещение с гнездованием или миграцией, относительная интенсивность сохраняет постоянную величину на протяжении всего периода линьки особи. Крайние 5% процесса проходят с такой же относительной интенсивностью, но ее оценка по видимым проявлениям (по состоянию оперения) настолько подвержена случайной вариации, что полностью непригодна для использования.

Относительная интенсивность обратно пропорциональна продолжительности периода линьки и дает ей универсальную точечную оценку, соответствующую данным обстоятельствам. Она всегда может быть преобразована в продолжительность,

но это не целесообразно из-за ее собственных преимуществ. Так, в рассмотренном примере мы можем сравнить протекание линьки различных видов на среднем и позднем этапе, когда особи не обременены родительской заботой. Мы можем также проследить влияние гнездовых забот на линьку, сравнив относительную интенсивность до и после вылета птенцов у одних и тех же особей или у особей, связанных и не связанных с гнездом за один и тот же отрезок линьки или сезона. Индивидуальные оценки продолжительности линьки не дают такой возможности, поскольку, во-первых, значительно менее доступны из-за необходимости повторного отлова особей в определенные сроки. Во-вторых, продолжительность определяется неразделимыми обстоятельствами в течение всего периода линьки. В общем случае, мы можем изучать изменения относительной интенсивности линьки в зависимости от нескольких факторов, объединенных в дисперсионный комплекс: точечных значений срока линьки, фотопериода, кормовой обеспеченности, биотопа, метеоусловий, групповых и индивидуальных свойств особей, — и все это — на полной выборке отловленных особей.

То же справедливо и в отношении индекса времени, который может быть преобразован в дату начала (медианы, окончания) линьки, но сам по себе служит более эффективным показателем фенологических процессов в популяции.

Другой аспект использования индекса времени — шкалирование структуры линьки. Создается возможность количественно обозначить место каждого участка оперения в общей последовательности замены и динамику распределения затрат на обновление перьевого покрова, что, несомненно, прольет свет на эволюционную преемственность и экологическую обусловленность структуры линьки. Становится очевидным, что ход регенерации отдельных участков оперения существенно отклоняется от логистической зависимости и находится под влиянием соседних участков, своевременная замена которых представляет собой первоочередную экологическую задачу.

В то же время, исследование послебрачной линьки дроздов показало, что в основе обновления перьевого покрова в целом лежит функция логистического роста, отражающая саморазвитие процесса. Она организует динамику развития линьки и определяет положение затратного этапа. Видовая тактика использования экологических и физиологических ресурсов, их распределение во времени оказывают вторичное, модифицирующее влияние на скорость и продолжительность роста отдельных участков оперения. Взаимодействие с окончанием размножения и началом миграции также модифицирует скорость отдельных этапов. Однако логистическое распределение общих за-

трат, по-видимому, всегда остается имманентной характеристикой линьки, как полной, так и частичной. При этом взаимодействие внутренних возможностей организма и внешних ограничивающих условий в процессе отбора устанавливает компромиссное соотношение между пиковой интенсивностью и общей продолжительностью линьки. Разрешение этого компромисса — ключевое звено в организации годового цикла.

Важным аспектом приложения метода может быть изучение подвижности птиц в зависимости от интенсивности линьки. Подвижность влияет на заметность птиц при визуальных учетах и на вероятность их поимки, искажая представления о сезонной динамике популяций. Без объективной оценки изменений численности перелетных популяций изучение их годовых циклов останется на уровне описания фактов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Данные по линьке собраны благодаря многолетним усилиям группы сотрудников и студентов, работавших на Енисейской экологической станции, среди которых автор особенно обязан А.И. Панаютиди, И.В. Ребровой, Е.Ю. Демидовой и О.Н. Батовой. Критические замечания Т.А. Рымкевич позволили углубить содержание исследования.

Работа поддержана программой фундаментальных исследований Президиума РАН “Живая природа” и РФФИ (11-04-01614-а, 12-04-10166-к, 13-04-10184-к).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бурский О.В.*, 2015. Логистическая модель затрат организма в ходе послебрачной линьки у птиц // Зоологический журнал. Т. 94. № 3. С. 1–16.
- Блюменталь Т.И., Дольник В.Р.*, 1966. Географические и внутривидовые различия в сроках размножения, линьки и миграции у некоторых перелетных воробьиных птиц // Внутривидовая изменчивость животных и микроэволюция. Свердловск. С. 319–332.
- Виноградова Н.В., Дольник В.Р., Ефремов В.Д., Паевский В.А.*, 1976. Определение пола и возраста воробьиных птиц фауны СССР. М.: Наука. 191 с.
- Дольник В.Р.*, 1995. Ресурсы энергии и времени у птиц в природе // Труды Зоол. ин-та РАН. Т. 179. СПб: Наука. 360 с.
- Дольник В.Р., Гаврилов В.М.*, 1974. Полуколичественный метод регистрации линьки у воробьиных птиц // Орнитология. № 11. С. 110–125.
- Могильнер А.И., Рымкевич Т.А.*, 1984. Математический анализ в изучении популяционных особенностей линьки // Вид и его продуктивность а ареале. Материалы 4-го Всесоюз. совещ. Свердловск. Ч. 2. С. 70–71.
- Могильнер А.И., Рымкевич Т.А.*, 1990. О количественных закономерностях смены оперения (к методике изучения линьки у птиц) // Материалы 20-го за-

- седания Рабочей группы проекта “Вид и его продуктивность а ареале”. Ин-т экологии Акад. Наук Литвы. Вильнюс. С. 43–52.
- Рымкевич Т.А., Мошльнер А.И., Носков Г.А., Яковлева Г.А., 1987. Новый показатель для характеристики линьки воробьиных птиц // Зоологический журнал. Т. 66. № 3. С. 444–452.
- Рымкевич Т.А., Савинич И.Б., Носков Г.А., 1990. Линька воробьиных птиц Северо-Запада СССР. Под ред. Рымкевич Т.А. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та. 304 с.
- Bensch S., Grahm M., 1993. A new method for estimating individual speed of molt // Condor. V. 95. № 2. P. 305–315.
- Dawson A., 2003. A detailed analysis of primary feather molt in the Common Starling *Sturnus vulgaris* – new feather mass increases at a constant rate // Ibis. V. 145. № 2. P. E69–E76.
- Dawson A., Newton I., 2004. Use and validation of a molt score index corrected for primary-feather mass // Auk. V. 121. P. 372–379.
- De la Hera I., Schaper S., Díaz J.A., Pérez-Tris J., Bensch S., Tellería J.L., 2011. How much variation in the molt duration of passerines can be explained by the growth rate of tail feathers? // Auk. V. 128. № 2. P. 321–329.
- Evans P.R., 1966. Autumn movements, molt and measurements of the Lesser Redpoll *Carduelis flammea carabiet* // Ibis. V. 108. P. 183–216.
- Hall K.S., Tullberg B.S., 2004. Phylogenetic analyses of the diversity of molt strategies in *Sylviidae* in relation to migration // Evolutionary Ecology. V. 18. P. 85–105.
- Haukioja E., 1971. Flightlessness in some moulting passerines in Northern Europe // Ornis Fennica. V. 48. P. 101–116.
- Holmgren N., Jönsson P., Wennerberg L., 2001. Geographical variation in the timing of breeding and molt in dunlin *Calidris alpina* on the Palearctic tundra // Polar Biology. V. 24. P. 369–377.
- Jenni L., Winkler R., 1994. Molt and ageing of European Passerines. London: Academic Press. 225 p.
- Murphy M.E., King, J.R., 1992. Energy and nutrient use during molt by White-crowned Sparrows *Zonotrichia leucophrys gambelii* // Ornis Scandinavica. V. 23. P. 304–313.
- Newton I., 1966. The molt of the Bullfinch *Pyrrhula pyrrhula* // Ibis. V. 108. P. 41–67.
- Noskov G.A., Rymkevich T.A., Iovchenko N.P., 1999. Intraspecific variation of molt: Adaptive significance and ways of realization // Adams N.J., Slotow R.H. (eds.) Proc. 22 Int. Ornithol. Congr., Durban. Johannesburg: BirdLife South Africa. P. 544–563.
- Pimm S.L., 1976. Estimation of the duration of bird molt // Condor. V. 78. P. 5–50.
- Rohwer S., Ricklefs R.E., Rohwer V.G., Copple M.M., 2009. Allometry of the Duration of Flight Feather Molt in Birds // PLOS Biology. V. 7. № 6. e1000132. doi:10.1371/journal.pbio.1000132.
- Summers R.W., Snann R.L., Nicoll M., 1983. The effects of methods on the estimates of primary molt duration in the Redshank *Tringa tetanus* // Bird Study. V. 30. P. 149–156.
- Serra L., Underhill L.G., 2006. The regulation of primary molt speed in the grey plover, *Pluvialis squatarola* // Acta Zoologica Sinica. V. 52 (Supplement). P. 451–455.
- StatSoft, Inc., 2008. STATISTIA (data analysis software system), version 8.0. www.statsoft.com
- Svensson E., Hedenström A., 1999. A phylogenetic analysis of the evolution of molt strategies in Western Palearctic warblers (Aves: Sylviidae) // Biological Journal of the Linnean Society. V. 67. P. 263–276.
- Underhill L.G., Zucchini W., 1988. A model for avian primary molt // Ibis. V. 130. № 3. P. 358–372.

AN INDIVIDUAL INDEX OF MOLT INTENSITY FOR PASSERINE BIRDS

O. V. Bourski

Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow 119071, Russia

e-mail: obourski@gmail.com

Molt in birds is a labile stage of the annual cycle whose parameters reflect the adaptation of population and individual to the environment. The study of molt, its ecological conditionality and evolutionary strategies is inhibited due to the absence of reliable indices that could reflect both the speed and timing of molt in an individual. A simple index of molt intensity based on the standard description of trapped birds is proposed. The analysis of postnuptial molt in 2478 thrushes of six species showed that the overall intensity of feather changes regularly grew up and then decreased in concordance with the logistic distribution in time. The expenditure of internal resources for the formation of a particular feather follows the same way. These observations created a basis for a new approach to quantify molt and express it by two indices: the index of progress (score) and the index of molt intensity for each trapped individual. This method enables to pick timing and other features of molt in individuals without their recapture. The application of the intensity index allows comparing populations and analyzing the seasonal dynamics of molt efficiently related to its overlapping with breeding and migration. The same indices for particular feather tracts open new opportunities for analyzing the internal structure of molt as a unified physiological process, which depends on the total resources of organism under the environmental control.

Keywords: passerines, postnuptial molt, molt stages, methods of estimation, *Turdus*