

УДК 598.289

РОСТ И РАЗВИТИЕ ПТЕНЦОВ БОЛЬШОЙ СИНИЦЫ (*PARUS MAJOR L.*) В ЦЕНТРАЛЬНОМ ЧЕРНОЗЕМЬЕ

© М.А. Микляева

Ключевые слова: рост и развитие; онтогенез; стабилизационные периоды; изменчивость; морфологические признаки.

Исследование раннего онтогенеза большой синицы показало более высокие темпы роста птенцов в Тамбовской области по сравнению с северными и восточными популяциями. Стабилизационные периоды в характере роста характерны для всех изучаемых признаков, кроме задней конечности. Уровень изменчивости морфологических структур у птенцов различается по возрастным группам: в начале гнездового периода максимально варьирует масса тела и длина клюва, ко времени вылета из гнезда – длина конечностей.

Исследование количественных закономерностей развития животных остается актуальной проблемой, поскольку индивидуальное развитие организмов представляет собой одно из ведущих направлений эволюционной зоологии [1, 2]. Если в течение эмбриогенеза на организм действуют определенные и сравнительно постоянные факторы, то в постнатальный период их спектр и амплитуда существенно возрастают, поэтому для выяснения особенностей постэмбрионального развития важны исследования в естественных условиях. Вопросам постэмбрионального развития птиц посвящено большое количество работ [1, 3–6, 26 и др.]. Однако в связи с трансформацией экосистем под воздействием природных и антропогенных факторов возрастает интерес к исследованию роста и развития широко распространенных видов в отдельных частях ареалов. Большая синица (*Parus major L.*) – один из видов, который на обширном пространстве сталкивается с самыми разными внешними условиями и демонстрирует широкий спектр адаптаций к условиям жизни [7–14]. В разных частях ареала подробно исследован рост большой синицы [1, 15–20 и др.]. В связи с этим вид может быть модельным видом при изучении влияния факторов среды на ранний онтогенез птиц. Особенности раннего онтогенеза большой синицы, в т. ч. характеристики роста и развития, могут хорошо отражать влияние на вид как внутривидовых и других биотических факторов, так и абиотических [21–23 и др.].

Целью данного исследования является анализ роста и развития птенцов большой синицы на территории Центрального Черноземья, который в дальнейшем может послужить основой для изучения влияния природных и антропогенных факторов на ранний онтогенез этого вида в этой части ареала.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собран в 2008–2010 гг. на агробиостанции Мичуринского государственного педагогического института (Тамбовская область), расположенной на северо-востоке Центрально-Черноземного района в

подзоне северной лесостепи. Были вывешены 27 дуплянок, в которых исследовали размножение, рост и развитие птенцов большой синицы. Путем регулярного осмотра гнезд определяли время вылупления птенцов, которых затем метили, взвешивали и измеряли через каждые 48 часов. Скорость роста относительной массы тела птенцов определяли по И.И. Шмальгаузену [24]. Измерение растущих птенцов проводили по Л.П. Познанину [1]. За показатель развития оперения брали длину 2-го первостепенного махового пера и средних рулевых. Вычисляли проксимальные (предплечье/плечо, голень/бедро), дистальные (кисть/предплечье, лапа/голень) и общий индексы конечностей (задняя конечность/передняя конечность). При определении индексов морфологические структуры соотносили с теоретической длиной тела. Взвешивали птенцов на электронных весах HL-200 с точностью 0,1 г, измерения выполняли с точностью 0,1 мм. Анализ данных выполнен стандартными методами [25] с использованием MS Excel 2007 и Statistica 6.0. Для оценки силы и формы зависимости между переменными величинами применяли линейные парный и множественный коэффициенты корреляции, многофакторный регрессионный анализ. Статистические гипотезы для оценки значимости показателей связи и параметров регрессии проверяли по критериям Стьюдента и Фишера–Снедекора.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Анализ средних показателей роста большой синицы в Центральном Черноземье показал закономерное увеличение морфологических признаков в постнатальный период жизни (табл. 1). При этом большинство морфологических признаков 18-суточных птенцов (масса тела, длина тела, головы, клюва, голени, лапы, второго махового и рулевого перьев) не достигают уровня взрослых птиц ($P < 0,001$). Исключение составила длина плеча, предплечья и кисти, сходные с длиной этих признаков у взрослых птиц.

Рост размеров морфологических признаков птенцов большой синицы от одной возрастной группы к другой

Таблица 1

Рост массы и частей тела, оперения птенцов большой синицы

Возраст (сутки)	N	Признаки											
		Масса (г)	Длина (мм)										
			тела	головы	клюва	плеча	предплечья	кисти	бедра	голени	лапы	второго махового пера	
0	50	1,2 ¹ ±0,07 ²	32,0±0,10	11,7±0,09	2,8±0,05	4,6±0,04	4,4±0,08	4,0±0,03	5,0±0,08	7,4±0,08	8,4±0,01	–	–
		0,9 ³	31,5	11,1	2,8	4,4	4,0	4,1	4,7	7,0	8,4		
		0,6 ⁴ -1,9 ⁵	29,9-33,2	11,0-12,7	1,1-3,0	4,3-5,2	3,8-5,3	3,6-4,4	4,5-6,1	6,8-8,4	8,3-8,6		
2	50	2,7±0,05	39,3±0,20	14,0±0,09	3,6±0,03	6,5±0,05	5,7±0,05	5,7±0,02	7,4±0,07	10,4±0,06	11,5±0,01	–	–
		2,4	39,2	13,7	3,5	6,2	5,5	5,6	7,2	10,1	11,4		
		2,2-3,3	30,0-40,2	13,3-15,2	3,2-4,0	6,0-7,2	5,2-6,4	5,3-6,1	7,0-8,4	10,0-11,2	11,3-11,6		
4	48	5,5±0,06	54,4±0,24	17,4±0,09	4,5±0,05	9,5±0,07	8,4±0,04	7,6±0,07	10,4±0,09	14,5±0,06	17,1±0,01	–	–
		5,3	53,5	17,2	4,3	9,2	8,2	7,3	9,8	14,1	17,2		
		5,0-6,3	53,0-60,0	15,8-18,4	4,0-5,0	8,9-10,3	8,0-9,0	7,1-8,4	9,7-11,6	14,0-15,3	17,0-17,3		
6	46	8,7±0,05	64,9±0,13	19,9±0,08	5,4±0,03	12,6±0,06	12,1±0,05	11,3±0,04	13,0±0,06	20,1±0,06	24,5±0,01	2,1±0,02	0,2±0,01
		8,4	64,2	19,6	5,3	12,3	11,9	11,1	12,8	19,8	24,6	2,1	0,2
		8,3-9,4	64,1-66,4	19,2-20,9	5,2-5,7	12,2-13,4	11,7-12,8	11,0-11,8	12,6-13,8	19,7-20,8	24,4-24,7	2,0-2,5	0,1-0,4
8	41	12,3±0,11	72,5±0,09	22,4±0,09	6,2±0,05	15,7±0,08	15,1±0,10	13,5±0,07	14,6±0,05	23,3±0,05	29,7±0,01	7,3±0,03	3,4±0,02
		11,8	72,1	22,0	6,0	15,4	14,7	13,2	14,4	23,1	29,6	7,2	3,4
		11,6-13,4	72,0-73,5	21,8-23,4	5,9-6,7	15,0-16,4	14,0-16,1	13,1-14,3	14,3-15,2	23,0-23,9	29,5-29,9	7,0-7,8	3,2-3,6
10	35	14,9±0,07	75,5±0,08	24,0±0,10	6,9±0,05	17,7±0,08	17,5±0,08	15,1±0,11	15,4±0,06	25,0±0,07	33,0±0,26	14,1±0,15	8,8±0,10
		14,7	75,2	23,5	6,7	17,4	17,1	14,8	15,2	24,8	33,0	13,4	8,3
		14,5-15,6	75,1-76,2	23,5-24,9	6,6-7,3	17,3-18,4	17,0-18,2	14,2-16,3	15,2-16,1	24,7-25,8	23,9-33,1	13,1-15,4	8,2-9,6
12	31	16,7±0,08	78,6±0,12	25,8±0,09	7,6±0,01	19,2±0,07	18,8±0,08	15,8±0,05	15,5±0,09	25,8±0,06	35,6±0,02	24,2±0,44	18,6±0,32
		16,3	78,1	25,4	7,6	19,4	18,5	15,7	15,4	25,6	35,5	26,2	20,0
		16,2-17,3	78,0-79,5	25,3-26,4	7,5-7,8	18,6-19,8	18,5-19,5	15,6-16,3	15,3-16,5	25,5-26,5	35,4-35,7	21,2-26,4	16,4-20,1
14	27	17,8±0,08	80,8±0,10	26,5±0,11	8,4±0,07	19,5±0,05	19,4±0,07	16,0±0,09	15,8±0,10	26,1±0,05	35,7±0,01	26,7±0,24	20,2±0,16
		17,4	80,4	26,3	8,1	19,5	19,4	15,8	15,4	26,0	35,7	26,4	20,1
		17,1-18,3	80,3-81,6	26,1-27,9	7,6-8,9	19,3-20,5	19,0-19,5	15,7-16,9	15,3-16,6	25,8-27,0	35,6-35,7	21,2-27,7	16,5-20,9
16	26	17,5±0,11	81,8±0,09	27,3±0,07	8,5±0,08	19,8±0,03	20,0±0,02	16,1±0,17	15,9±0,09	26,2±0,06	36,0±0,01	31,5±0,09	26,1±0,13
		16,9	81,3	27,0	8,0	19,8	20,0	15,8	15,5	26,1	36,0	31,0	25,4
		16,9-18,3	81,2-82,4	27,0-28,1	8,0-8,9	19,5-19,9	19,7-20,2	15,7-17,8	15,5-16,6	26,0-27,0	36,0-36,1	31,0-32,1	25,4-26,9
18	19	16,7±0,06	82,4±0,12	27,4±0,05	9,0±0,01	19,8±0,02	20,0±0,02	16,1±0,17	15,9±0,08	26,2±0,02	36,2±0,01	34,8±0,08	30,6±0,16
		16,5	82,1	27,3	9,0	19,9	20,0	15,8	15,9	26,3	36,2	34,5	30,1
		16,5-17,1	82,0-83,3	27,1-27,8	9,0-9,1	19,6-19,9	19,8-20,0	15,8-17,8	15,6-16,8	26,0-26,4	36,1-36,2	34,5-35,3	30,0-31,7
Взрос- лые птицы	15	19,9±0,07	85,6±0,05	29,6±0,06	11,4±0,06	19,8±0,03	20,3±0,03	16,5±0,09	16,5±0,11	26,5±0,02	38,0±0,04	45,8±0,46	59,8±0,06
		20,1	85,8	29,4	11,4	19,7	20,3	16,4	16,6	26,5	38,0	45,1	59,7
		19,5-20,3	85,3-85,8	29,4-30,0	11,1-11,8	19,5-19,9	20,1-20,5	15,6-16,8	15,5-16,9	26,4-26,7	37,8-38,2	44,8-49,9	59,5-60,2

Примечание. N – объем выборки; ¹ – среднее арифметическое; ² – ошибка среднего; ³ – мода; ⁴ – минимальное и ⁵ – максимальное значения.

Таблица 2

Характеристика морфологических признаков птенцов большой синицы в зависимости от их возраста

Возраст (сутки)	Признаки																			
	масса тела				Длина															
					тела				клюва				передней конечности				задней конечности			
	Т*		М**		Т		М		Т		М		Т		М		Т		М	
	*** $\bar{x}$ (г)	****ЦТР (%)	$\bar{x}$ (г)	ЦТР (%)	$\bar{x}$ (мм)	ЦТР (%)	$\bar{x}$ (мм)	ЦТР (%)	$\bar{x}$ (мм)	ЦТР (%)	$\bar{x}$ (мм)	ЦТР (%)	$\bar{x}$ (мм)	ЦТР (%)	$\bar{x}$ (мм)	ЦТР (%)	$\bar{x}$ (мм)	ЦТР (%)	$\bar{x}$ (мм)	ЦТР (%)
0	1,2	–	1,1	–	32,0	–	32,0	–	2,8	–	3,0	–	13,1	–	13,4	–	21,1	–	20,9	–
2	2,7	225,0	2,8	254,5	39,3	122,8	39,8	124,4	3,6	128,6	3,8	126,7	17,9	136,6	18,0	134,3	25,9	122,7	29,4	140,7
4	5,5	203,7	5,6	200,0	54,4	138,4	53,7	134,9	4,5	125,0	4,6	121,1	25,5	142,2	25,6	142,2	42,3	163,3	42,6	144,9
6	8,7	158,2	8,9	158,9	64,9	119,3	64,9	120,8	5,4	120,0	5,5	119,6	36,0	141,2	36,1	141,0	57,8	136,6	58,1	136,4
8	12,3	141,4	12,1	136,0	72,5	117,7	72,8	112,2	6,2	114,8	6,2	112,7	44,3	123,1	44,7	123,8	68,0	117,6	68,3	117,6
10	14,9	121,1	14,9	123,1	75,5	104,1	75,6	103,8	6,9	111,3	7,0	112,9	50,7	114,4	50,6	113,2	74,0	108,8	74,1	108,5
12	16,7	112,1	16,6	111,4	78,6	104,1	78,3	109,6	7,6	110,1	7,7	110,0	54,2	106,9	54,0	106,7	77,5	104,7	76,9	103,8
14	17,8	106,6	17,6	106,0	80,8	102,8	80,6	102,9	8,4	110,5	8,4	109,1	54,6	100,7	55,1	102,0	78,6	101,4	77,7	101,0
16	17,5	98,3	17,1	97,2	81,8	101,1	81,6	101,2	8,5	101,2	8,9	105,1	56,1	102,7	55,5	100,7	82,3	104,7	78,0	100,4
18	16,7	95,4	16,8	98,2	82,4	100,7	82,2	100,7	9,0	105,9	9,2	103,4	56,2	100,2	55,9	100,0	81,6	99,1	78,1	100,1

Примечание. *Т – Тамбовская область; **М – Московская область; *** $\bar{x}$ – среднее арифметическое; ****ЦТР – цепной темп роста (относительный показатель анализа временного ряда, вычисляемый как отношение размера морфологического признака в какой-либо возрастной группе к предыдущей, выраженное в процентах и характеризующий интенсивность роста (или снижения)).

(табл. 2) характеризуется постепенным его замедлением от одной возрастной группы к другой с начала изучаемого периода и до его прекращения у 16–18-суточных птенцов. Замедление роста длины тела птенцов начинается с 6-суточного возраста со стабилизацией в возрасте 10–12 суток и последующим продолжением до конца изучаемого периода. Рост длины клюва с начала периода идет с постепенным его замедлением со стабилизацией у 12–14-суточных птенцов. Для длины передней конечности до 8-суточного возраста характерно ускорение роста, затем происходит постепенное его замедление со стабилизацией в последних трех возрастных группах птенцов. Рост длины задней конечности замедляется, начиная с 6-суточного возраста, и прекращается в последней возрастной группе птенцов. Наиболее интенсивный рост массы тела и длины клюва по сравнению с предшествующей возрастной группой наблюдается у 2-суточных птенцов, длины тела, передней и задней конечности – у 4-суточных птенцов, т. е. в начальных возрастах. Прекращение роста в последних возрастных группах было характерно только для массы тела и длины задней конечности.

Стабилизационные периоды в изменении роста характерны для всех изучаемых морфологических признаков птенцов большой синицы, за исключением длины задней конечности. Однако для разных признаков они приходятся на различные возрастные группы птенцов: для массы тела – это 16–18-суточные птенцы, для длины тела – 10–12-суточные, клюва – 12–14-суточные, а для длины передней конечности характерны два стабилизационных периода – в возрасте 4–6 суток и 14–18 суток. Таким образом, характер возрастных изменений роста различных морфологических признаков птенцов большой синицы имеет свои особенности.

Аналитическое выражение тренда, представленное на рис. 1–3, позволяет заключить, что формирование возрастных закономерностей роста размеров всех изучаемых морфологических признаков у птенцов большой синицы происходит в рамках одного типа динамического развития – развития с переменным ускорением (замедлением) изменения, описываемого параболой третьего порядка. Однако по отдельным признакам имеются определенные особенности, выражающиеся в разном характере изменения ускорения или замедления роста. Так, тип изменения размеров девяти изучаемых морфологических признаков птенцов большой синицы: массы тела, длины клюва, передней конечности и всех ее составляющих (длины плеча, предплечья, кисти), длины лапы, второго махового пера и средних рулевых перьев – определяется как **замедляющееся ускорение роста** ($\dot{a}_1 > 0$; $\dot{a}_2 > 0$, $\dot{a}_3 < 0$). Тип изменения длины тела и бедра – **снижающееся замедление роста** (так как $a_1 > 0$; $a_2 < 0$; $a_3 > 0$), а длины головы, задней конечности и одной из ее составляющих (длины голени) – **ускоряющееся замедление роста** (т. к. $a_1 > 0$; $a_2 < 0$; $a_3 < 0$).

В гнездовой период в среднем при переходе от одной возрастной группы к другой **масса тела** птенцов большой синицы увеличивалась на 0,6 г с ускорением на 1,24 г при его замедлении на 0,05 г; **длина тела** птенцов увеличивалась на 17,2 мм с замедлением на 2,6 мм при его снижении на 0,03 мм и т. д.

Результаты аналитического выравнивания по данным собственных измерений морфологических признаков и по данным Л.П. Познанина [1] показали, что в постнатальный период индивидуального развития (до вылета из гнезда) формирование возрастных закономерностей изменения размеров изучаемых морфологических признаков у птенцов большой синицы происходит в рамках одного типа роста – параболического (рис. 1). Причем вид аппроксимирующей функции, выраженной уравнением параболы третьего порядка и отражающей определенный характер изменения ускорения или замедления роста, по каждому признаку совпадает для большой синицы Тамбовской и Московской областей.

Таким образом, различие при формировании закономерностей роста размеров морфологических признаков у птенцов большой синицы проявляются в числовых значениях параметров аналитической модели, характеризующих среднюю скорость роста (a_1), величину (a_2) и скорость его ускорения или замедления (a_3) (табл. 3).

Существенных различий в значениях параметров моделей для птенцов большой синицы из двух областей не наблюдается только по длине тела, предплечья, бедра. Наибольшая разница в **средней скорости роста** птенцов большой синицы (параметра a_1) наблюдается по массе тела (меньше на 42,5 %), длине второго махового пера (больше на 52,6 %) и средних рулевых перьев (больше в 21 раз), в **величине ускорения или замедления** (параметр a_2) – по длине клюва (меньше на 25,2 %), головы (меньше на 76,6 %), плеча (меньше на 35,3 %) и кисти (больше на 23,5 %), в **скорости ускорения или замедления** (параметр a_3) – по длине головы (больше в 3,3 раза) и голени (больше на 63,4 %). По-видимому, эти различия можно объяснить вариацией соотношений климатических и антропогенных факторов.

Как показывают анализ (табл. 1), уровень изменчивости морфологических признаков у птенцов различается по возрастным группам. Наиболее вариabельным признаком у птенцов в 0-суточном возрасте является масса тела: у отдельных птенцов отклонение в ту и другую сторону от средней по выборке массы составляет 39,2 %. Это можно объяснить низким начальным весом птенцов, на который может существенно влиять первый прием пищи. У 2-суточных птенцов наибольшая вариация наблюдается по длине клюва и длине передней конечности. У 4- и 6-суточных птенцов наибольшей изменчивости подвержены масса тела и длина клюва, у 8- и 10-суточных птенцов – масса тела и длина клюва. У 12-суточных птенцов наибольшая вариabельность характерна для массы тела и длины передней конечности, у 14-16-суточных птенцов – для длины клюва и задней конечности. У 18-суточных птенцов наиболее высокий уровень изменчивости отмечен для длины передней и задней конечностей.

Таким образом, в начальных возрастах (0, 4, 6 суток) у птенцов большой синицы в наибольшей степени варьирует масса тела. Как было показано другими исследователями [19], повышение конкуренции за пищу между птенцами в выводках у большой синицы в северных частях ареала объясняет большую изменчивость массы тела, в южных популяциях птенцы раньше достигают максимального веса.

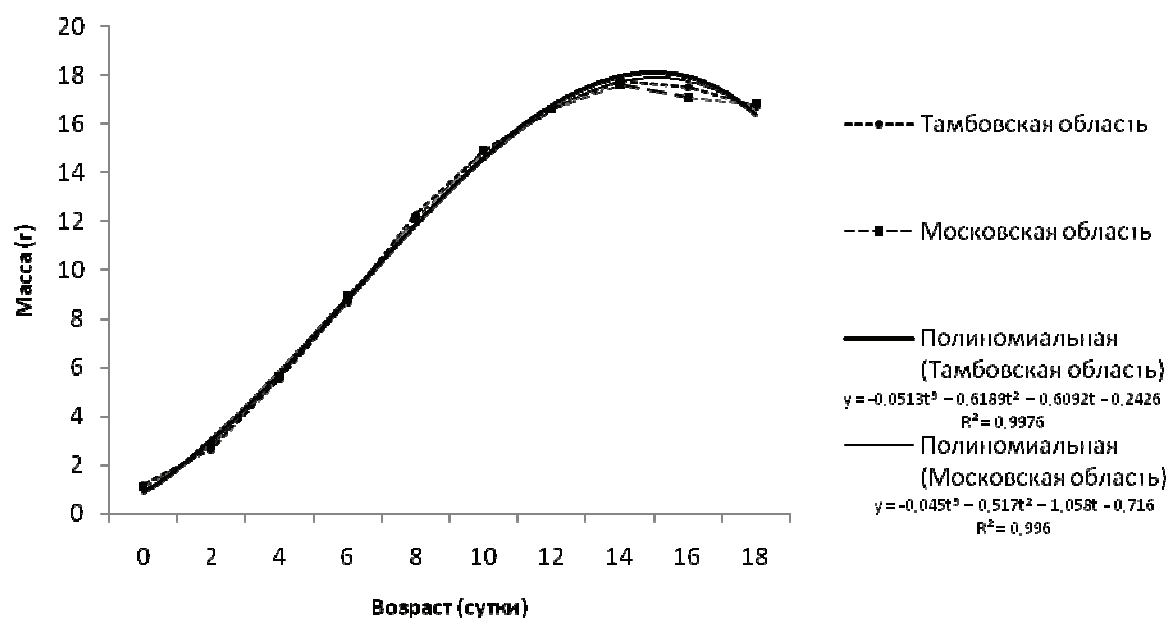


Рис. 1. Рост массы тела птенцов большой синицы (эмпирические и теоретические значения)

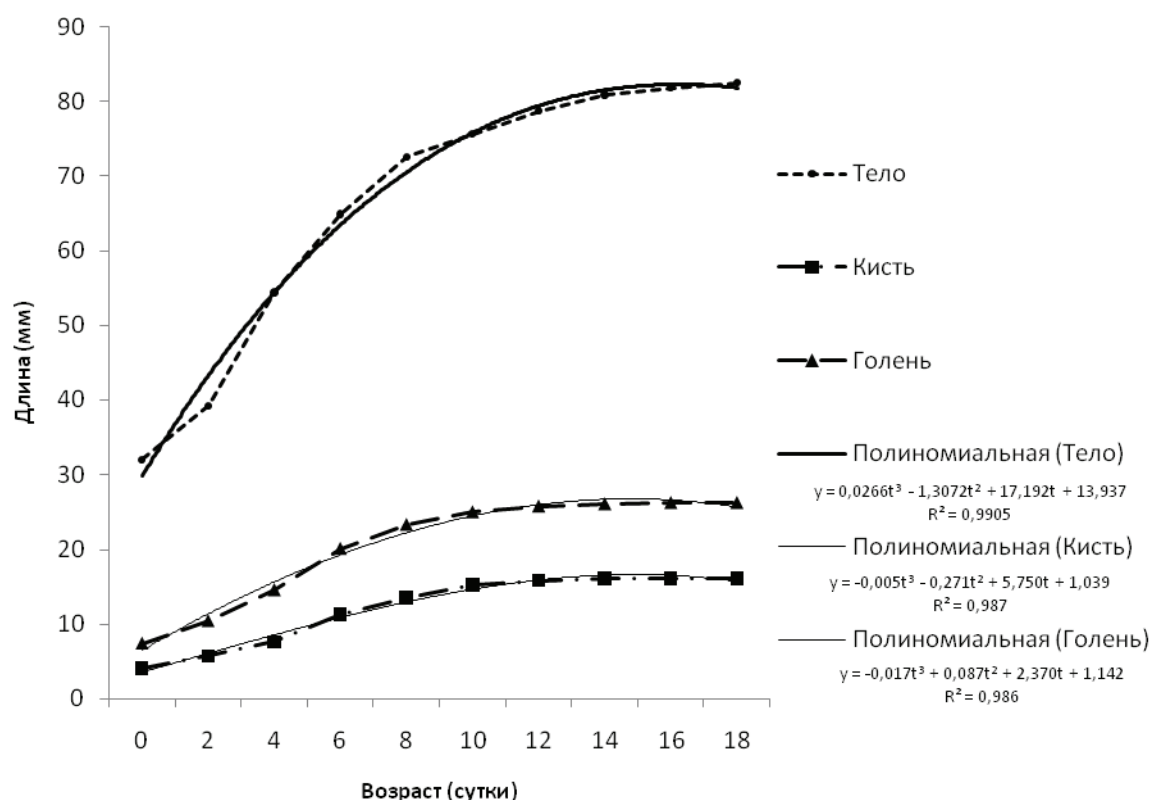


Рис. 2. Рост некоторых морфологических признаков птенцов большой синицы (эмпирические и теоретические значения)

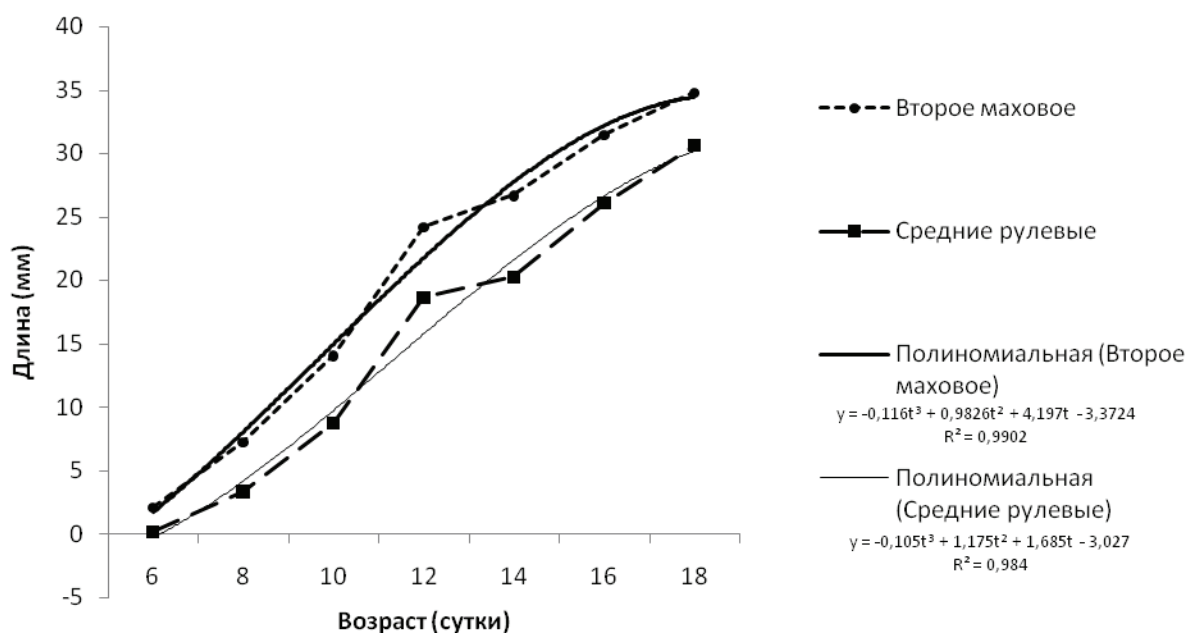


Рис. 3. Рост длины второго махового пера и средних рулевых птенцов большой синицы (эмпирические и теоретические значения)

Таблица 3

Параметры уравнений параболы третьего порядка, описывающей рост морфологических признаков птенцов большой синицы в Тамбовской и Московской областях

Морфологический признак		Параметр модели							
		T	M	T	M	T	M	T	M
		a		a ₁		a ₂		a ₃	
Масса тела		-0,24	-0,72	0,61	1,06	0,62	0,52	-0,05	-0,05
Длина	тела	13,94	14,08	17,19	17,11	-1,31	-1,30	0,03	0,03
	клюва	1,97	2,30	0,78	0,68	0,03	0,04	-0,004	-0,004
	передней конечности	4,58	5,17	6,51	6,17	0,59	0,68	-0,07	-0,08
	задней конечности	3,36	2,79	15,55	16,19	-0,47	-0,57	-0,04	-0,03
	головы	8,34	7,54	3,17	3,75	-0,03	-0,15	-0,01	-0,003
	плеча	1,62	2,23	2,42	1,96	0,18	0,28	-0,03	-0,03
	предплечья	1,89	1,70	1,68	1,74	0,33	0,33	-0,03	-0,03
	кисти	1,14	1,24	2,37	2,47	0,09	0,07	-0,02	-0,02
	бедра	0,51	0,27	4,55	4,71	-0,42	-0,44	0,01	0,01
	голени	1,13	0,77	5,68	5,96	-0,26	-0,31	-0,007	-0,004
	лапы	1,77	1,75	5,31	5,52	0,21	0,17	-0,04	-0,04
	второго махового пера	-3,37	-1,50	4,20	2,75	0,98	1,11	-0,12	-0,11
	средних рулевых перьев	-3,00	-0,96	1,67	0,08	1,18	1,33	-0,11	-0,10

В середине изучаемого возрастного периода птенцов (8, 10 суток) наибольшим уровнем изменчивости характеризуется длина тела, а в конце периода (14–18 суток) – длина задней конечности. Практически во всех возрастах к числу варьируемых признаков относится длина клюва. Это связано с тем, что в процессе постнатального развития птенцов у них вокруг клюва формируются специальные валики – структуры, обеспечивающие контакт птенца и кормящей птицы, которые к концу гнездовой жизни деградируют.

Сила взаимосвязи морфологических признаков также различается в разных возрастных группах птенцов большой синицы (табл. 4). Корреляция массы тела в динамике имеет неустойчивый характер: в первых двух возрастных группах наблюдается умеренная дос-

товерная взаимосвязь, в возрастных группах 8, 10, 12 суток – умеренная, в следующих группах (14, 16 суток) – сильная, в остальных группах – недостоверная.

Корреляция длины тела в первых двух группах птенцов умеренная по тесноте, а начиная с группы 4-суточных птенцов и далее – сильная достоверная. Корреляция длины клюва в первой возрастной группе очень слабая недостоверная, в следующих пяти группах (2, 4, 6, 8, 10 суток) – сильная достоверная, в группе 12-суточных птенцов – умеренная, в группах 14- и 16-суточных птенцов – сильная и в последней группе – умеренная. Корреляция длины передней и задней конечностей во всех группах сильная и очень сильная по тесноте достоверная, кроме группы 6-суточных птенцов, где связь слабая недостоверная.

Таблица 4

Показатели размера и изменчивости морфологических признаков у птенцов большой синицы

Возраст (сутки)	Признак									
	Масса тела		Длина							
			тела		клюва		передней конечности		задней конечности	
	R	F	R	F	R	F	R	F	R	F
0	0,62	7	0,5	4	0,16	0,3	0,85	29	0,84	27
2	0,60	6	0,58	6	0,96	121	0,99	454	0,99	504
4	0,34	1	0,87	33	0,95	100	0,98	260	0,97	163
6	0,39	2	0,99	895	0,97	192	0,99	1091	0,99	339
8	0,58	5	0,99	711	0,99	406	0,99	630	0,99	581
10	0,56	3	0,99	359	0,99	348	0,94	52	0,99	324
12	0,68	6	0,99	261	0,66	5	0,71	6	0,99	273
14	0,76	8	0,89	21	0,83	12	0,22	0,2	0,43	1
16	0,99	271	0,99	274	0,75	7	0,87	19	0,99	550
18	0,55	2	0,91	17	0,63	2	0,99	579	0,99	592

Примечание. R – коэффициент множественной корреляции; F – критерий Фишера–Снедекора.

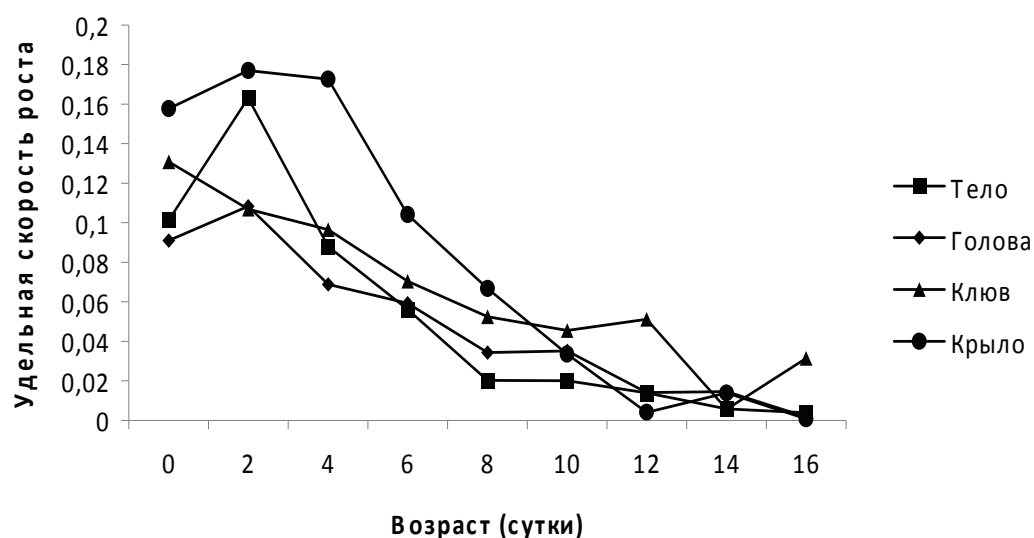


Рис. 4. Динамика удельной скорости роста линейных размеров тела птенцов большой синицы

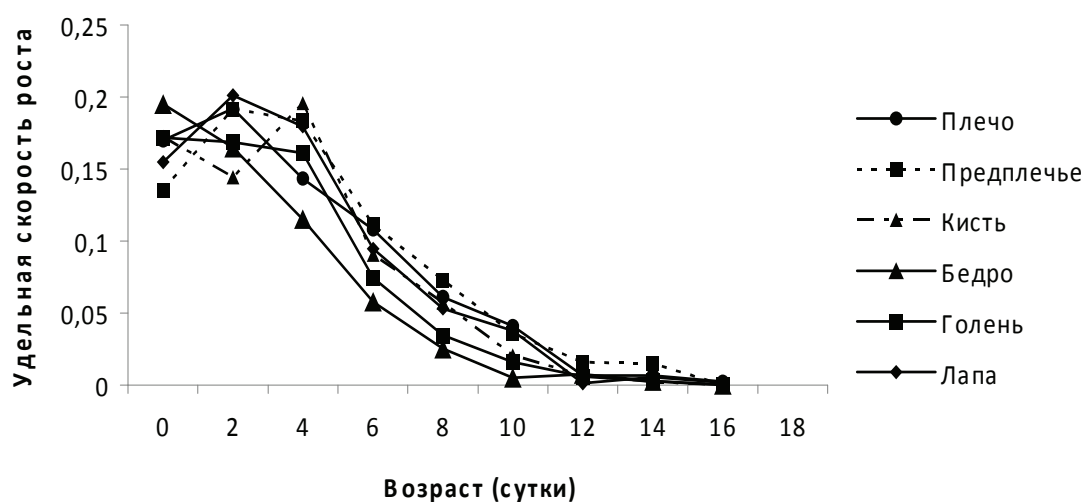


Рис. 5. Динамика удельной скорости роста верхней и нижней конечностей птенцов большой синицы

Таблица 5

Скорость роста птенцов большой синицы

Область исследований	Объем выборки	Удельная скорость роста массы тела	Источник
		$\bar{x} \pm SE$	
Московская область	45	0,151±0,056	[1]
Тамбовская область (сады без применения пестицидов)	100	0,128±0,004	[26]
Тамбовская область (сады с применением пестицидов)	50	0,169±0,022	Наши данные
Кемеровская область (Юго-восток Западной Сибири)	31	0,155	[27]

Примечание. $\bar{x}$ – средняя арифметическая; SE – ошибка средней.

Анализ значимости коэффициентов регрессии показал, что достоверные коэффициенты были характерны для всех морфологических признаков, кроме массы тела птенцов. Таким образом, основу корреляционных зависимостей у птенцов большой синицы составляют признаки, характеризующие размеры частей скелета (длина тела, клюва и задней конечности), а также признак, определяющий в дальнейшем размеры летательного аппарата (длина передней конечности).

Удельная скорость роста массы тела большой синицы представлена на рис. 4–5 и табл. 5, которые составлены на основе собственных данных и литературных источников. Интенсивный рост массы птенца приходится на первые дни после вылупления. Птенцы различаются по скорости роста массы тела, что зависит от времени пребывания птенцов в гнезде (от 0,381 до –0,024).

Удельная скорость роста птенцов (табл. 5) варьирует по областям и меняется в зависимости от экологических условий (0,128–0,169). С первого же дня этот показатель снижается. Падение продолжается до 4-го дня, когда масса тела увеличивается почти в 5 раз по сравнению с первоначальной. За 6 дней постнатальной жизни и гнездового периода птенец набирает половину своего веса, а остальные 50 % веса приходятся на период замедленного роста. Скорость роста продолжает по-прежнему снижаться, но не столь стремительно. Отмечены большие индивидуальные колебания, а в ряде случаев – дни с отрицательным приростом. Такие колебания связаны с нарушением режима кормления: взвешивание проводили практически в одно и то же время, однако птенцы могли быть с пустыми желудками. С 14-го дня, по нашим наблюдениям, происходит снижение массы тела, но при усреднении удельной скорости показатели сглаживаются. Снижение массы тела птенцов перед вылетом из гнезда рассматривается как важная адаптация [1].

Можно сделать вывод, что в начальный период постнатальной жизни рост птенцов характеризуется высокими значениями удельной скорости (0–4-е сутки:

0,381–0,227). С 6 по 12-е сутки гнездового периода удельная скорость роста птенцов существенно замедляется (0,171–0,032). Перед вылетом птенцов из гнезда удельная скорость роста их массы приобретает отрицательные значения (14–16-е сутки: от –0,007 до –0,023). Рост общей длины тела, крыла, клюва, головы (без клюва) идет параллельно и имеет синхронные повышения и замедления темпов развития (рис. 5).

В целом, для рассматриваемых параметров (кроме клюва) максимальный темп развития характерен на 1–2-й день постэмбриогенеза, а с 1–2-го до 4-го дня скорость падает. С 4-го дня развитие продолжается с еще большим замедлением темпа. На фоне общего снижения темпов роста частей тела выделяется кривая темпа роста крыла. Повышение скорости роста крыла в дни перед вылетом птенцов из гнезда объясняется ростом первостепенных маховых перьев (кости верхней конечности к этому времени уже завершают свой рост). К концу гнездового периода общая длина тела составляет 96 % от дефинитивных размеров, длина передней конечности – 99 %, длина клюва – 80 %, длина головы – 93 %. Увеличение рассмотренных линейных параметров, наблюдаемое в постэмбриональный период, – процесс неравномерный. В гнездовой период, следовательно, интенсивнее растет крыло и общая длина тела, рост линейных размеров тела завершается во внегнездовой период.

Максимальный прирост костей верхней и нижней конечностей приходится на 2-й день постнатального развития. Длина костей плеча, предплечья и кисти у вылупившегося птенца почти одинакова – 4,6, 4,4 и 4,0 мм, соответственно, что составляет 23, 22 и 24 % от конечных размеров. Скорость роста этих частей с первого же дня различна: наиболее высок темп роста плеча и предплечья, наименьший – у кисти (рис. 5). За гнездовой период длина плеча увеличивается в 4,3, предплечья в 4,5, кисти в 4,1 раза. Рост верхней конечности завершается на 14–16-й день гнездового периода. Нижняя конечность развивается иначе. На момент вылупления абсолютные размеры бедра, голени и лапы неравны – 5,0, 7,4 и 8,4 мм, соответственно, и составляют 30, 28 и 22 % от дефинитивной длины. За гнездовой период длина бедра увеличивается в 3,3, голени – в 3,6, лапы – в 4,5 раза. Максимум скорости роста бедра приходится на первые сутки постэмбриогенеза, и до десятого дня скорость держится на высоких отметках, но к одиннадцатому дню снижается, выравниваясь с темпами роста голени и лапы (рис. 5). Рост голени и лапы идет асинхронно. Выраженный максимум роста голени приходится на первые сутки постэмбриогенеза, тогда как лапы – на 2-е. Рост голени и лапы идет синхронно только с 4-го дня постэмбриогенеза. К 14–16-му дню нижняя конечность заканчивает свой рост, приобретая размеры конечности взрослого организма. Рост нижней конечности, как и верхней, следовательно, завершается в гнездовой период.

При сравнении роста верхней и нижней конечности заметно сходство исходных размеров. Так, на момент вылупления абсолютные размеры передней конечности уступают нижней: соответственно, 23 и 26 %. Сравнительно большая развитость нижней конечности объясняется более ранним ее функционированием [1 и др.]. Неодинаковы и темпы развития: скорость роста нижней конечности выше в первую половину гнездового

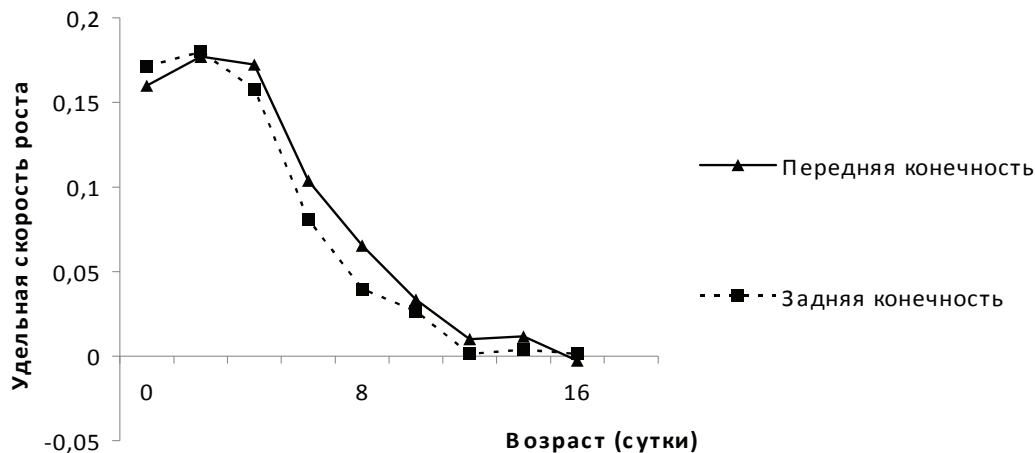


Рис. 6. Динамика удельных скоростей роста передней и задней конечностей птенцов большой синицы

периода, с 4-го дня верхняя конечность догоняет размеры нижней и вскоре превосходит ее по длине и скорости роста (рис. 6). На 12-й день рост нижней конечности увеличивается, а с 14-го дня падает, практически достигнув дефинитивных размеров, а верхняя, наоборот, с 12-го дня уменьшается, а с 14-го — увеличивается. К 18-му дню развития конечности достигают от 97 % (задняя конечность) до 99 % (передняя конечность), т. е. еще продолжают рост в постгнездовой период.

На момент вылупления птенцы большой синицы покрыты эмбриональным пухом. На 6-й день сквозь кожу начинают появляться пеньки первостепенных и второстепенных маховых и их верхних кроющих, а также начинают расти средние рулевые. Процесс разворачивания опахал также синхронен. Нарастание пера в длину скачкообразное. Вначале растет стержень, затем дистальный его конец лишается части чехлика — увеличивается длина опахала. Максимальная скорость роста наблюдается в первые сутки их появления. Далее скорость роста снижается и стабилизируется на относительно низких отметках. К концу гнездового периода второе маховое перо достигает только 76 % своей длины. Рулевые перья продолжают расти во внегнездовой период. Длина среднего рулевого на 18-й день составляет 51 %. В целом, закономерности процесса роста отдельных перьев совпадают с развитием всей совокупности перьевого покрова.

В целом, ход онтогенеза птенцов большой синицы в условиях Тамбовской области в основном совпадает с таковым, например, в южной тайге Западной Сибири и Кемеровской области, но масса и линейные размеры их больше. Небольшие различия в темпах развития можно объяснить географической изменчивостью и степенью сформированности частей тела на начало постэмбрионального развития.

В первую половину гнездового периода задняя конечность растет интенсивнее передней (показатель длины конечностей получали, суммируя данные об их элементах (без оперения)). Относительный рост задней конечности наблюдается до 12-х суток жизни птенцов, а крыла — вплоть до вылета (рис. 6). Конечности за гнездовой период не достигают размеров конечностей

взрослых птиц, и рост продолжается и после оставления гнезда.

Из элементов крыла постоянно наибольшая длина и интенсивность роста характерны для плеча. Об этом свидетельствуют значения проксимальных индексов крыла в онтогенезе птенцов. Кисть и предплечье до 6-х суток растут относительно синхронно, затем предплечье значительно обгоняет в росте кисть. Все элементы крыла за гнездовой период не достигают уровня взрослых птиц.

Самым длинным элементом задней конечности является бедро. Проксимальный индекс задней конечности до 12-х суток увеличивается, затем постепенно снижается, а дистальный до 12-х суток несколько возрастает, затем снижается и к концу гнездового периода заметно увеличивается. Это свидетельствует о том, что бедро растет наиболее интенсивно до 12-х суток. Голень растет до 8-х суток и на этом же уровне остается до конца гнездового периода. Лапа растет также до 8-х суток, а затем темп роста лапы уступает темпу роста массы тела (рис. 5). Значений взрослых птиц дистальные элементы задней конечности не достигают, и их рост продолжается после вылета гнезда.

Таким образом, наши данные в большинстве случаев подтверждают закономерности соотносительного роста частей тела птенцов, характерные в целом для большой синицы в других частях ареала.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Рост и развитие птенцов представляет интерес в связи с тем, что среда обитания не постоянна и изменяется под влиянием климатических и антропогенных факторов. Анализ роста птенцов позволяет выявить тип изменения размеров морфологических признаков, стабилизационные (критические) периоды у большой синицы, когда наиболее выражены процессы дифференцировки.

Сравнение тенденций роста птенцов большой синицы в условиях Тамбовской (сады с применением пестицидов) и Московской (лес) областей показало совпадение вида аппроксимирующей функции, выра-

женной параболой третьего порядка и отражающей определенный характер изменения ускорения или замедления роста. Существенных различий в значениях параметров a_1 , a_2 , a_3 моделей, построенных по данным измерений разных лет, не наблюдается. Исключение составили длина тела, предплечья, бедра.

Анализ изменчивости морфологических признаков у птенцов большой синицы выявил, что она различна в зависимости от морфологического признака и возраста птенцов, но почти во всех возрастах к числу вариабельных признаков относится длина клюва, что связано с особенностями его морфологии в гнездовой период. Сила взаимосвязи морфологических признаков различается в разных возрастных группах птенцов большой синицы. Основу корреляционных зависимостей у птенцов большой синицы составляют признаки, характеризующие размеры частей скелета (длина тела, клюва и задней конечности), а также признак, определяющий в дальнейшем размеры летательного аппарата (длина передней конечности).

Постэмбриональный темп роста и развития отдельных частей тела птенцов неравномерен, поскольку степень их зрелости при вылуплении различна. Скорость роста максимальна в первые дни постэмбриогенеза. Наибольший прирост массы и линейных размеров приходится на первую половину гнездовой жизни птенцов. В гнездовой период дефинитивных размеров достигают верхние и нижние конечности, а также длина опахал верхних кроющих первостепенного и второстепенного маховых перьев. Линейные размеры тела продолжают увеличиваться, а оперение расти в послегнездовой период.

Таким образом, в результате наших исследований получены данные, позволяющие при изучении влияния тех или иных факторов среды на состояние локальных популяций рассматривать изменчивость постнатального онтогенеза на модельном виде Центрального Черноземья – большой синице.

ЛИТЕРАТУРА

1. Познанин Л.П. Эколого-морфологический анализ онтогенеза птенцовых птиц. М.: Наука, 1979. 294 с.
2. Ricklefs R.E. Comparative avian demography // Current Ornithology. N. Y.; L., 1983. V. 1. P. 1-32.
3. Мина М.В., Клевезаль Г.А. Рост животных. Анализ на уровне организма. М.: Наука, 1976. С. 45-48.
4. Austin G., Ricklefs R.E. Growth and development of the Rufous-winged sparrow (*Aimophila carpalis*) // Condor. 1977. V. 79. № 1. P. 37-50.
5. Ricklefs R.E. Avian postnatal development // Avian Biology. 1983. V. 7. Ch. 1. P. 1-83.
6. O'Connor R.J. The growth and development of birds. Chichester, 1984. P. 1-315.
7. Лэж Д. Численность животных и ее регуляция в природе. М.: Иностран. лит-ра, 1957. 406 с.
8. Смирнов О.П., Тюрин В.М. К биологии размножения большой синицы в Ленинградской области // Экология и экологическая физиология птиц: тез. докл. X Прибалт. орнитологической конф. Рига, 1981. Т. 2. С. 184-187.
9. Паевский В.А. Демография птиц. Л.: Наука, 1985. 385 с.
10. Паевский В.А. Смертность и регуляция плотности в популяциях большой синицы *P. major*: обзор // Экология. 2006. № 3. С. 199-207.
11. Нумеров А.Д. Популяционная экология большой синицы в Омском заповеднике // Орнитология. 1987. Вып. 22. С. 3-21.
12. Грищенко В.Н. Сезонная динамика половозрастной структуры популяции большой синицы в Каневском заповеднике // Заповідна справа в Україні. 1995. Т. 1. С. 48-51.
13. Ковалев В.А., Пригада И.А. Связь большой синицы с урбанизированным ландшафтом в зимнее время // Беркут. 1996. № 5. Вып. 2. С. 200.
14. Микляева М.А. Особенности раннего онтогенеза экологически различных групп птиц: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1998. 18 с.
15. Благосклонов К.Н. Некоторые закономерности роста птенцов насекомоядных птиц // Экология и миграция птиц Прибалтики. Рига, 1961. С. 359-363.
16. Ломадзе Н.Х., Лебедева Н.В. Рост и развитие птенцов большой синицы *Parus major* L. ДЭП. ВИНТИ № 2312-83. 1983. 20 с.
17. Родимцев А.С. Экстерьерная характеристика птенцов сороки // Гнездовая жизнь птиц. Пермь, 1989. С. 74-87.
18. Лебедева Н.В. Биологическое значение асинхронного развития в онтогенезе птиц дуплогнездников: дис. ... канд. биол. наук. М., 1990. 271 с.
19. Бояринова Ю.Г., Лебедева Н.В. Географическая изменчивость роста большой синицы // Вид и его продуктивность в ареале: материалы VI Совещания. СПб., 1993. С. 82-84.
20. Гаишков С.И. Биология большой синицы (*Parus major* L.) южной тайги Западной Сибири: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 2007. 21 с.
21. Лебедева Н.В., Цыганкова Е.Е. Морфофизиологические особенности сетков из асинхронных выводков // Биологические науки. 1989. № 8. С. 36-40.
22. Лебедева Н.В. Популяции большой синицы и мухоловки-пеструшки на территории Восточно-Уральского радиоактивного следа // Доклады академии наук. 1994. Т. 335. № 4. С. 535-537.
23. Лебедева Н.В. Гнездовая и послегнездовая смертность птенцов некоторых видов воробьиных птиц (Passeriformes) // Зоологический журнал. 1994. Т. 73. № 1. С. 122-131.
24. Шмальгаузен И.И. Определение основных понятий и методика исследований роста // Рост животных. М., 1935. С. 8-60.
25. Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высш. шк., 1990. 200 с.
26. Родимцев А.С. Этапность и критические периоды раннего онтогенеза птенцовых птиц: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2004. 48 с.

БЛАГОДАРНОСТИ: Автор выражает особую благодарность Н.В. Лебедевой А.С. Родимцеву, Л.Ф. Скрылевой и В.Б. Поповой за советы и всестороннюю помощь в создании статьи. За помощь в сборе материала автор искренне благодарен студенту МГПИ А.И. Ермолаеву.

Поступила в редакцию 1 июля 2010 г.

Micklayeva M.A. Growth and development of baby birds of the Big Tit (*Parus major* L.) in the Central Chernozem region

The research of early ontogenesis of the Big Tit has shown higher rates of growth of nestlings in the Tambov region in comparison with the northern and eastern populations. The stabilizations periods in character of growth are typical for all studied features, except legs. The level of variability of morphological structures at nestlings is differing depending on age groups: at the beginning of the nesting period the weight of a body and length of a bill varies, up the time of a start from a nest the length of wings and legs varies.

Key words: growth and development; ontogenesis; stabilizations periods; variability; morphological features.