

УДК 59.087:598.28/29

ЛОГИСТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ ЗАТРАТ ОРГАНИЗМА В ХОДЕ ПОСЛЕБРАЧНОЙ ЛИНЬКИ У 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 28.12.2013 г.

Изучение линьки птиц базируется на выделении стадий, равных по длительности. Они создают основу для расчета сроков и продолжительности линьки с помощью линейной экстраполяции. Неравенство стадий может сильно исказить результаты, затрудняя сравнение видов и популяций. Мы рассмотрели существующие методы выделения стадий и предложили новый подход, основанный на неравномерном расходовании затрат на рост оперения. Согласно нашей модели, полные затраты на линьку описываются графиком логистического роста. Несложный расчет дает возможность однозначно сопоставить их со временем, в том числе, выделить стадии, равные по длительности. Чтобы оценить ход процесса по внешним признакам, необходимо знать, в какой мере видимая масса нового оперения соответствует полным затратам на его обновление. Предложены варианты оценки полных затрат при различных допущениях о доле и распределении скрытых затрат при формировании перьев. Приведена таблица определения стадий по описанию оперения и методика ее применения. Проведено сравнение методов деления линьки на равные стадии на основе моделей линейного, криволинейного и логистического роста массы нового оперения с учетом и без учета скрытых затрат. Одну и ту же выборку описаний оперения у 1826 особей, пойманных на протяжении сезона линьки, разделили по стадиям различными методами. Отклонения результатов от ожидаемой равной представленности стадий зависели от подхода. Традиционные методы приводили к значительным отклонениям встречаемости на крайних стадиях, смещали медиану в конец линьки, генерировали ложный тренд ускорения. Допущение о логистическом росте позволило существенно сократить отклонения. Лучшим для данной выборки признан логистический метод, вводящий умеренную поправку на скрытые процессы. Показано, что остаточные отклонения встречаемости от ожидаемой неизбежны при любом подходе из-за снижения подвижности птиц в разгар линьки.

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

DOI: 10.7868/S0044513415030034

Линька птиц представляет собой сложный скоординированный процесс замены оперения на всех или некоторых участках тела, закономерно повторяющийся на определенной фазе годового цикла. Размеры и количество перьев на каждом участке различны, из-за чего различны и темпы их замены. Линька различных участков, подчиняясь физиологическим и экологическим закономерностям, проходит в определенной, относительно постоянной последовательности. Несмотря на консервативность общих черт, последовательность линьки имеет видоспецифические особенности, подвержена индивидуальной вариации, изменяется в зависимости от внешних условий. Для изучения закономерностей линьки, ее течения у отдельных особей и целых популяций необходима привязка событий линьки ко времени. Это требование легко выполнить при

наблюдениях за птицами в неволе, но такие наблюдения трудоемки и неэффективны для установления связей с природными условиями. В естественной обстановке линьку изучают при осмотре особей, большинство которых пойманы за время линьки только один раз, из-за чего связь со временем обрывается, так как событие линьки нельзя соотнести с моментом ее начала или окончания, а можно лишь связать с другими событиями, найти место наблюдения в последовательности этих событий.

В отечественной литературе для периодизации послебрачной линьки взрослых птиц используют последовательность выпадения маховых (Блюменталь, Дольник, 1966; Дольник, Гаврилов, 1974). При описании постъювентильной линьки молодых птиц ее разбивают на стадии по состоянию перьев на нескольких ключевых птерилиях

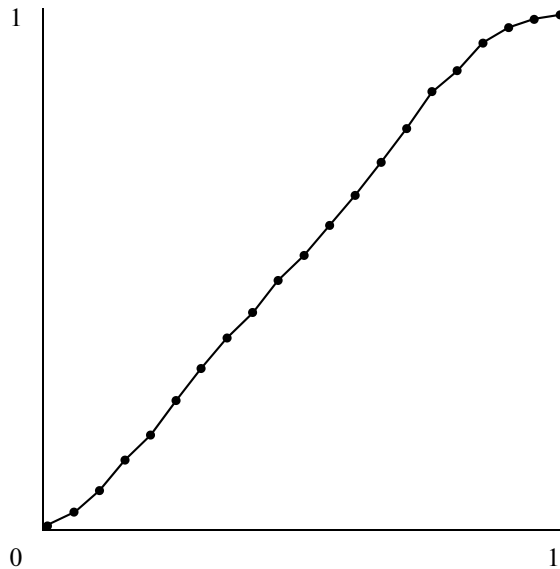


Рис. 1. Рост суммы баллов первостепенных маховых снегиря (1 особь) при содержании в вольере при естественном освещении. Доля от суммы баллов (ордината) за 20 равных промежутков времени (абсцисса) (по: Dawson, Newton, 2004).

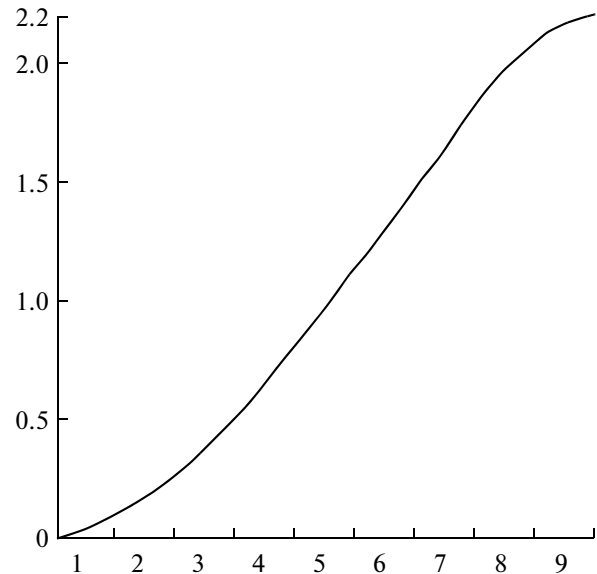


Рис. 2. Масса протеинов (г) в новом оперении снегирей за период линьки (9 стадий, или 11 недель). Данные экстраполированы по измерениям прироста первостепенных, второстепенных и рулей у особей, повторно пойманных в течение линьки (по: Newton, 1966).

(Newton, 1966; Дольник, Гаврилов, 1974). Этот подход прост и удобен, поэтому допущение о равной продолжительности стадий редко проверяется (Dawson, 2003; Dawson, Newton, 2004). Между тем, оно принято на основе незначительного материала по их хронологии в специфических экспериментальных условиях или при повторных отловах особей отдельных видов в одной точке ареала. Кроме того, признаки, положенные в основу периодизации, сами подвержены изменчивости в последовательности появления (например, Рымкевич и др., 1990), но основа для ее хронологии отсутствует.

Любой динамический процесс, сменяющий состояние покоя, не может идти с постоянной интенсивностью: по крайней мере, в начале и в конце него должны быть периоды развития и торможения. Это общее соображение и целый ряд наблюдений противоречат общепринятой системе периодизации линьки и нуждаются в объяснении.

Выпадение и рост первостепенных маховых нередко заметно отклоняются от равномерности. Замена маховых иногда начинается с одновременного выпадения двух перьев, что приводит к отсутствию первой стадии. Рост первостепенных, выпавших в начале линьки, перекрывает не менее 4 стадий. Вместе с тем, самое крупное (2-е) маховое заменяется всего за неполные 3 последние стадии (Дольник, Гаврилов, 1974), что заранее вызывает сомнение в их равной длительности. Даже лучшие примеры измерения показывают

отклонение смены первостепенных маховых от линейной связи со временем (рис. 1).

Другие элементы линьки – число затронутых птерилий и перьев на них, интенсивность их роста – проходят явные периоды усиления и ослабления процесса (Могильнер, Рымкевич, 1984; Рымкевич и др., 1990). Физиологические показатели линьки – содержание воды в организме, масса выпавших и растущих перьев – изменяются по колоколообразной кривой (Дольник, Гаврилов, 1974; Murphy, King, 1992). Потребление дополнительных и высококалорийных кормов усиливается на время линьки и ослабевает постепенно (Murphy et al., 1988); так же постепенно изменяется способность к полету у многих видов (Haukioja, 1971; Morton, Morton, 1990).

Рост массы всего обновленного оперения изменяется по сигмоидальной кривой (рис. 2). Рост отдельного пера очень близко соответствует кривой логистического роста (Bensch, Grahn, 1993). Видимый рост пера составляет лишь часть периода его развития; скрытые метаболические процессы, сопутствующие линьке, требуют существенного вложения вещества и энергии (Murphy, King, 1992). Линьке должны предшествовать скрытые затраты на создание снабжающих ее структур; их окончательная резорбция возможна только после полного завершения видимых процессов.

Множество подобных наблюдений наводит на мысль, что линька представляет собой единый, целостный процесс, обеспеченный общими ре-

сурсами организма. В простейшем случае скорость роста ограничивается скоростью деления клеток. Если других ограничений нет, то масса клеток будет увеличиваться экспоненциально. Но масса оперения конечна. В сформированных перьях деление прекращается, и клетки, образовав роговую структуру, отмирают. Скорость роста массы клеток убывает тем быстрее, чем меньше остается несформированных перьев, так что общее развитие процесса может следовать кривой логистического роста. Этому может способствовать преимущество от скорейшего завершения процесса при ограниченной пиковой мощности. Возможно, постепенное, а не резкое торможение роста обусловлено топологией системы дополнительного кровоснабжения, развитие и свертывание которой должно идти последовательно, в зависимости от предыдущего этапа.

Независимо от знания конкретных причин и механизмов, доказательство логистического принципа течения линьки указывало бы на высокую степень целостности всего процесса, скоординированности и взаимозависимости его частей, установило бы однозначную связь между интенсивностью и продвинутостью линьки, определило их зависимость от времени.

Для доказательства мы рассмотрим частоту встреч птиц на каждой стадии линьки в природной обстановке. Если выделенные стадии одинаковы по длительности, то и в выборке птиц, отловленных за весь период линьки, они должны встречаться в равной пропорции. Отличия в длительности стадий вызовут соответствующие отклонения встречаемости птиц, если прочие условия не меняются на протяжении периода отлова. Мы постараемся нейтрализовать влияние этих условий и найти метод, в наибольшей степени отвечающий задаче периодизации.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Отлов птиц

Материал собран на Енисейской экологической станции Института проблем экологии и эволюции им А.Н. Северцова, в окрестностях д. Мирное Туруханского р-на Красноярского края (62°20' с.ш., 89°00' в.д.). Использованы данные отлова птиц в 1989–2011 гг. на участке поймы р. Енисей.

Отлов птиц проводили с помощью паутиных сетей (10 × 3 м, ячея 14–18 мм), размещенных равномерно по площади с интервалом 50 м. Сети держали открытыми с 8 часов вечера до 12 часов следующего дня на площади 5–7 га с таким расчетом, чтобы одновременно работали 20–30 сетей, а интервал между проверками был не более 1 ч. На следующий день сети открывали на соседних линиях площадки и т.д., до полного покрытия кон-

трольной площади. Через 10 дней облов площадки повторялся в той же последовательности.

В 1989–1995 гг. регулярный отлов в 200 положениях проводили в течение 10 декад, с начала июня по начало сентября включительно. С начала июля у птиц регистрировали линьку (или ее отсутствие). В последующие годы отлов в 60 положениях заканчивали в конце июля, но линьку отмечали у всех птиц со второй декады июня.

Для анализа мы отобрали данные по отлову взрослых птиц 4 обычных видов дроздов, по которым набрано существенное количество описаний полной послебрачной линьки: рябинник (*Turdus pilaris*) 340, темнозобый дрозд (*T. ruficollis atrogularis*) 694, белобровик (*T. iliacus*) 242, сибирский дрозд (*Zoothera sibirica*) 550 описаний.

Описание линьки

Описание линьки вели по стандартной полуквантитативной методике (Дольник, Гаврилов, 1974; Виноградова и др., 1976), с небольшими изменениями. При описании смены полетных перьев – маховых и рулей – 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 сформированное новое перо. Сформированность пера на каждой фазе получала предварительную оценку в баллах от 0 до 5 соответственно (Newton, 1966; Evans, 1966).

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

Обработка данных по описанию линьки

Вклад пера в продвинутость линьки зависит от фазы роста. В большинстве руководств этот вклад оценивается баллами от 0 до 5, равными номеру фазы (Newton, 1966; Evans, 1966; Naukioja, 1971; Дольник, Гаврилов, 1974; Виноградова и др., 1976). Мы использовали очень близкую шкалу (%) продвинутости замены пера (0–20.5–33.2–59.9–90.0–100) для соответствующих фаз, обоснование которой рассмотрено отдельно (Бурский, в печати). Здесь важно отметить, что под старым пером до его выпадения проходят процессы, требующие, по нашим расчетам, 16.7% общих затрат на формирование пера. Еще 3.6% затрат расходуется после завершения видимого роста пера (Бурский, в печати). Эти затраты скрыты от наблюдения и вносятся с запаздыванием (после

выпадения старого пера) или с опережением (до полного окончания процессов, связанных с его кровоснабжением), что несколько искажает истинную картину линьки.

Продвинутость линьки участков полетного оперения обычно (например, Newton, 1966) оценивают долей суммы этих баллов от максимума (для первостепенных от 45 баллов). Многие авторы обращали внимание на различие перьев по размеру и вводили поправки по массе, чтобы точнее учесть время, необходимое на их формирование (Bensch, Grahn, 1993; Dawson, 2003; Dawson, Newton, 2004; Underhill et al., 2006). По изученным примерам (Dawson, Newton, 2004) мы определили соотношение длины и массы первостепенных у дроздов и на основе измерений формулы крыла (наши данные) оценили вклад каждого по массе. Различия оказались существенными: так, 3-е маховое темнозобого дрозда превосходит 10-е в 1,64 раза. Поэтому мы ввели поправку на их различие и выражали продвинутость линьки на участке как долю сформированной массы оперения от конечной массы.

Описание покровных перьев преобразовывали в долевое соотношение старых, растущих и новых. Оценкой продвинутости линьки считали сумму доли новых и половины доли растущих перьев. Таким образом, оценка продвинутости линьки на каждом участке оперения выражалась долей замененного оперения. В течение линьки она могла изменяться от 0 до 1.

Характеристику линьки особи в целом получали взвешенным усреднением оценок на семи участках оперения в соотношении, пропорциональном массе перьев на них. В литературе приводятся такие соотношения для снегиря (Newton, 1966) и зяблика (Дольник, Гаврилов, 1974). Дрозды превосходят их по массе 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%, рули 13%, голова 4%, спина 24%, брюхо 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 упрощение не сильно повлияло на общую оценку продвинутости линьки.

Кроме того, по “щербатости” (“raggedness” по Naukiõja, 1971) крыльев и хвоста мы определяли полноту летательной поверхности, которая может влиять на способность птиц к полету в период линьки. Перьям в фазах от 0 до 5 присвоили зна-

чения полноты 6–0–1–3–5–6 соответственно, а за общую оценку полноты летательной поверхности приняли сумму оценок всех 24 полетных перьев (одной стороны тела), деленную на максимальную сумму 144.

Таким образом, по описанию каждой пойманной особи мы определяли показатель продвинутости ее линьки для оперения в целом, а также полноту полетного оперения. Каждая оценка представляет собой относительный показатель и выражается долями единицы (или %).

Траектории линьки

Рассмотрим траектории изменения продвинутости линьки со временем при допущениях различных моделей, влияющих на метод выделения стадий. Огромное большинство исследований линьки основаны на императиве, что смена первостепенных маховых проходит равномерно, с постоянной скоростью, вне зависимости от смены остального оперения (рис. 3а). Тем самым первостепенные маховые признаются имманентной структурой, которая непосредственно отвечает на внутренние сигналы и определяет ход линьки оперения. На этой позиции основаны два первых, традиционных метода периодизации линьки.

Метод 1. Последовательное выпадение первостепенных маховых происходит через равные интервалы (Блюменталь, Дольник, 1966). Моменты выпадения крупных первостепенных (с 10-го по 2-е, при нумерации от вершины крыла) маркируют начало 9 стадий; 10-я и 11-я стадии соответствуют 3-й и 4-й фазам дорастания 2-го махового (Дольник, Гаврилов, 1974).

Метод 2. Увеличение суммарной массы первостепенных маховых новой генерации линейно связано со временем. Сформированность каждого нового пера оценивается баллами от 0 до 5, а границы стадий определяются делением максимальной суммы баллов на равные доли по числу стадий (Newton, 1966; Evans, 1966). Впоследствии метод был усовершенствован введением поправки на разницу перьев по массе (Dawson, Newton, 2004; Underhill et al., 2006).

Метод 3. В отличие от традиционных, этот метод (Могильнер, Рымкевич, 1984, 1990) учитывает рост всего оперения и предполагает нелинейную зависимость его от времени. Увеличение объема новой генерации (ОНГ) перьев приближается к выпуклой кривой, с существенным замедлением в конце (рис. 3б). Эмпирически выведенная функция ОНГ, а именно $\sqrt{[-\ln(1 - \text{ОНГ})]}$, линейно связана со временем в течение всей линьки. Авторы предлагают оценивать ОНГ по описанию как средневзвешенную продвинутость роста новых перьев по относительной длине (в диапазоне от 0 до 1) на некоторых индикаторных или всех

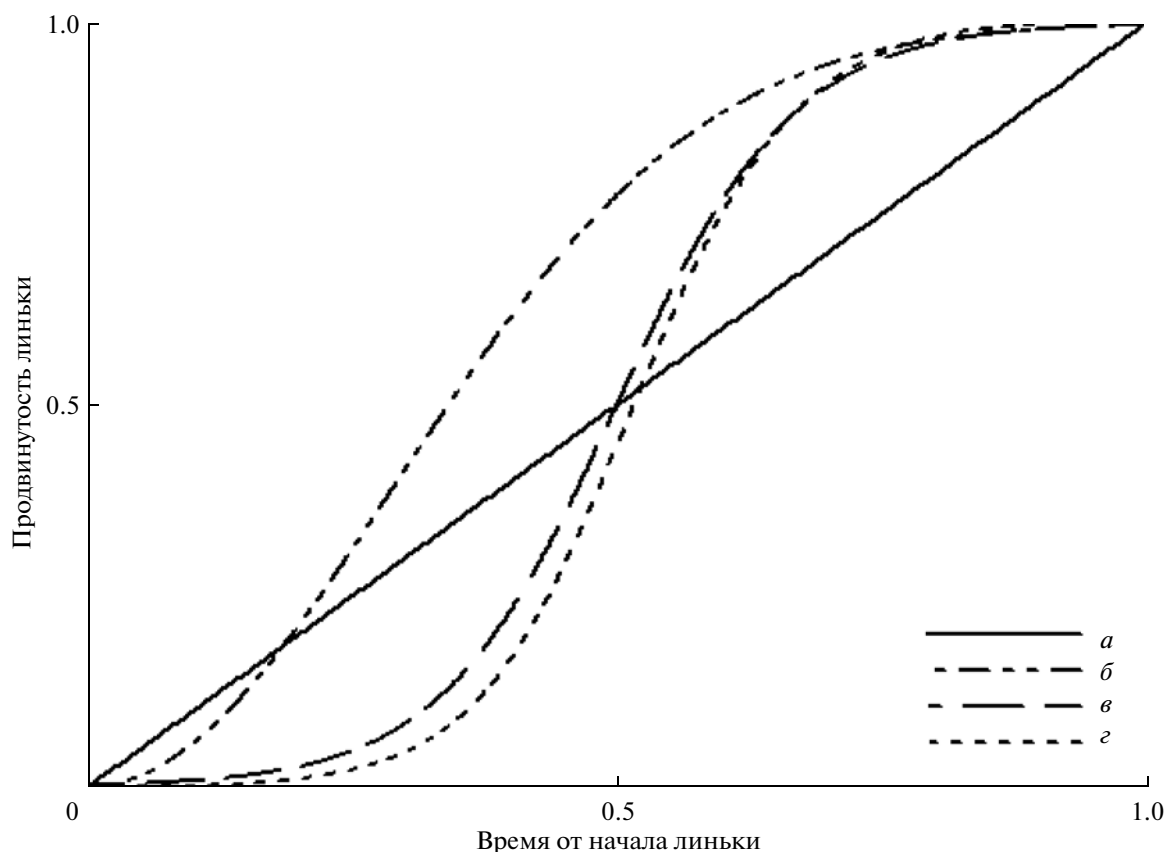


Рис. 3. Схема траекторий линьки за период проявления видимых признаков: *a* — линейная (методы 1–2), *б* — выпуклая (метод 3), *в* — логистическая для видимой линьки (метод 4), *г* — логистическая для истинной линьки (методы 5–7).

участках оперения, что близко к нашему пониманию продвинутости линьки. Преобразование ОНГ с помощью указанной функции позволяет получить эмпирический показатель, возрастающий линейно в течение линьки. Применяя обратную функцию, можно предсказывать изменение ОНГ во времени.

В следующих методах подразделения линьки на равные стадии мы предлагаем новый подход, основанный на логистической модели зависимости массы всего оперения новой генерации от времени (рис. 3в):

$$y = 1/(1 + e^{-x}), \quad y' = e^{-x}/(1 + e^{-x})^2 = (1 - y)y,$$

где x — функция времени, y — функция массы, y' — скорость увеличения массы. Максимальная скорость достигается при $y = 0.5$ и, следовательно, равна 0.25.

Логистическая траектория теоретически не имеет начала и конца. Фактически же она начинается с первой группы делящихся клеток, а практически обнаруживается после выпадения первого махового пера (M10). Заканчивается она тогда, когда исчезают последние явные признаки линьки, которыми мы считали чехлы в основании маховых M2 и M14–M16. По нашим наблюдени-

ям, эти моменты наступают при продвинутости полной линьки приблизительно $y_1 = 0.0025$ и $y_2 = 0.9975$, что соответствует абсциссе $x_1 = -6.0$ и $x_2 = 6.0$. Примем за единицу времени период линьки от x_1 до x_2 , а за единицу массы — всю совокупность заменяемого оперения. Нормируем логистическую траекторию таким образом, чтобы за время t от 0 до 1 масса перьев s изменялась от 0.0025 до 0.9975. Тогда каждому моменту и стадии линьки будет соответствовать единственное значение скорости (доля оперения за долю периода линьки), равное производной логистической функции. Выражая скорость v в долях от максимальной, получим формулы, более удобные для использования, с диапазоном значений между 0 и 1 по всем осям:

$$s = 1/(1 + e^{-12(t-0.5)});$$

$$v = 4(1 - s)s = 4e^{-12(t-0.5)}/(1 + e^{-12(t-0.5)})^2.$$

Они отражают количественную связь между относительными изменениями продвинутости и скорости линьки во времени независимо от ее продолжительности, что удобно как база для сравнения. Если по оси времени отложить дни с начала линьки, то t в формулах следует заменить

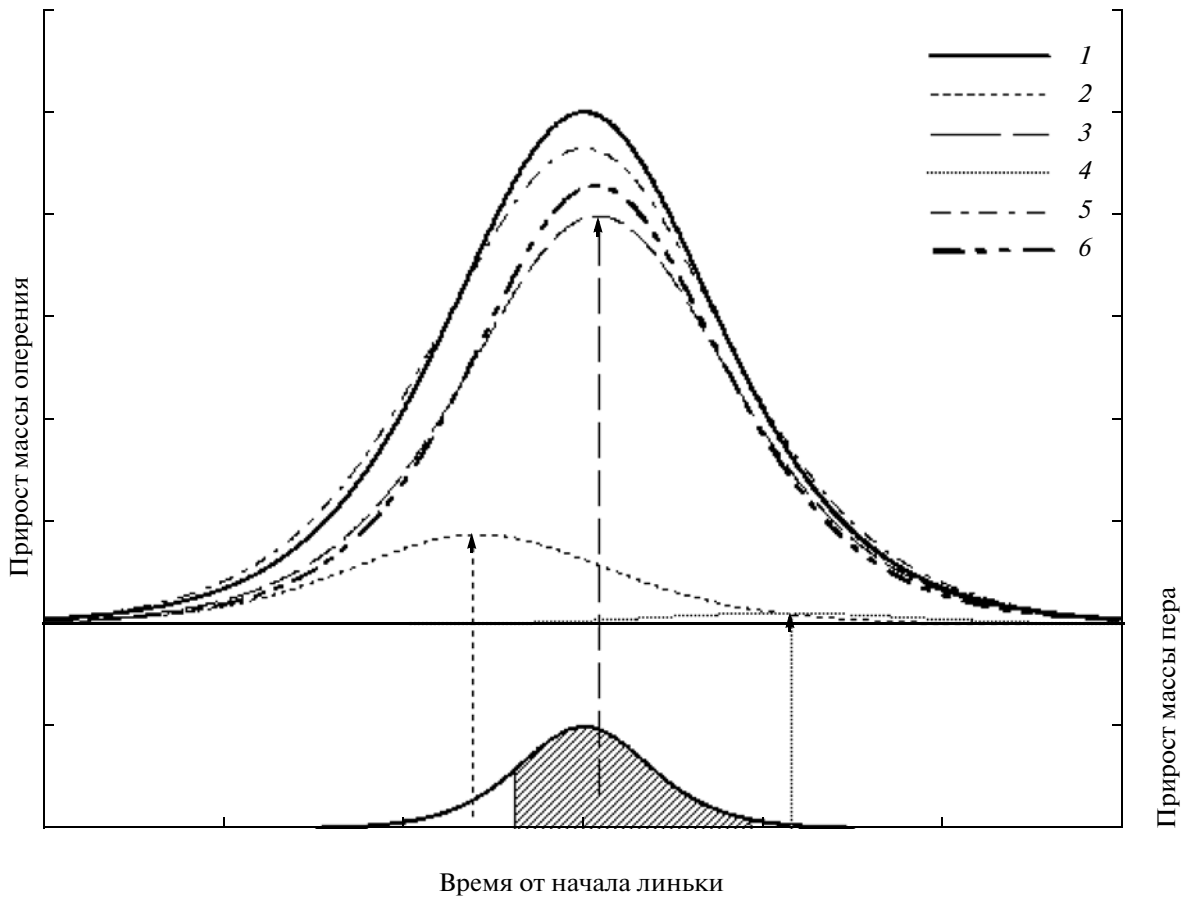


Рис. 4. Построение истинной траектории видимой линьки. Распределение общих затрат на фазы видимой (3) и скрытой (2, 4) линьки (вверху) смещено во времени так же, как при замене отдельного пера (внизу). Сумма затрат (5) не совпадает с ожидаемой (1), поэтому искомая траектория (6) нуждается в коррекции: $y_6 = y_1 y_3 / y_5$.

на d/T , где T — продолжительность линьки в сутках, d — дни с начала линьки.

Основываясь на логистической модели развития линьки, мы предлагаем несколько методов ее оценки. Они различаются в зависимости от того, насколько видимый рост оперения отличается от всего процесса линьки, включающего скрытые фазы.

Метод 4. Видимая масса синтезированного оперения за время линьки изменяется по логистической траектории (рис. 3в).

Методы 5–7 предполагают, что скрытые затраты на линьку существенны настолько, что ими нельзя пренебречь, а логистический характер присущ процессу линьки в целом, часть которого недоступна для наблюдения. По многим причинам, смоделировать видимую линьку при этом можно лишь приблизительно. Представим процесс как распределение скорости прироста массы оперения во времени (рис. 4, 1). Предположим, что перья мелкие, их достаточно много и продолжительность замены каждого пера ничтожно мала по сравнению с периодом линьки. Тогда меди-

аны линьки каждого пера распределены во времени так же, как вся линька, а распределение явных и неявных фаз повторяет общее распределение прироста во времени. Если перья крупные, то форма распределения общих затрат на каждую фазу почти не изменится, но сместится соответственно положению фаз при замене отдельного пера (рис. 4, 2–4, 4). После коррекции получаем распределение видимого прироста в течение линьки (рис. 4, 6). Интегрирование распределения (кумулятивное суммирование с малым интервалом) покажет видимое изменение массы оперения. Этот график, нормированный по горизонтали и вертикали, будет отражать соответствие между продвинутостью и продолжительностью видимой линьки при принятых допущениях (рис. 3г).

Форма распределения видимого прироста зависит от среднего относительного размера перьев k (отношения среднего периода линьки пера к периоду линьки всего оперения, рис. 5). Видимая линька строго сохраняет логистическое распределение только в случае, когда перья заменяются по порядку быстрее, чем оперение в целом ($k \rightarrow 0$). С

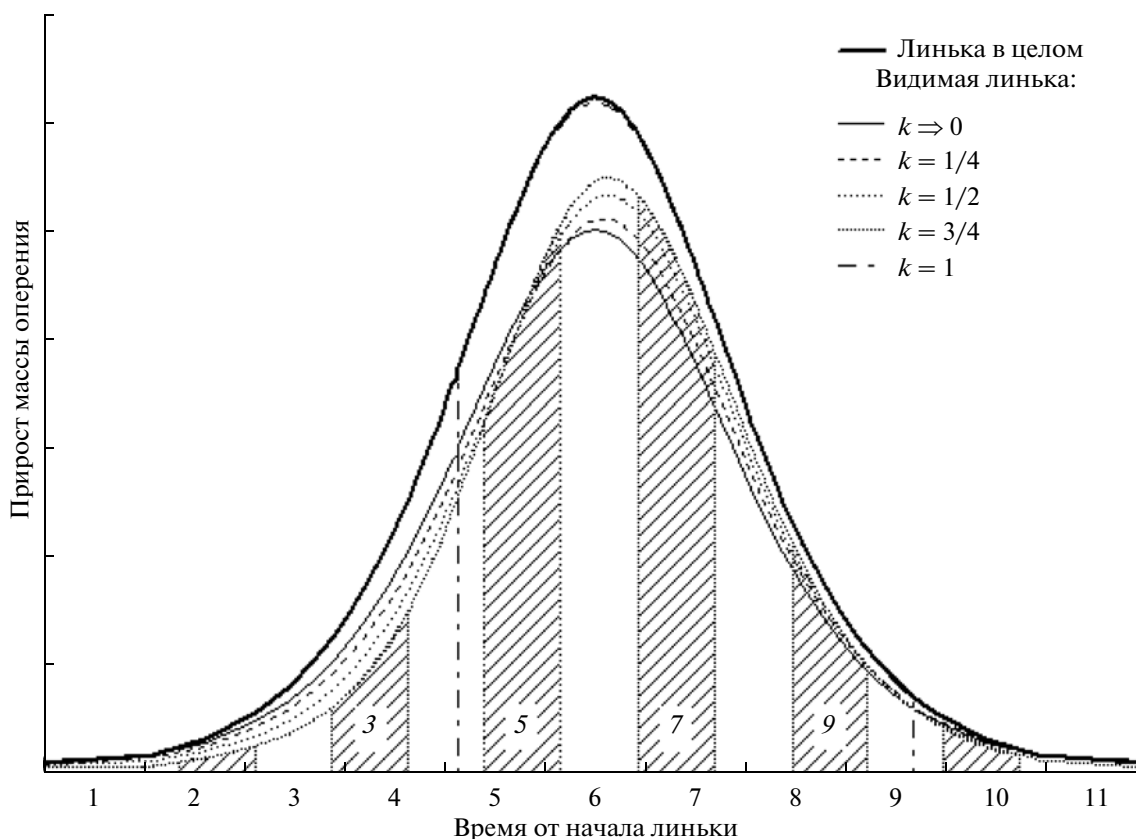


Рис. 5. Изменение скорости видимой линьки оперения во времени при различных значениях k (соотношения периодов замены одного пера и всего оперения) при условии, что полные затраты на линьку имеют логистическое распределение. На абсциссе указаны стадии при $k \rightarrow 0$; штриховкой выделены некоторые стадии при $k = 3/4$.

ростом k распределение приобретает правостороннюю асимметрию и положительный эксцесс. В предельном случае — когда все перья линяют одновременно ($k = 1$) — скрытые фазы их роста полностью совпадают и суммируются. При внешнем сходстве промежуточных распределений они различаются в начале и конце линьки: чем крупнее перья, тем больше синхронность скрытых фаз и больше времени проходит до выпадения первого пера и после дорастания последнего, так что период явной линьки становится заметно короче истинного.

Следуя установившейся практике, разделим смоделированный период видимого проявления линьки на 11 интервалов равной длительности. С ростом k стадии становятся короче и смещаются в сторону кульминации (см. рис. 5). При этом интенсивность явной линьки изменяется с запаздыванием по сравнению с истинной. Следовательно, в начале линьки подразделение на стадии по продвинутости становится несколько более дробным, чем в конце. Таким образом, несмотря на то, что истинные полные затраты на линьку имеют логистическое распределение, измеряемая масса оперения передает его в искаженном виде. Графики прироста, представленные на рис. 5, после ин-

тегрирования определяют соответствие между продвинутостью видимой линьки оперения и временем истинной линьки. Они позволяют рассчитать пограничные значения продвинутости для стадий истинной линьки, одинаковых по длительности. Такие значения определены для трех соотношений средней длительности замены пера и всей линьки: $1/4$, $1/2$ и $3/4$. Они положены в основу методов 5, 6 и 7 соответственно. Отметим, что при $k \rightarrow 0$ периодизация совпадает с методом 4. Ситуация при $k = 1$, когда все перья растут одновременно и одинаково долго, — чисто гипотетическая: она важна для понимания метода, но далее не рассматривается.

Методы периодизации линьки резюмированы в табл. 1 и на рис. 6.

Использование встречаемости для оценки длительности стадий

Относительную длительность стадий любой классификации можно определить по встречаемости птиц на каждой стадии линьки, если соблюдается равенство прочих условий. Если стадии равны по длительности, то за сезон отлова они имеют сходные шансы на обнаружение. Од-

Таблица 1. Критерии начала стадий в соответствии с допущениями семи методов

Стадия линьки	Состояние маховых (М)	Продвинуто сть линьки первостепенных	Объем новой генерации	Видимая продвинуто сть линьки всего оперения			
				метод 1	метод 2	метод 3	метод 4
1	Выпадение М10	>0.0000	>0.0000	>0.0000	>0.0000	>0.0000	>0.0000
2	Выпадение М9	0.0909	0.0481	0.0073	0.0136	0.0120	0.0100
3	Выпадение М8	0.1818	0.1789	0.0218	0.0384	0.0328	0.0279
4	Выпадение М7	0.2727	0.3582	0.0617	0.0927	0.0804	0.0724
5	Выпадение М6	0.3636	0.5455	0.1633	0.2007	0.1815	0.1738
6	Выпадение М5	0.4545	0.7083	0.3666	0.3784	0.3580	0.3555
7	Выпадение М4	0.5455	0.8304	0.6343	0.5954	0.5814	0.5823
8	Выпадение М3	0.6364	0.9106	0.8365	0.7800	0.7649	0.7764
9	Выпадение М2	0.7273	0.9573	0.9381	0.8975	0.8965	0.8983
10	Длина М2 > 1/3	0.8182	0.9815	0.9785	0.9573	0.9578	0.9597
11	Длина М2 > 2/3	0.9091	0.9928	0.9924	0.9853	0.9857	0.9864

нако обилие птиц каждого вида меняется в течение сезона (табл. 2). Учитывая это, мы рассчитывали относительную встречаемость: среднюю долю особей, проходящих данную стадию, среди всех взрослых особей вида, пойманных в ту же декаду. Но простое усреднение дробей приводит к смещенной оценке. Поэтому мы усредняли их в логарифмированной форме и взвешивали по вкладу в выборку для данной стадии. Например, встречаемость 10-й стадии по данным табл. 2 рассчитывали так:

$$\ln y = [1 \ln(1/56) + 14 \ln(14/47) +$$

$$+ 11 \ln(11/43)] / (1 + 14 + 11) = -1.383; \quad y = 0.25.$$

Встречаемость за два периода наблюдений (рис. 7) различалась крайними стадиями из-за необеспеченности данными в одном из рядов. В ранние годы из-за позднего начала регистрации линьки занижена встречаемость первых стадий. В последующий период работ наблюдения заканчивались в разгар линьки, и заниженными оказывались значения средних и поздних стадий. Чтобы избежать смещения оценок, мы рассчитывали встречаемость двух первых стадий по данным вто-

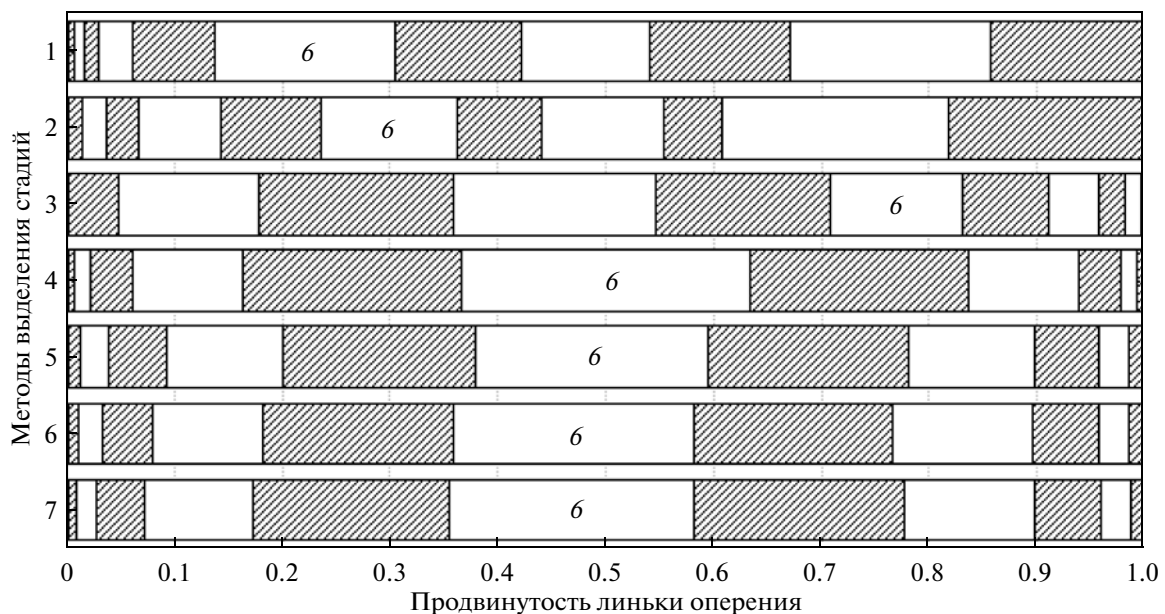


Рис. 6. Границы продвинуто-сти линьки оперения по стадиям, выделенным методами 1–7 (см. текст). Подписано положение средней (6-й) стадии.

Таблица 2. Пример представления данных: сезонное распределение поимок взрослых темнозобых дроздов на разных стадиях линьки (метод 5) за два периода наблюдений

Стадии линьки	1989–1995 гг.; декады								1996–2011 гг.; декады				
	I.07	II.07	III.07	I.08	II.08	III.08	I.09	Всего	II.06	I.07	II.07	III.07	Всего
До линьки	14	16	3	0	0	0	0	33	11	27	12	0	50
1	8	25	7	0	0	0	0	40	4	40	23	5	72
2	6	43	14	2	0	0	0	65	4	11	42	17	74
3	2	17	12	4	3	0	0	38	0	2	18	20	40
4	1	7	13	5	0	0	0	26	2	2	14	18	36
5	0	4	14	20	4	1	0	43	0	1	3	20	24
6	0	0	9	25	11	3	2	50	0	0	0	6	6
7	0	0	2	20	23	0	4	49	0	0	0	4	4
8	0	0	0	4	11	12	9	36	0	0	0	0	0
9	0	0	0	1	3	16	9	29	0	0	0	0	0
10	0	0	0	0	1	14	11	26	0	0	0	0	0
11	0	0	0	0	0	1	7	8	0	0	0	0	0
После линьки	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0
Всего	31	112	74	81	56	47	43	447	21	83	112	90	306

рого периода наблюдений, а все последующие — по данным первого периода.

Данные, отобранные с такими же ограничениями по всем видам и методам, сравнивали средними дисперсионного и регрессионного анализа в статистическом пакете программ STATISTICA 8.0 (StatSoft, Inc., 2008).

РЕЗУЛЬТАТЫ

По описаниям линьки отловленных птиц мы рассчитали показатели продвинутой замены первостепенных маховых и оперения в целом, что позволило отнести каждую особь к одной из 11 стадий, выделенных 7 различными методами периодизации. При этом каждая взрослая особь,

включая не линяющих, по времени поимки отнесена к определенной декаде. Способом, описанным в примере, рассчитана долевая встречаемость каждой стадии линьки у птиц по декадам в течение всего периода линьки популяции. Лог-трансформированные оценки встречаемости подвергнуты двухфакторному (виды, стадии) дисперсионному анализу. Данные по декадам и видам взвешенно объединены, и получены оценки средней встречаемости стадий и их выборочной вариации. Параллельно тем же способом получены средние оценки полноты полетного оперения, подвергнутые логит-трансформации. Средние значения в натуральном выражении помещены на рис. 8.

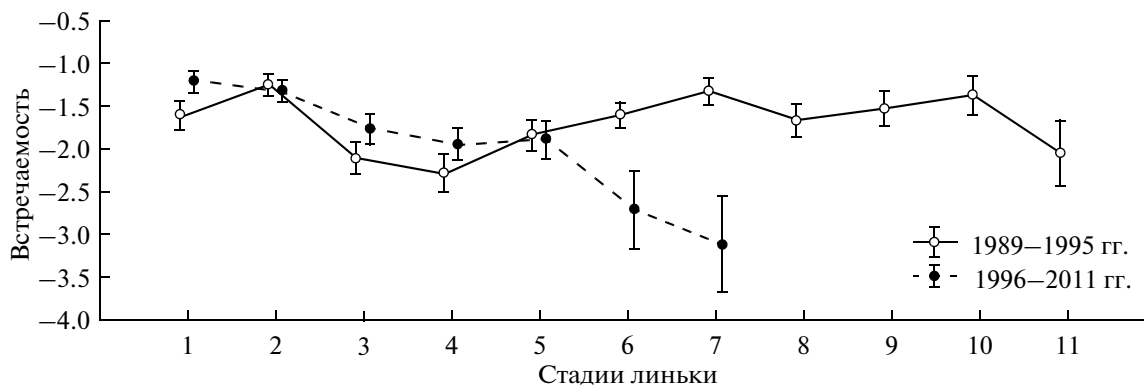


Рис. 7. Пример обработки данных из табл. 3: средние значения встречаемости ($\pm 95\%$ доверительный интервал) за два периода наблюдений.

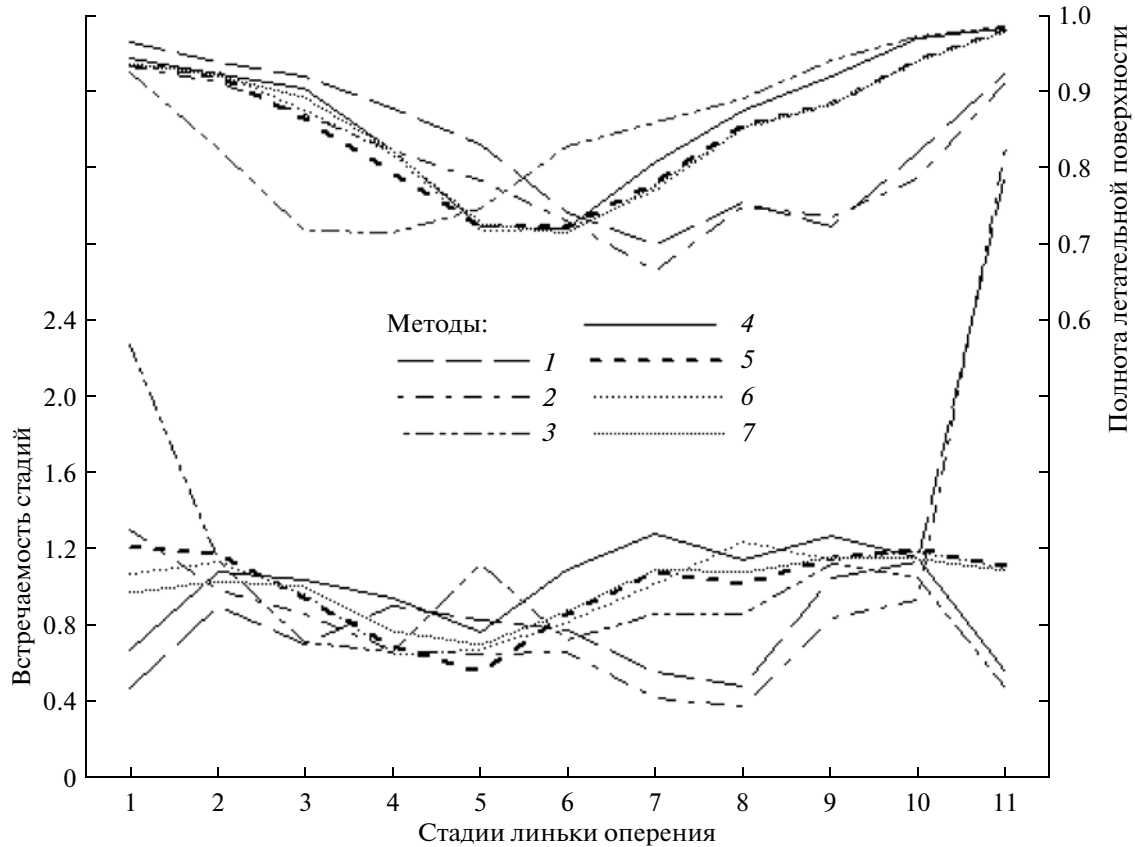


Рис. 8. Встречаемость стадий (внизу) и вероятная причина ее изменений (вверху). Встречаемость при равной длительности стадий принята за 1. Содержание методов см. в тексте. Вариация встречаемости по стадиям каждым методом оценивается как значимая (ANOVA: $F_{10} > 4$, $p < 0.001$).

Если стадии равны по длительности, то за весь период отлова птицы имеют равные шансы на поимку в течение каждой из них при прочих равных условиях. Принято считать, что миграционная способность птиц в период линьки ограничена (например, Носков, Рымкевич, 2008), но местные перемещения также могут влиять на локальную плотность популяции. Поэтому встречаемость стадий стандартизирована по отношению к суммарному обилию пойманных птиц за каждый период отлова. Вероятность поимки в разгар линьки

может уменьшаться также из-за снижения способности птиц к полету. Чтобы учесть такую возможность, мы поместили график изменения индекса полноты летательной поверхности (см. рис. 8) в ходе линьки.

Первый метод периодизации (по выпадению маховых) выделяется занижением длительности первой стадии, из-за чего вероятность поимки птиц, потерявших единственное маховое перо, снижается. Действительно, интервал между выпадением M10 и M9 настолько мал, что в боль-

Таблица 3. Различие двух первых интервалов между последовательным выпадением первостепенных маховых по данным о сравнении фаз роста в каждой паре перьев

Фаза роста свежесыпавшего пера (M9 или M8)	Фаза роста пера M10 по сравнению с M9			Фаза роста пера M9 по сравнению с M8			Различие доли старших (df = 1)	
	та же	старше		та же	старше		χ^2	p
	n	n	%	n	n	%		
Отсутствие пера	69	64	48	19	134	88	50	<0.001
“Палочка”	144	90	38	36	189	84	98	<0.001
“Маленькая кисточка”	299	155	28	127	184	59	71	<0.001

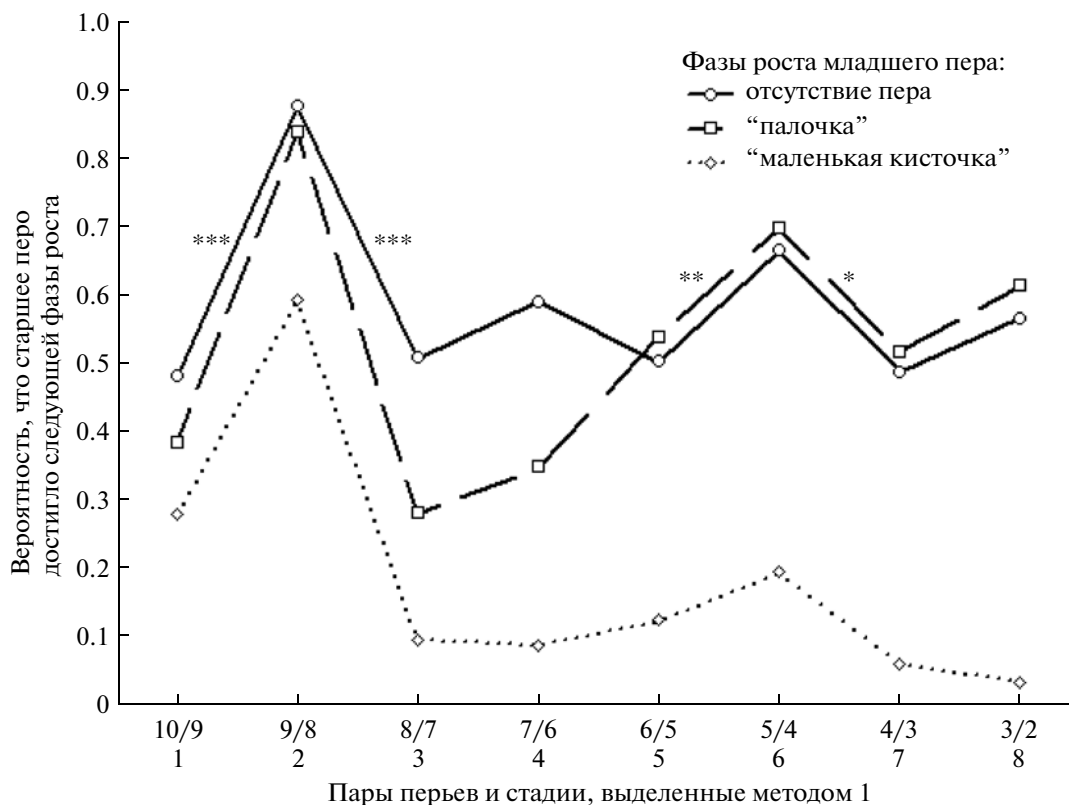


Рис. 9. Различие соседних первостепенных по фазам роста, рассчитанное как в табл. 3. Значимые различия между соседними интервалами, маркирующими стадии линьки, помечены звездочками (χ^2 : *** $p < 0.001$, ** $p < 0.01$, * $p < 0.05$).

шинстве случаев они проходят одну и ту же фазу роста параллельно (табл. 3).

Любопытно, что дальнейшее выпадение первостепенных также происходит попарно: М8 и М7, М6 и М5, М4 и М3 сближены в начальной фазе роста (рис. 9). Различия по встречаемости птиц на соответствующих стадиях линьки, выделенных методом 1, также отражают отмеченную закономерность.

Но основной тренд оценок встречаемости методом 1 — выраженное сокращение стадий 2–8, начало и конец которых маркирован выпадением маховых, а затем резкий рост на трех последних стадиях, маркированных фазами роста М2. Перегиб приходится на 8-ю стадию, с которой связано не только искусственное изменение способа периодизации, но и пик интенсивности линьки всего оперения. До и после этой стадии сумма оценок встречаемости практически одинакова, и это — веское основание считать 8-ю стадию серединой периода линьки (см. рис. 6).

Метод 2 мало отличается от предыдущего, поскольку также основан на замене первостепенных. Впрочем, подсчет баллов не зависит от того, обновляются маховые попарно или с равным промежутком, поэтому встречаемость изменяется плавно. Оценка первой стадии становится бо-

лее соизмеримой с остальными. Однако кульминация линьки по-прежнему смещена на поздние стадии, до нее встречаемость монотонно сокращается в 3 раза, а после — возрастает в 7 раз, так что диапазон вариации больше, чем в методе 1.

Метод 3 смещает кульминацию — замену половины оперения — на ранние стадии. Оценки первой и последней стадии также меняются на противоположные. Примененная функция роста предполагает нулевую начальную скорость и максимальное ускорение. Однако ускорение достигается не сразу, а по мере развития поддерживающих структур, в результате чего длительность первой стадии превышает ожидание более чем вдвое. На последних стадиях, согласно расчетам, прирост ничтожен и почти одинаков, но на деле последняя стадия отличается более явным завершением роста и проходит быстрее. На средних стадиях реальные изменения также проходят в целом быстрее, чем ожидается.

Последующие методы принципиально отличаются от предыдущих отсутствием резких отклонений. Метод 4 дает относительно симметричный и выпуклый график встречаемости: выровненную оценку стадий 2–10 и существенное занижение крайних стадий. Для них логистическое распределение предполагает плавное сниже-

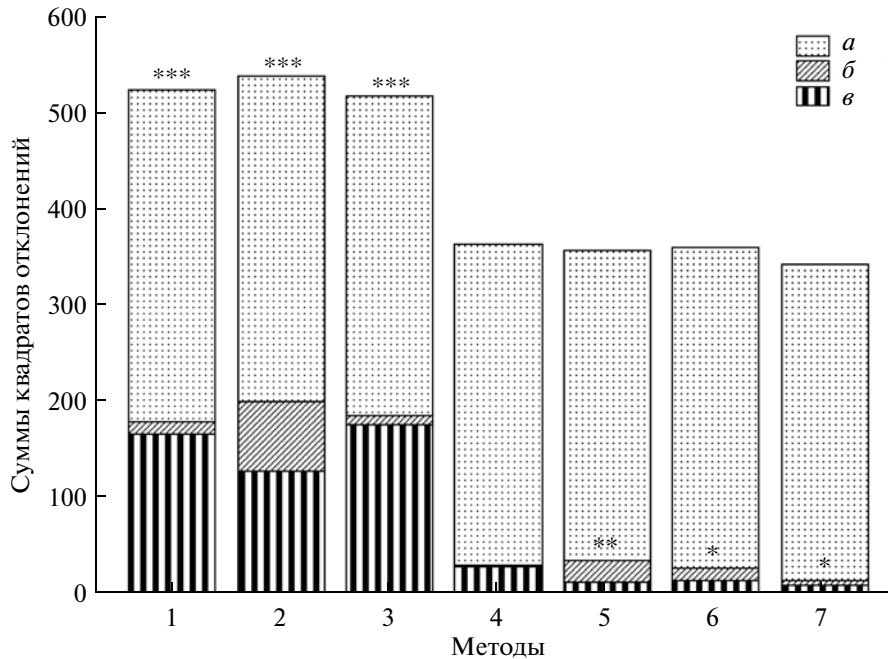


Рис. 10. Компоненты вариации встречаемости (в единицах лог-встречаемости) при различных методах периодизации. *a* — случайная вариация (индивидуальные, видовые, годовые отклонения выборки); вверху помечены значимые различия встречаемости стадий. *b* — ковариация встречаемости (в натуральных единицах) с полнотой полетного оперения; внизу помечены значимые корреляции. *v* — смещение метода периодизации от верного выделения стадий. * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

ние прироста. На практике оно не выполняется, так как процессы, связанные с линькой, скачком переходят в скрытую фазу. Это проявляется особенно резко на последней стадии, когда многочисленные покровные и полетные перья заканчивают видимый рост почти одновременно. В целом, искажение происходит из-за того, что неограниченное логистическое распределение укладывается в рамки, ограниченные первым и последним признаком линьки.

Методы 5–7 исправляют этот дефект, заранее устанавливая границы обнаружения линьки. При значительном сходстве, метод 7 задает самые узкие рамки, допуская, что перья крупнее, растут дольше ($k = 3/4$), дольше находятся в скрытой фазе, а в момент обнаружения (исчезновения) признаков роста вносят больший вклад в массу нового оперения (см. рис. 5).

На первый взгляд, график метода 7 (см. рис. 8) наиболее соответствует цели: он меньше других прогибается в середине. Но встречаемость (вероятность попадания в сети) должна уменьшаться в разгар линьки из-за меньшей подвижности птиц. Действительно, сокращение летательной поверхности (и способности к полету) вносит вклад в сокращение встречаемости птиц на средних стадиях при любом методе периодизации. Однако для первых трех методов этот вклад невелик по сравнению с другими нарушениями. Даже в методе 2 он объясняет лишь около трети отклонений

встречаемости от ожидаемого уровня ($R^2 = 0.36$, $p = 0.0503$). В методах 5–7, основанных на логистическом предсказании хода видимой линьки, ковариация встречаемости с полнотой летательной поверхности играет определяющую роль, достигая максимума в методе 5 ($R^2 = 0.64$, $p = 0.0031$).

В целом, вариация встречаемости вокруг ожидаемых равных значений имеет три источника (рис. 10). Главный из них — случайные выборочные отклонения в пределах каждой стадии. Они сохраняются на одном уровне независимо от метода, так как обусловлены индивидуальными, групповыми и видовыми особенностями и определяются использованием одной и той же выборки. По сравнению с ними, различия встречаемости по стадиям значимы при использовании трех первых методов. Различия между стадиями резко сокращаются при допущении о логистическом росте всей массы оперения. При учете скрытой линьки большая часть средних различий встречаемости объясняется ковариацией с индексом летательной поверхности, а смещение, вызванное некорректностью метода, минимально. Лучшим представляется метод 5, при использовании которого неравенство стадий больше соответствует поведению птиц.

ОБСУЖДЕНИЕ

Продолжительность стадий линьки, выделенных различными методами, тестируется с помощью оценок встречаемости — долевого представления особей, проходящих каждую стадию, в серии отловов.

Анализ показал, что длительность стадий, выделенных традиционными методами, может различаться почти на порядок. Методы 1-2, связывающие элементы линьки с обновлением первостепенных маховых, не обеспечивают привязку данных к шкале времени. Нелинейность обновления оперения сама по себе (метод 3) также не гарантирует желаемых результатов. Использование этих методов искажает представления о длительности, сроках начала, медианы и окончания линьки, если они получены не прямым способом, а экстраполяцией на основе изучения промежуточных стадий.

В частности, оценка стадий по первостепенным смещает максимальные затраты на синтез оперения с середины периода линьки на 8-ю стадию. Практически из этого может последовать вывод, что некоторые особи совмещают середину линьки с размножением, а незадолго до окончания линьки птицы неспособны нормально летать. Использование метода 3 может привести к противоположными выводами. Сравнение таких результатов бесперспективно.

Казалось бы, с помощью повторных поимок можно избежать “зависимости” от метода периодизации. Увы, особи, пойманные в самом начале и повторно в конце линьки — это миф, не только из-за малой вероятности поимки, а, главным образом, из-за перемещений птиц в начале и в конце этого периода. Между тем, искажения особенно велики на крайних стадиях. Если, например, интервал между поимками охватывает 10 первых стадий по методу 1, то, принимая последнюю стадию за 1/10 этого интервала, мы сократим период линьки на 25–28%. Если по повторным осмотрам известна продолжительность, допустим, семи средних стадий, то расчетная продолжительность всей линьки по методу 1 будет на 25%, а по методу 2 — на 36% короче истинной. Наконец, сравнение длительности 2-й и 8-й стадии по выпадению маховых на массовом материале приведет к ложному выводу об ускорении линьки более чем в два раза.

Надо отметить, что использование метода 3 с другими, авторскими коэффициентами роста пера по фазам его развития (Рымкевич и др., 1987; Могильнер, Рымкевич, 1990), вероятно, приблизило бы траекторию линьки к результатам, основанным на логистическом росте. По причинам, описанным отдельно (Бурский, в печати), эти коэффициенты представляются неоправданно заниженными. Использование запаздывающих оценок роста перьев позволило авторам подобрать опере-

жающую эмпирическую функцию их суммы, которая хорошо соответствует реальным данным по ходу линьки.

Методы, основанные на логистическом росте всей массы оперения, показали в несколько раз меньшие отклонения встречаемости от ожидаемых значений, чем остальные методы. Этот результат указывает на внутреннюю целостность линьки как саморазвивающегося процесса. По-видимому, внешние рамки, зависящие от эндокринного фона, определяют его начало и темпы “развертывания”, не нарушая закономерное соотношение стадий ускорения, кульминации и замедления. При этом изменение интенсивности диктуется масштабной перестройкой метаболизма всех тканей тела (Murphy, 1999). Саморазвитие настолько присуще этому процессу, что в некоторых случаях линька продолжается в ущерб другим функциям организма, если организм сталкивается с недостатком времени, вещества или энергии (Murphy et al., 1988).

Адекватность метода периодизации возрастает, если видимое изменение оперения рассматривается как часть единого процесса, имеющая скрытые затраты. Скрытые начальные фазы роста перьев вносят существенные искажения в первой половине периода линьки, когда ее истинная продвинутость больше, чем если судить по видимой массе перьев. Кроме того, видимые временные границы линьки приписывают организму скачкообразный переход из одного состояния в другое. Казалось бы, этот скачок (между нулевой и ненулевой интенсивностью линьки) пренебрежимо мал. Но он происходит на фоне малой интенсивности прироста и в зависимости от допущений сильно влияет на форму кривой ожидаемой продвинутости линьки во времени и на продолжительность крайних стадий.

Допущения, различающие методы 5, 6 и 7, касаются скорости замены отдельных перьев, которая зависит от многих обстоятельств: количества и размера перьев, очередности их замены на разных перилиях, что, в свою очередь, зависит от множества обстоятельств, включая терморегуляцию, необходимость активных перемещений для завершения размножения или поиска корма и мн. др. Мы проверили допущения, близкие к крайним, и убедились, что их влияние на периодизацию в целом невелико и не приводит к различиям, существенным для нашего материала. По-видимому, они определяют не изменение скорости затрат вещества и энергии на линьку, а порядок распределения этих ресурсов организма для решения задач физиологической корреляции и экологической приспособленности организма в период линьки. Это может сказываться, например, на соотношении линьки полетных и покровных перьев, маховых и рулевых, первостепенных и второстепенных в пределах общего потока ресур-

сов, что, в свою очередь, искажает оценку стадий по замене первостепенных, масса которых составляет лишь малую часть оперения.

В этом смысле показательна обнаруженная неравномерность выпадения первостепенных маховых. Сдвоенное выпадение соседних перьев М10 и М9 может быть следствием того, что их фолликулы снабжаются терминальным разветвлением общей артериолы. С другой стороны, последующая пауза может быть связана с началом кровоснабжения другого участка оперения, — например, спинной птериции после М10—М9, рулевых — после М8—М7 и т. д. Возможно, эта особенность более характерна для изученного набора видов или северного положения района исследований. Так или иначе, она проявляется с высоким уровнем значимости и показывает глубокую морфологическую связь между отдельными элементами оперения: положительную между соседними и компенсаторную — между удаленными. Многие исследователи отмечали различные сдвиги в порядке замены оперения: как между видами (например, Рымкевич и др., 1990), так и между полами или особями в зависимости от перекрывания линьки с размножением (например, Morton, Morton, 1990). С учетом целостного характера протекания линьки возникает вопрос: означают ли такие сдвиги замедление (или ускорение) линьки в целом или они сопровождаются компенсаторным ускорением (замедлением) смены оперения на другом участке? Для ответа на него необходима правильная периодизация линьки как основа для сравнения элементов.

Мы показали, что встречаемость (вероятность поимки) птиц зависит от полноты полетного оперения. Казалось бы, эта зависимость тривиальна, поскольку обе переменные связаны расчетами по числу и фазе роста сменяемых перьев. Действительно, “проседание” кривой полноты оперения (см. рис. 8) смещается в ту же сторону, что и у кривой встречаемости для данного метода периодизации. Однако это обусловлено лишь наглядной группировкой данных по стадиям; оценка полноты оперения птиц для всех методов остается одинаковой. Наш способ тестирования методов исходит из нуль-гипотезы, что встречаемость в течение равновеликих стадий не должна отличаться от некоторого распределения. В первом приближении мы принимаем его равномерным, предполагая одинаковую вероятность поимки каждой птицы, и находим сильное несоответствие этой нуль-гипотезе при использовании методов 1 и 2. Затем мы уточняем нуль-гипотезу, задавая каждой особи *фиксированную* вероятность поимки независимо от тестируемого метода, и условия для статистического сравнения здесь не нарушаются.

Мы не знаем, насколько снижается активность при сокращении полетной поверхности. Вероятно, отсутствие различных перьев влияет

по-разному. Поэтому формулировка новой нуль-гипотезы предполагает лишь корреляцию встречаемости с новым распределением. Методы 1—3 оказываются несостоятельными уже потому, что определяют резко различную встречаемость на соседних стадиях, которые не могут сильно различаться по активности птиц. Из остальных методов 5 уклоняется от ожидаемой корреляции меньше других. Этого достаточно, чтобы отдать ему предпочтение. Более того, если несколько изменить расчет летательной поверхности и считать, что два маховых пера, отросших наполовину, лучше, чем полное отсутствие одного пера, то корреляция встречаемости по методу 5 заметно возрастает.

Для более строгой проверки можно было бы оценить фактическое снижение подвижности на каждой стадии по частоте повторных поимок меченых птиц в зоне отлова. Снижение подвижности имеет сложную зависимость от неполноты различных частей оперения, а также связана с метаболическим стрессом, ослаблением костных тканей, ранимостью растущих перьев и другими обстоятельствами, достойными отдельного изучения.

Другое допущение, осложнившее сравнение, — это снижение численности, связанное с отлетом. Его влияние неоднозначно. Предположим, половина популяции покидает место линьки после 8-й стадии. Тогда встречаемость при переходе между этими стадиями вдвое сократится из-за частичного сокращения доли 9-й и относительного увеличения доли 8-й стадии, которая станет более обычной по сравнению с другими. Положение 7-й и 10-й стадии изменится слабее, а доли 6-й и 11-й стадий останутся почти без изменений. Так же неоднозначно повлияет снижение численности в определенный календарный момент. В целом, с учетом разнообразия видов и лет наблюдений, изменения численности, связанные с миграциями, увеличивают случайную вариацию выборки, но существенно не отражаются на смещении.

Напротив, начало наблюдений позже начала линьки, как и прекращение до ее окончания, снижают долю ранних или, соответственно, поздних стадий. Мы в основном избежали этого смещения, пожертвовав значительной частью материала. Однако наши осенние наблюдения заканчиваются, когда большинство темнозобых дроздов проходит 10-ю стадию. Следовательно, встречаемость последней стадии при верном методе оценки остается несколько заниженной, хотя это занижение не больше случайной ошибки.

Мы не рассматривали межвидовые, половые, сезонные и другие различия встречаемости и содержательные причины этих различий. Целью исследования было предложить метод периодизации линьки, который даст надежную основу для подобного содержательного анализа. Предлагаемый метод включает несколько этапов. Чтобы

Таблица 4. Определение стадии линьки особи по продвинутости видимой смены оперения

Разделение на 11 стадий				Разделение на 20 стадий					
№	<i>s</i>	№	<i>s</i>	№	<i>s</i>	№	<i>s</i>	№	<i>s</i>
0	0.0025	7	0.7800	0	0.0025	7	0.1807	14	0.8696
1	0.0136	8	0.8975	1	0.0080	8	0.2646	15	0.9168
2	0.0384	9	0.9573	2	0.0155	9	0.3665	16	0.9487
3	0.0927	10	0.9853	3	0.0275	10	0.4853	17	0.9696
4	0.2007	11	0.9975	4	0.0464	11	0.6053	18	0.9832
5	0.3784			5	0.0753	12	0.7139	19	0.9912
6	0.5954			6	0.1187	13	0.8028	20	0.9975

Примечания. № – номер стадии, *s* – продвинутость на верхней границе стадии.

выделить стадии полной послебрачной линьки, необходимо описать видимую смену оперения на семи участках, как это предлагается в широко используемых руководствах (Дольник, Гаврилов, 1974; Виноградова и др., 1976). По описанию рассчитывается индекс продвинутости линьки (см. раздел о методах). Индекс продвинутости позволяет определить стадию линьки по табл. 4. Следуя традиции, мы приводим разделение на 11 стадий. Разделение на 20 стадий дает возможность подробного анализа, а линейная интерполяция позволяет получить любое промежуточное значение.

При использовании метода надо иметь в виду, что скрытые процессы линьки происходят некоторое время до появления и после исчезновения явных признаков. Пограничные моменты видимой линьки ($s = 0.0025$ и $s = 0.9975$) достаточно условны. Они соответствуют низкой интенсивности линьки и опознаются, как правило, по отдельным крупным перьям. Следовательно, точное значение продвинутости в эти моменты может варьировать в зависимости от массивности этих перьев у разных видов, а также если при этом обнаруживаются следы линьки мелких покровных перьев. Вместе с тем, в период между пограничными моментами указанные стадии характеризуют *истинное* течение линьки: медиана приходится точно на конец 10-й стадии (из 20), а, например, 3-я стадия равна 18-й по интенсивности и т. д. Истинную продвинутость линьки к концу каждого дня наблюдений при необходимости можно вычислить по формуле

$$s = 1/[1 + e^{-9.314(d/T - 0.5)}],$$

где *T* – продолжительность линьки, *d* – день наблюдения от начала линьки.

В основе предложенной периодизации лежит оценка продвинутости видимой линьки всего сменяемого оперения от начала до конца, а не отдельных участков. Поэтому она может быть использована также для периодизации постъювенильной линьки или любой неполной линьки,

ожидаемый результат которой (т.е. массу сменяемого оперения) можно принять за 100%.

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

- 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.
- Бурский О.В.*, 2015. Индивидуальный показатель интенсивности линьки воробьиных птиц // Зоологический журнал.
- 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., Гаврилов В.М.*, 1974. Полуколичественный метод регистрации линьки у воробьиных птиц // Орнитология. № 11. М.: Изд-во МГУ. 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 рабчей группы проекта “Вид и его продуктивность в ареале”. Ин-т экологии Акад. наук Литвы. Вильнюс. С. 43–52.
- Носков Г.А., Рымкевич Т.А., 2008. Миграционная активность в годовом цикле птиц и формы ее проявления // Зоологический журнал. Т. 87. № 4. С. 446–457.
- Рымкевич Т.А., Могильнер 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., Grahn 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.
- Evans P.R., 1966. Autumn movements, moult and measurements of the Lesser Redpoll *Carduelis flammea carabiet* // Ibis. V. 108. P. 183–216.
- Haukioja E., 1971. Flightlessness in some moulting passerines in Northern Europe // Ornis Fennica. V. 48. P. 101–116.
- Morton G.A., Morton M.L., 1990. Dynamics of postnuptial molt in free-living mountain White-crowned Sparrows // Condor. V. 92. P. 813–828.
- Murphy M.E., 1999. Energetics and nutrition of moulting // Adams, N.J. & Slotow, R.H. (eds.). Proc. 22 Int. Ornithol. Congr., Durban. Johannesburg: BirdLife South Africa. P. 527–535.
- Murphy M.E., King J.R., 1992. Energy and nutrient use during moult by White-crowned Sparrows *Zonotrichia leucophrys gambelii* // Ornis Scandinavica. V. 23. P. 304–313.
- Murphy M.E., King J.R., Lu J., 1988. Malnutrition during the postnuptial molt of White-crowned Sparrows: feather growth and quality // Canadian Journal of Zoology. V. 66. P. 1403–1413.
- Newton I., 1966. The molt of the Bullfinch *Pyrrhula pyrrhula* // Ibis. V. 108. P. 41–67.
- StatSoft, Inc., 2008. STATISTIA (data analysis software system), version 8.0. www.statsoft.com
- Underhill L.G., Serra L., Brandao A., 2006. Progress with the statistical analysis of primary molt // Acta Zoologica Sinica. V. 52. P. 440–443.

A LOGISTIC MODEL OF ORGANISM EXPENDITURES DURING POSTNUPTIAL MOLT IN BIRDS

O. V. Bourski

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

e-mail: obourski@gmail.com

Study of molt in birds requires the background of equally long-lasting stages. They provide the basis for timing the process applying linear extrapolation. Unequal stages can distort the results dramatically and make comparison between species or populations meaningless. We considered the existing methods of staging of molt and suggested a new approach based on uneven expenditure of organism resources for plumage renewing. According to our model, total molt expenditures fit a plot of logistic growth. A simple calculation allows explicitly fix them to the time scale, including separation of equally long-lasting stages. However, a knowledge about the degree of correspondence between the total expenses and their external expression in the amount of new feathers is required for estimation of the pattern. Versions of estimating the total expenses at different assumptions about the fraction and distribution of hidden expenses for feather formation are suggested. The table for molt staging by plumage description and technique of its application are provided. The methods of staging based on the linear, curvilinear, and logistic models of molt development, with and without taking the hidden expenditures into account, are tested. The same sample of plumage descriptions of 1826 individuals caught during the whole molt season was divided into 11 equal stages applying different methods. Deviations of the results from the expected equal representation depended on the approach. Traditional methods led to significant deviations of occurrence at terminal stages, biased the median, and generated an artificial accelerating trend. Assumption of the logistic growth reduced deviations sufficiently. The logistic method with moderate amendment for hidden expenses was accepted as the best one. It was shown that residual deviations of occurrence from the expectation are inevitable for any method due to diminished mobility of birds at the top of molt.

Keywords: passerine birds, postnuptial molt, stages of molt, estimation methods, thrushes (*Turdus*)