

ФАУНА, ФЛОРА

УДК 598.2

**СЕЗОННЫЕ И СУТОЧНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ МАССЫ ТЕЛА
И ЖИРОВЫХ РЕЗЕРВОВ ЗЕЛЕННОЙ ПЕНОЧКИ
В ЗАПАДНОМ ПОДМОСКОВЬЕ****В.В. Гаврилов, М.Я. Горецкая, Е.О. Веселовская***(Звенигородская биологическая станция им. С.Н. Скадовского биологического факультета;
e-mail: vadimgavrilov@yandex.ru)*

Зеленые пеночки в течение всего периода пребывания в гнездовом ареале стремятся поддерживать массу тела на примерно одном уровне. В среднем масса тела птиц плавно увеличивается от начала к середине и концу дня. Колебания массы тела птиц следуют за колебаниями суточной локомоторной активности. Во все периоды жизненного цикла жировые резервы достоверно возрастают во второй половине дня. Колебания жировых резервов зеленых пеночек следуют за колебаниями массы тела птиц. Зеленые пеночки покидают район гнездования с меньшей массой тела и меньшими жировыми резервами, чем они имеют в момент прилета.

Ключевые слова: суточные и сезонные ритмы, масса тела, жировые резервы, зеленая пеночка.

Ритмичность общей жизнедеятельности и отдельных ее проявлений свойственна всем животным. В ее основе лежит специфика биохимических и физиологических реакций, протекающих в организме. Функционирование целого организма основано на интеграции отдельных ритмов и согласовании их с временными изменениями внешней среды. Неодинаковость экологических условий в разное время суток, а также свойственная большинству районов земного шара сезонная динамика факторов среды привели к тому, что в процессе эволюции ритмы биологических процессов оказались соизмеримы с масштабами суточных и сезонных изменений среды. Для птиц суточная и сезонная периодичность характерны в очень высокой степени [1–10].

Зеленая пеночка (*Phylloscopus trochiloides viridanus*) является одним из примеров быстрого расселения вида. В начале XX в. в Московской обл. встречались лишь единичные особи этого вида. А уже к концу 60-х гг. ее численность значительно увеличилась, и она стала существенным компонентом биоценозов [11]. Однако несмотря на практически столетнее обитание зеленой пеночки в средней полосе, в ее экологии еще много неизвестного.

Настоящая работа продолжает исследование биологии зеленой пеночки в западном Подмоскowie, начатое данной группой исследователей [11, 12], и посвящена анализу массы тела и жировых резервов у свободноживущих зеленых пеночек в течение всего гнездового и послегнездового периодов — от момента прилета в район гнездования до отлета.

Материалы и методы

Полевые исследования проводили с июля 1999 г. по октябрь 2010 г. на Звенигородской биологической станции им. С.Н. Скадовского биологического факультета МГУ (Московская обл., координаты: 55°44' с.ш., 36°51' в.д.). Перемещающихся птиц отлавливали стационарными паутинными сетями. Сети от 5 до 15 м длиной и от 2 до 3 м высотой со стандартной ячейкой 14 мм располагали в пойме р. Москвы и на границе поймы и первой надпойменной террасы, на участке площадью примерно 2,75 га, среди деревьев и кустарников. В разные периоды отлова использовали от 14 до 60 сетей, расположенных в одних и тех же местах. Сети стояли круглые сутки, время поимки птиц определяли с точностью до 0,5–1 ч. Пойманных птиц кольцевали, измеряли, взвешивали, определяли наличие жировых резервов, затем отпускали. Некоторых птиц отлавливали повторно по нескольку раз. Всего было поймано 159 зеленых пеночек.

Подкожные жировые резервы у птиц изменяются пропорционально содержанию жира в полости тела и тканях, всегда составляя половину общих запасов жира [13, 14]. Подкожный жир, расположенный в жировых депо, просвечивает через кожу и у мелких птиц виден при раздувании перьев. На этом основаны методы прижизненной оценки жирности птиц. Был использован полуколичественный метод определения жира, когда видимым подкожным жировым резервам присваиваются баллы по возрастающей [13–15].

Ранее, в предыдущей работе [12], было показано, что все сроки различных фаз гнездового и послегнез-

дового циклов у зеленой пеночки стабильны из года в год. Вариации в датах не превышают недели, поэтому данные, полученные в разные годы, можно объединить с учетом небольшой поправки на конкретные условия каждого года.

Общее время пребывания зеленых пеночек в районе гнездования составляет чуть больше 80 дней, его можно разбить на 3 периода:

1) прилет и предгнездовой период, 2) гнездование, 3) вождение выводков, линька и отлет. Прилет птиц считали от момента первого появления птиц на территории (первое попадание в сети). Началом гнездового периода считали появление птиц с наседным пятном, что указывало на наличие сначала гнезда, затем яиц и позже птенцов у пойманных птиц. Вождение выводков начиналось с появлением птенцов, практически одновременно у всех птиц начиналась линька — у птенцов постювенильная, у взрослых послебрачная. Также отмечали сроки последних поимок птиц в сети, что соответствовало отлету из района гнездования [12]. В данном исследовании для анализа мы разделили все время пребывания зеленых пеночек в гнездовом ареале на пять примерно равных интервалов (по 15 или чуть более дней). 1) От момента прилета до начала гнездования: конец мая (20) — 5 июля. 2) Откладка яиц и насиживание: 6—30 июня. 3) Выкармливание птенцов в гнезде: 1—14 июля. 4) Вождение выводков, послегнездовая дисперсия, начало и середина постювенильных и послебрачных линек: 15—31 июля. 5) Конец линек, предмиграционное поведение, отлет птиц: 1 августа — последние поимки птиц [15]. К сожалению, объем наших данных оказался недостаточным для деления гнездового периода на откладку яиц и насиживание и на выкармливание птенцов в гнезде, поэтому эти два периода были объединены для анализа суточной динамики массы тела и жировых резервов.

Результаты

Половые различия в массе тела и жировых резервах у зеленых пеночек. У зеленых пеночек нет различий между самцами и самками в окраске оперения. Однако у них есть небольшие размерные различия: в среднем самцы несколько крупнее самок [14]. Наиболее крупные птицы — самцы, а самые мелкие — самки, однако существует довольно большой размерный ряд, когда размеры самцов и самок перекрываются. Мы проанализировали половые различия в массе тела и жировых резервах у зеленых пеночек. В предгнездовой и гнездовой периоды пол зеленых пеночек легко установить по большому клоакальному выступу у самцов и наличию наседного пятна у самок [14, 15]. Раздельно для предгнездового и всего гнездового периодов мы проанализировали массу

Масса тела и жировые резервы самцов и самок зеленой пеночки в предгнездовой и гнездовой периоды жизненного цикла

Период жизненного цикла	Масса тела, г				Жировые резервы, баллы			
	Самцы, n		Самки, n		Самцы, N		Самки, n	
Предгнездовой период	16	7,2 ± 0,3	11	7 ± 0,4	16	2,25 ± 0,5	11	2,82 ± 0,9
Гнездовой период	7	7,3 ± 0,5	11	7,2 ± 0,4	7	1,86 ± 0,9	11	2,27 ± 0,4

тела и жировые резервы у самцов и самок зеленых пеночек (таблица). Масса тела самцов зеленой пеноч-

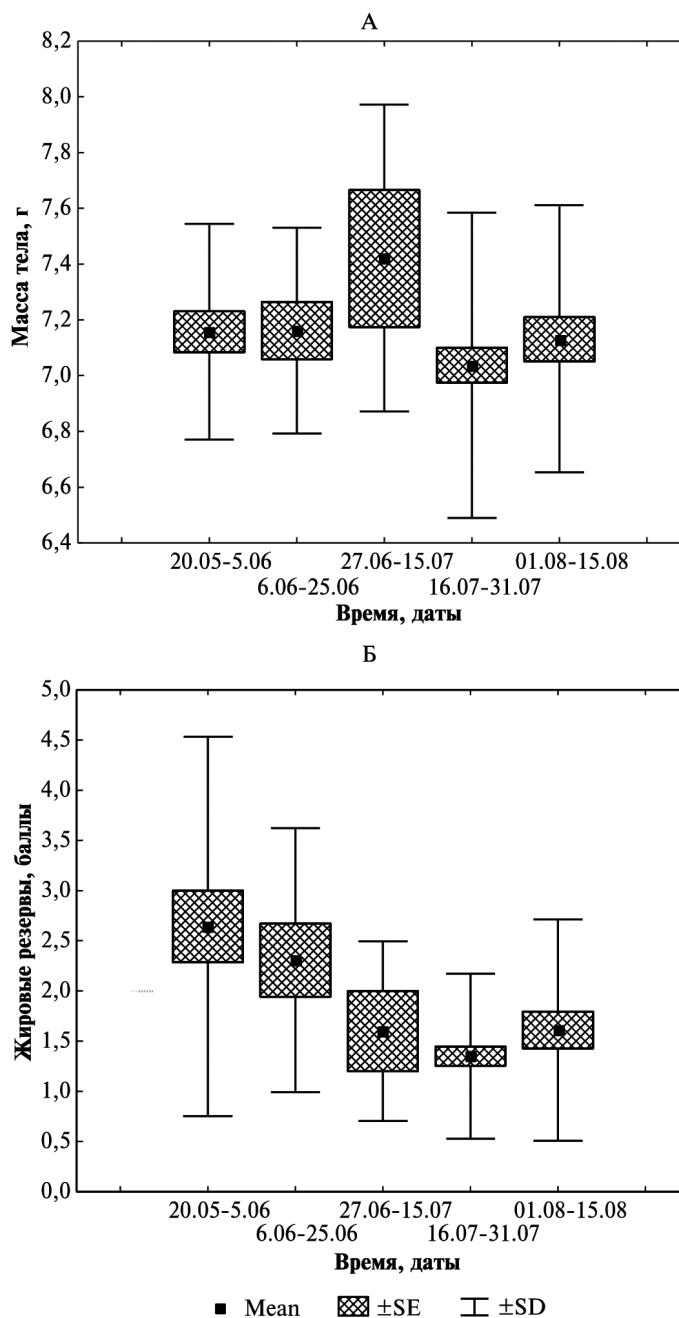


Рис. 1. Динамика массы тела и жировых резервов зеленой пеночки в период пребывания в гнездовом ареале. А — динамика массы тела; Б — динамика жировых резервов

ки оказалась действительно несколько выше массы тела самок, однако различия оказались недостоверными ($p > 0,05$, t-тест). Напротив, жировые резервы у самок зеленой пеночки были всегда выше жировых резервов самцов, однако и здесь различия оказались недостоверными. Эти результаты, а также то, что самцы и самки зеленой пеночки были пойманы в примерно равных соотношениях, позволили нам объединить все данные за определенный период без учета половых различий.

Сезонная динамика массы тела и жировых резервов у зеленых пеночек. Сезонная динамика массы тела, усредненная по периодам жизненного цикла, представлена на рис. 1, А. Средняя масса зеленых пеночек остается постоянной в течение предгнездового и всего гнездового периодов, затем следует небольшое уменьшение в период вождения выводков, послегнездовой дисперсии и линьки, а после небольшой подъем в конце пребывания в районе гнездования. Однако не выявлено достоверных различий средней массы тела в различные периоды ($p > 0,05$, t-тест).

Сезонная динамика показателя жировых резервов зеленой пеночки, усредненных по периодам жизненного цикла, представлена на рис. 1, Б. Динамика жировых резервов зеленой пеночки несколько отличается от динамики массы тела птиц. Жировые резервы максимальны в предгнездовой период, несколько меньше в гнездовой период, имеют минимум в период вождения выводков, послегнездовой дисперсии и линьки, а после возрастают в конце пребывания в районе гнездования, но их показатель меньше, чем в период гнездования. При этом величина жировых резервов в предгнездовой период достоверно отличается (выше) от величины жировых резервов в послегнездовые периоды ($p < 0,005$, t-тест). Величина жировых резервов в гнездовой период достоверно выше, чем в период вождения выводков ($p < 0,005$, t-тест). Между другими периодами достоверных различий выявлено не было.

Обращает на себя внимание тот факт, что птицы покидают район гнездования с меньшей массой тела и меньшими жировыми резервами, чем они имеют в момент прилета. При этом в случае жировых резервов эти различия достоверны.

Суточная динамика массы тела и жировых резервов у зеленых пеночек. В анализе суточной динамики массы тела и жировых резервов зеленых пеночек использованы средние данные за 1 ч в определенный период жизненного цикла.

В предгнездовой период в течение суток масса тела зеленых пеночек меняется незначительно, можно отметить лишь небольшой спад в середине дня и небольшое возрастание во второй половине дня (рис. 2, А). Однако все различия недостоверны, и можно заключить, что масса тела зеленых пеночек в предгнездовой период практически постоянна в течение суток. Жировые резервы зеленых пеночек в предгнездовой период колеблются в течение дня, но даже на фоне этих колебаний заметно возрастание жировых резервов к концу светового дня (рис. 2, Б). Жировые резервы в период с 17 до 22 ч достоверно выше, чем в остальное время ($p < 0,05$, t-тест).

В гнездовой период масса тела зеленых пеночек значительно меняется в течение дня: различия достигают 14% (рис. 3, А). Существуют два пика увеличения массы тела: утренний и вечерний. В середине дня масса тела зеленых пеночек падает. Жировые резервы зеленых пеночек в период гнездования также сильно меняются в течение дня (рис. 3, Б). Их колебания следуют за изменениями массы тела, т.е. к концу светового дня жировые резервы также возрастают, но эти различия недостоверны.

В период послегнездовой дисперсии масса тела зеленых пеночек в течение дня меняется незначительно (рис. 4, А). Следует заметить, что в среднем масса тела плавно увеличивается от начала к середине

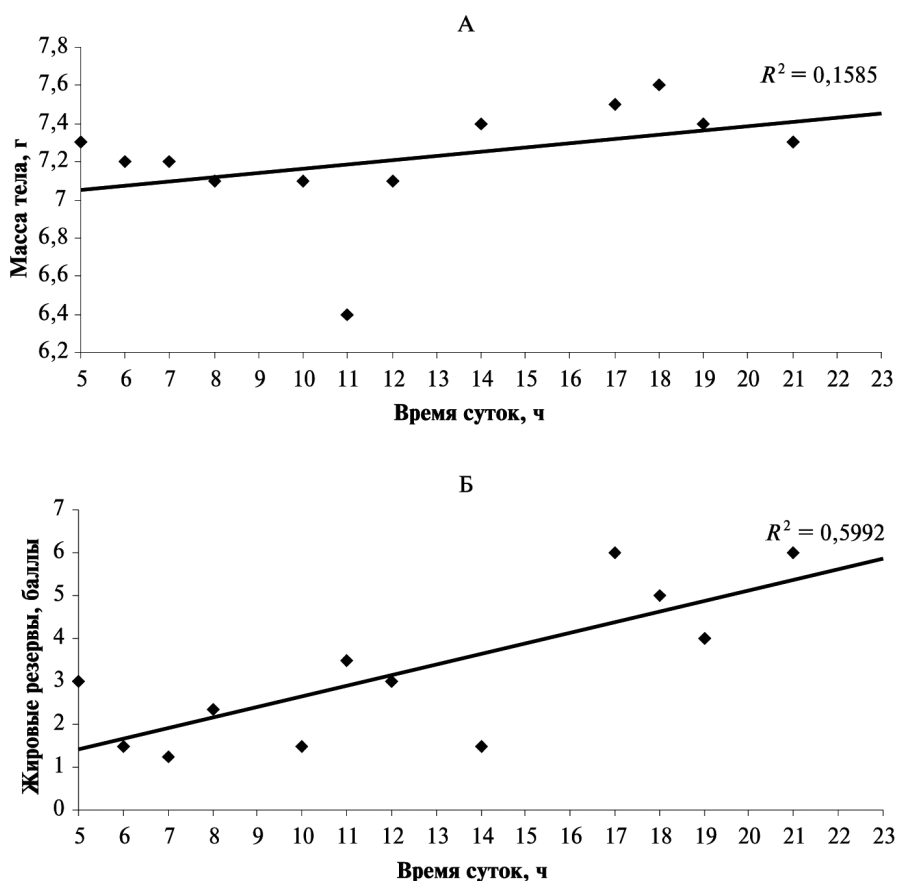


Рис. 2. Суточная динамика массы тела и жировых резервов зеленых пеночек в предгнездовой период. Обозначения: см. рис. 1

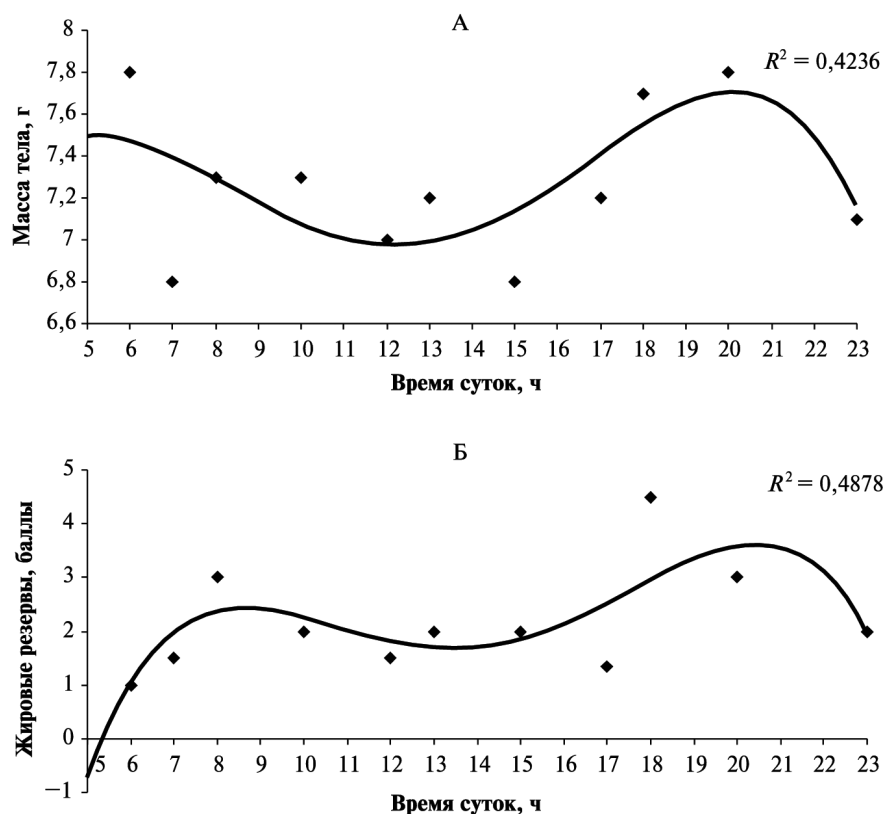


Рис. 3. Суточная динамика массы тела и жировых резервов зеленых пеночек в период гнездования. Обозначения: см. рис. 1

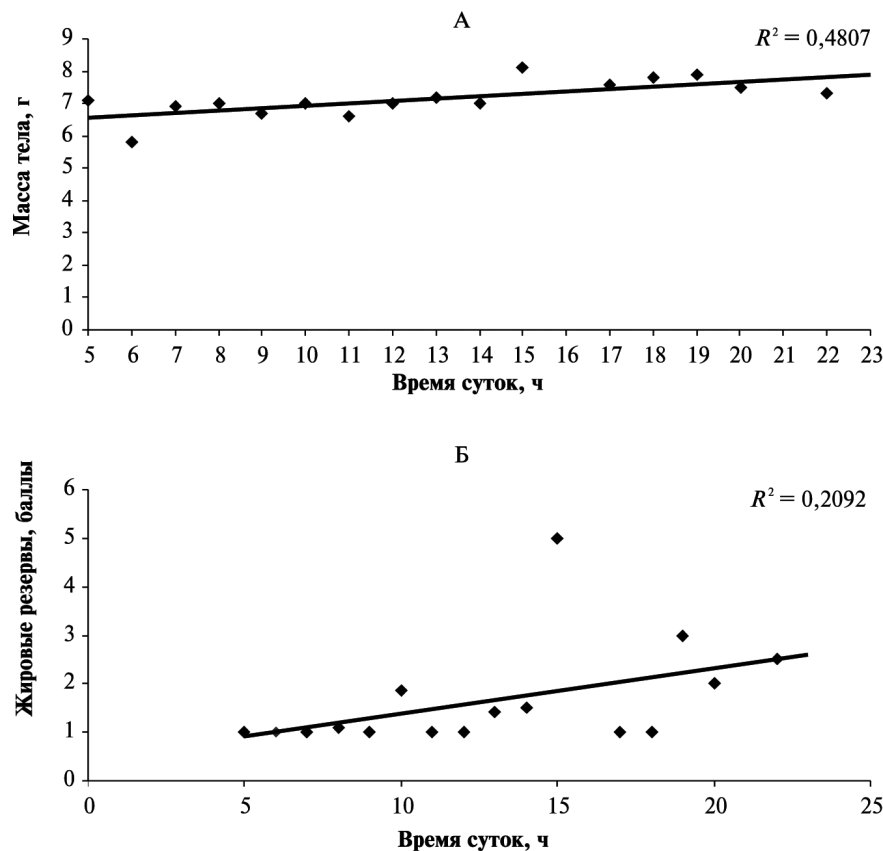


Рис. 4. Суточная динамика массы тела и жировых резервов зеленых пеночек в период послегнездовой дисперсии. Обозначения: см. рис. 1

и концу дня. Жировые резервы зеленых пеночек в период послегнездовой дисперсии в начале дня были на невысоком уровне, затем резко возрастали к середине дня, а в конце дня поддерживались на более высоком уровне, чем в утренние часы (рис. 4, Б).

В начале августа, когда завершается период линьки и начинается предмиграционный период, в суточных изменениях средней массы тела зеленых пеночек прослеживается достоверное увеличение от начала к концу дня (рис. 5, А). Средняя масса тела зеленых пеночек с середины дня (12 часов) достоверно выше, чем в утренние часы ($p < 0,05$, t-test). Изменения жировых резервов зеленых пеночек в предмиграционный период следуют за изменениями массы тела птиц. Достоверно возрастание жировых резервов к концу светового дня (рис. 5, Б). Жировые резервы в период с 15 до 22 ч достоверно выше, чем в остальное время ($p < 0,05$, t-test).

Обсуждение

Полетный вес птиц находится под внутренним контролем. Увеличение массы тела приводит к повышению нагрузки на крыло и возрастанию расходуемой на полет мощности. Однако птицы обладают высокой скоростью энергетического метаболизма, поддержание которого в условиях неравномерного поступления пищи возможно только при наличии буферных резервов питательных веществ. Запасание питательных веществ приводит к увеличению массы тела. Таким образом, масса тела птицы находится под постоянным давлением двух противоположно действующих факторов: контроля полетного веса и контроля веса энергетических резервов [2]. Все это приводит к сложной структуре суточных и годовых циклов изменения массы тела у птиц. При этом показано, что сезонные изменения среднего веса птиц в популяции закономерны и повторяются из года в год с большой точностью [2].

В целом можно заключить, что зеленые пеночки в течение всего периода пребывания в гнездовом ареале стремятся поддерживать массу тела на примерно одном и том же уровне. Однако на фоне общей закономерности су-

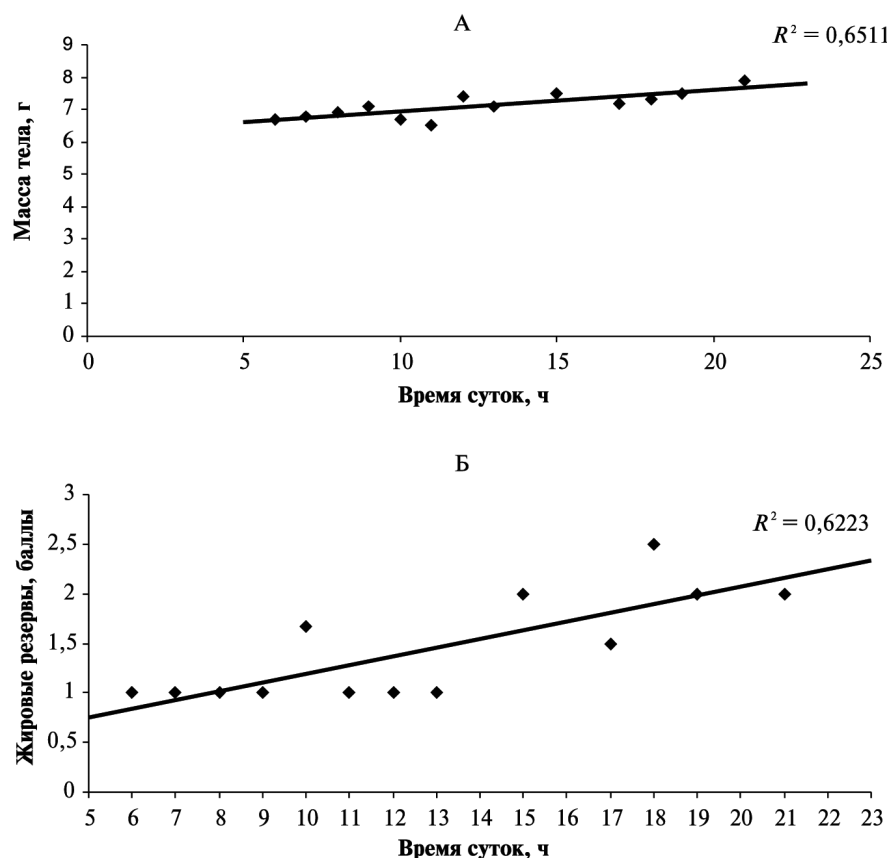


Рис. 5. Суточная динамика массы тела и жировых резервов зеленых пеночек в предмиграционный период. Обозначения: см. рис. 1

шествуют несколько частных. В среднем масса тела птиц плавно увеличивается от начала к середине и концу дня. Кроме того, в течение дня, как правило, существуют два пика увеличения массы тела: утренний и вечерний. Интересно отметить, что колебания массы тела птиц следуют за колебаниями суточной локомоторной активности [12]. В предгнездовой и послегнездовой периоды суточный ритм локомоторной активности зеленых пеночек имеет двухвершинный характер: первый пик, ярко выраженный, утренний и второй — вечерний [12]. Именно такой ритм локомоторной активности, связанный в основном с питанием птиц, приводит к слабым колебаниям массы тела. В гнездовой период классический двухвершинный ритм локомоторной активности отсутствует: пеночки равномерно активны все светлое время суток, но их активность в целом ниже [12]. Вследствие этого именно в этот период масса тела зеленых пеночек значительно меняется в течение дня. По-видимому, пеночки испытывают дефицит времени на кормежку в этот период, поэтому не способны полностью контролировать постоянство массы тела.

В немиграционные периоды жировые резервы птиц служат источником энергии для перенесения неблагоприятных условий жизни. По их изменению можно судить, когда птицы испытывают дефицит энергии, — тогда жировые резервы тратятся, а когда существует избыток энергии, — тогда жировые резервы растут.

При этом неоднократно отмечалось, что изменения жировых резервов не всегда следуют за изменениями массы тела птиц [2].

Жировые резервы зеленых пеночек достоверно меняются во время пребывания в гнездовом ареале. Жировые резервы максимальны в предгнездовой период, они несколько меньше в гнездовой период, имеют минимум в период вождения выводков, послегнездовой дисперсии и линьки, а в конце пребывания в районе гнездования возрастают, но меньше, чем в период гнездования. Эти результаты говорят о том, что в период с конца мая по конец июля в среднем зеленые пеночки тратят несколько больше энергии, чем изымают ее с пищи из среды обитания. И только в период с конца июля до отлета они имеют положительный баланс энергии, т.е. изымают из среды больше энергии, чем тратят. Предгнездовой период, когда жировые резервы максимальны, вероятно, менее благоприятный для зеленых пеночек.

В течение суток жировые резервы, как правило, колеблются незначительно, но иногда удается выделить утренние и вечерние пики. В этом случае

жировые резервы следуют за изменениями массы тела птиц. Однако во все периоды жизненного цикла жировые резервы достоверно возрастают во второй половине дня — к ночи. В этом случае жировые резервы тратятся ночью, когда птицы не питаются.

Заключение

Зеленые пеночки в течение всего периода пребывания в гнездовом ареале стремятся поддерживать массу тела на примерно одном уровне. Почти все колебания массы тела недостоверны, однако можно выявить несколько тенденций. Средняя масса зеленых пеночек остается постоянной в течение предгнездового и всего гнездового периодов, затем следует небольшое уменьшение в период вождения выводков, послегнездовой дисперсии и линьки и небольшой подъем в конце пребывания в районе гнездования. В среднем масса тела птиц плавно увеличивается от начала к середине и концу дня. Колебания массы тела птиц следуют за колебаниями суточной локомоторной активности. Жировые резервы максимальны в предгнездовой период, несколько меньше в гнездовой период, минимальны в период вождения выводков, послегнездовой дисперсии и линьки, а после возрастают в конце пребывания в районе гнездования, но меньше, чем в период гнездования. Во все периоды жизненного цикла жировые резервы достоверно возрастают во второй половине дня. Колебания жировых резервов зеле-

ных пеночек следуют за колебаниями массы тела птиц, при этом изменения жировых резервов выражены достовернее, чем изменения массы тела, как в течение суток, так и между разными стадиями жизненного цикла. Эти факты подтверждают наличие двойного контроля: контроля полетного веса птиц и контроля веса энергетических резервов. Зеленые пеночки покидают район

гнездования с меньшей массой тела и меньшими жировыми резервами, чем они имеют в момент прилета.

* * *

Исследование поддержано Российским фондом фундаментальных исследований (гранты № 09-04-01404-а и № 11-04-00992-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Дольник В.Р. Суточные ритмы кормовой и локомоторной активностей перелетных птиц // Исследования по биологии птиц / Труды ЗИН АН СССР. Т. 55. Л.: Наука, 1974. С. 3—13.
2. Дольник В.Р. Миграционное состояние птиц. М.: Наука, 1975. 398 с.
3. Gwinner E. Circadian and circannual rhythms in birds // Avian biology / Ed. by D.S. Farner and J.R. King. N.Y.; L.: Acad. Press, 1975. Vol. V. P. 221—285.
4. Daan S., Aschoff J. Circadian rhythms of locomotor activity in captive birds and mammals: their variations with season and latitude // Oecologia. 1975. Vol. 18. N 4. P. 269—316.
5. Berthold P. Migration: control and metabolic physiology // Avian biology / Ed. by D.S. Farner and J.R. King. N.Y.; L.: Acad. Press, 1980. Vol. V. P. 124—221.
6. Farner D.S. Avian annual cycles // Avian endocrinology / Ed. by A. Epplé and M.H. Stetson. N.Y.: Acad. Press, 1980. P. 331—336.
7. Гвинер Э. Годовые ритмы: общая перспектива // Биологические ритмы. М.: Мир, 1984. С. 44—54.
8. Шолов И.А. Физиологическая экология животных. М.: Высшая школа, 1985. 328 с.
9. Brandstatter R. The circadian pacemaking system of birds // Biological rhythms / Ed. by V. Kumar. BE-New Delhi: Springer and Narosa Publishing House, 2002. P. 144—153.
10. Wikelski M., Martin L.B., Scheuerlein A., Robinson M.T., Robinson N. D., Helm B., Hau M., Gwinner E. Avian

an circannual clocks: adaptive significance and possible involvement of energy turnover in their proximate control // Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci. 2008. Vol. 363. N 1490. P. 411—423.

11. Горецкая М.Я. Зеленая пеночка (*Phylloscopus trochiloides viridanus* Sundevall) на территории Звенигородской биостанции // Труды Звенигородской биологической станции. М.: Логос, 2001. Т. 3. С. 216—219.

12. Гаврилов В.В., Веселовская Е.О., Вострещова Е.В., Горецкая М.Я. Сроки различных фаз годового цикла и суточные ритмы локомоторной активности зеленой пеночки в западном Подмоскowie // Орнитология. М.: МГУ, 2008. № 35. С. 120—124.

13. Блюменталь Т.И., Дольник В.Р. Оценка энергетических показателей птиц в полевых исследованиях // Орнитология. 1962. № 4. С. 394—407.

14. Виноградова Н.В., Дольник В.Р., Ефремов В.Д., Павский В.А. Определение пола и возраста воробьиных птиц фауны СССР. М.: Наука, 1976. 189 с.

15. Гаврилов В.В., Гаврилов В.М., Горецкая М.Я., Веселовская Е.О. Изучение птиц методом отлова, прижизненной обработки и кольцевания. Методические указания для проведения летней учебной практики студентов биологического факультета МГУ // Руководство по летней учебной практике студентов-биологов на Звенигородской биостанции им. С.Н. Скадовского / Учебно-методическое пособие. М.: МГУ, 2004. С. 270—299.

Поступила в редакцию
08.11.13

SEASON AND DIURNAL CHANGES OF WEIGHT AND FAT RESERVES OF THE GREENISH WARBLER IN THE WEST OF MOSCOW REGION

V.V. Gavrilov, M.J. Goretskaia, E.O. Veselovskaia

Greenish warblers try to keep the same weight level during the whole period of their staying in the breeding area. On the average, weight increases smoothly from the morning to the afternoon and evening. Weight changes follow diurnal changes of locomotor activity. In all stages fat reserves are significantly higher in the second part of the day. Changes of fat reserves follow the weight changes. Fat reserves changes are more significant than weight changes both at diurnal level and at different stages of life cycle. This finding supports the existence of double control system: the control of bird fly weight and that of energetic deposition weight. Greenish warblers depart from the breeding area with lower weight and fat depositions than those they arrive with.

Key words: season and diurnal rhythms, weight, fat reserves, *Phylloscopus trochiloides*.

Сведения об авторах

Гаврилов Вадим Валерьевич — канд. биол. наук, ст. науч. сотр. ЗБС МГУ. Тел.: 8-495-992-42-14; e-mail: vadimgavrilov@yandex.ru)

Горецкая Мария Яковлевна — канд. биол. наук, науч. сотр. ЗБС МГУ. Тел.: 8-495-992-42-14; e-mail: mariagoretskaia1@mail.ru

Веселовская Екатерина Олеговна — мл. науч. сотр. ЗБС МГУ. Тел.: 8-495-992-42-14.