

УДК 598.2+591.16

ФАКТОРЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ВЫЛУПЛЕНИЯ И ФЕНОТИПИЧЕСКУЮ РАЗНОРОДНОСТЬ ПТЕНЦОВ В ВЫВОДКАХ НЕЗРЕЛОРОЖДАЮЩИХСЯ ПТИЦ

© М.А. Микляева, А.С. Родимцев

Ключевые слова: кладка; тип насиживания; асинхронное вылупление; птенцы; незрелорождающиеся птицы; фенотипическая разнородность.

Исследование вылупления птенцов у 27 видов незрелорождающихся птиц показало, что его продолжительность на межвидовом уровне не зависит от величины кладки, а определяется массой 0-сут. птенцов и дефинитивными размерами птиц. Внутривидовая изменчивость времени вылупления зависит от типа яйцекладки, индивидуальных особенностей насиживания в период откладки яиц, величины кладки. Фенотипическая разнородность птенцов в выводках к окончанию вылупления помимо его продолжительности определяется размерами птенцов и взрослых птиц, величиной выводка, поведением родителей, погодными и кормовыми условиями сезона размножения.

Вылупление птенцов является важным этапом онтогенеза птиц, в результате которого они попадают под воздействие комплекса изменчивых факторов окружающей среды. При «натальном биостарте» [1] начинают функционировать системы органов дыхания и питания, интенсивно развиваются кровеносная, локомоторная системы и анализаторы. Известно, что для большинства представителей разных отрядов птиц характерно асинхронное вылупление птенцов. Механизм вылупления принципиально сходен у всех видов птиц и детально описан в литературе [2–3]. Однако основные наблюдения за вылуплением птенцов выполнены на домашних и декоративных видах птиц, часто в лабораторных условиях. Несомненный интерес представляют особенности вылупления птенцов диких видов птиц в естественной среде обитания.

Целью настоящего исследования является анализ факторов, влияющих на продолжительность и характер вылупления птенцов и определяющих их фенотипическую разнородность в выводках незрелорождающихся птиц.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал для работы собран во время экспедиционных работ по изучению гнездовой экологии птиц в 1976–2010 гг. в различных регионах России (Калининградская, Кемеровская, Ростовская, Тамбовская области, Алтайский и Краснодарский края, Республики Коми и Адыгея). Продолжительность вылупления птенцов определена у 27 видов птиц, относящихся к разным систематическим группам. Различия в развитии птенцов выводков к окончанию вылупления установлены у 23 видов. Систематическое положение видов приведено по Л.С. Степаняну [4]. В период вылупления птенцов гнезда исследованных видов осматривали с интервалом в 2–5 часов в течение светлой части суток. Промежутки времени неконтролируемый в ночное время не

превышал 7–10 часов. Всего вылупление птенцов было прослежено в 458 гнездах.

Возраст вылупившихся птенцов устанавливали по степени просыхания эмбрионального пуха и следам кормления. Вылупившихся птенцов метили, состригая пух с определенных птерилий или нанося маркер на пальцы их лап, в дальнейшем на цевки птенцов привязывали цветные нитки. Взвешивание птенцов проводили на аптекарских и электронных весах с точностью до 0,1 г. Статистический анализ осуществляли с использованием классических и многомерных методов [5; пакет программ STATISTICA-6.0]. Проверку статистических гипотез проводили по *t*- и *F*-критериям.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Влияние типа откладки яиц и величины кладки на продолжительность вылупления птенцов. Хорошо известно, что самки некоторых видов птиц делают перерывы в откладке отдельных яиц на двое и больше суток. Нарушение суточного ритма формирования яиц и их откладки, по-видимому, связано с физиологическим состоянием самок и недостатком у них необходимых ресурсов. Установлено, что цикличность откладки яиц зависит от дефинитивных размеров птиц, изменения температурных условий среды и кормовой базы взрослых птиц [3]. Так, у грача (*Corvus frugilegus*) и дуплогнезdnиков при ухудшении погодных условий и снижении температуры воздуха процент аритмичных кладок заметно увеличивается [6; наши данные].

Аритмия в откладке яиц по-разному влияет на темп эмбриогенеза птиц, различающихся типом насиживания в период яйцекладки [7]. У птиц, приступающих к насиживанию после откладки первого яйца (I-й тип насиживания – непрерывное) аритмичность в откладке яиц ведет к увеличению разновозрастности эмбрионов в кладках, что увеличивает продолжительность вылупления птенцов. Для видов со II-м типом насиживания (прерывистое) суточная задержка в откладке очередного

Таблица 1

Продолжительность вылупления птенцов в кладках разной величины

Виды птиц	Величина кладки	<i>n</i>	Среднее время вылупления ($M \pm m$, час)	<i>CV</i> (%)	<i>Lim</i> (час)
Ушастая сова	4	8	67,4 $\pm$ 3,9	16,3	60–92
<i>Asio otus</i> L.	6	7	114,3 $\pm$ 8,9	20,5	106–140
Сорока	5	13	53,5 $\pm$ 5,6	37,6	48–74
<i>Pica pica</i> L.	7	15	61,7 $\pm$ 6,6	41,4	38–96
Галка	4	12	44,3 $\pm$ 2,1	16,4	36–54
<i>Corvus monedula</i> L.	7	10	64,5 $\pm$ 5,0	24,6	60–69
Серая ворона	4	12	48,3 $\pm$ 1,6	11,3	38–56
<i>Corvus cornix</i> L.	6	12	70,1 $\pm$ 3,0	15,3	60–78
Мухоловка-пеструшка	5	9	27,4 $\pm$ 1,4	15,6	23–29
<i>Ficedula hypoleuca</i> Pall.	7	7	35,5 $\pm$ 4,0	29,8	30–41
Большая синица <i>Parus major</i> L.	9	10	32,5 $\pm$ 1,0	9,9	30–35
	12	10	42,7 $\pm$ 2,2	16,4	36–50
Обыкновенный поползень	6	6	36,2 $\pm$ 2,6	17,5	30–40
<i>Sitta europaea</i> L.	9	8	54,6 $\pm$ 4,5	23,3	48–62

Таблица 2

Продолжительность вылупления птенцов обыкновенного скворца в кладках разной величины

Количество яиц в кладке	Интервал времени между вылуплением птенцов (час)						Общее время вылупления (час)
	1–2-го	2–3-го	3–4-го	4–5-го	5–6-го	6–7-го	
4	2	2	26	–	–	–	30
5	2	2	6	22	–	–	32
5	1	3	5	23	–	–	32
5	1	2	10	15	–	–	28
5	3	6	9	11	–	–	29
5	2	3	8	17	–	–	30
5	2	4	10	15	–	–	31
6	1	1	3	3	26	–	34
6	1	3	2	7	21	–	34
7	1	1	3	5	9	13	32
В среднем	1,6	2,7	8,2	10,7	18,7	13	31,2

яйца не приводит к усилению гетерохронности эмбриогенеза, так как в возникший интервал времени эмбриональное развитие в отложенных яйцах приостанавливается. При III-м типе насиживания (комбинированное) перерыв в откладке яиц обычно отмечается в конце яйцекладки, он усиливает разновозрастность эмбрионов и удлиняет период вылупления.

У ряда видов птиц проявляется прямая зависимость продолжительности вылупления птенцов от величины кладки [8]. В гнездах с крупными кладками продолжительность вылупления птенцов, как правило, достоверно увеличивается ($p < 0,001$) (табл. 1).

Среди исследованных видов лишь у обыкновенного скворца (*Sturnus vulgaris*) время вылупления всех птенцов в кладках разной величины было примерно сходным (табл. 2).

Темп вылупления птенцов в разных гнездах скворца неоднороден, что объясняется неодинаковым характером прерывистой инкубации яиц в период их откладки. Несмотря на то, что по величине кладки скворец и ряд других изученных видов практически не различаются и по насиживанию в период откладки яиц относятся ко II типу, вылупление у скворца проходит более сжато. По нашему мнению, это происходит за счет

увеличения плотности насиживания в середине яйцекладки из-за участия в насиживании у скворца обоих партнеров.

Таким образом, типы откладки яиц и насиживания в период яйцекладки и, в меньшей степени, величина кладки у незрелорождающихся птиц влияют на гетерохронность развития эмбрионов и продолжительность вылупления птенцов.

Изменчивость поведения насиживающих птиц в период откладки яиц. Преемственность этапов гнездовой жизни обеспечивается последовательной сменой стереотипов поведения птиц, которые при этом могут корректироваться и возобновляться. Об этом свидетельствуют факты повторного гнездования и откладки яиц, наблюдающиеся после разорения гнезд.

Поведение самок в период откладки яиц характеризуется сильной изменчивостью. У некоторых видов, не обладающих инстинктом насиживания с первого отложенного яйца, становление доминанты насиживания заметно варьирует во времени [9]. Наиболее изменчивым поведением во время откладки яиц обладают самки видов с прерывистым типом насиживания (II тип). Некоторые виды с подобным типом насиживания име-

ют относительно большие и варьирующие по размерам кладки. Так, по нашим данным у сороки (*Pica pica*) ($n = 326$) коэффициент вариации величины кладки достигает 34,4 %, у галки (*Corvus monedula*) ($n = 37$) – 26,1 %, у вертишейки (*Jynx torquilla*; $n = 13$) – 21,7 %, у золотистой щурки (*Merops apiaster*; $n = 120$) – 21,1 %, у большой синицы (*Parus major*) ($n = 40$) – 19,4 %, у обыкновенной горихвостки (*Phoenicurus phoenicurus*; $n = 32$) – 16,5 % [10, 11]. Отдельные самки сороки, рябинника (*Turdus pilaris*), большой синицы, московки (*Parus ater*), поползня (*Sitta europaea*) приступают к относительно плотному насиживанию после откладки второго-седьмого яйца. Это не характерно для всех насиживающих птиц и отмечается за сезон размножения лишь у небольшого числа самок.

Изменчивость поведения самок в период откладки яиц приводит к сильной вариабельности темпов эмбриогенеза в разных яйцах кладки и продолжительности вылупления. В то же время эмбриологический материал свидетельствует о тенденции сдвига начала плотного насиживания к окончанию яйцекладки при увеличении числа яиц в кладке. Продолжительность вылупления птенцов при этом обычно меньше времени откладки яиц за счет более интенсивного развития эмбрионов в последних яйцах кладки.

Как правило, птенцы из первых яиц кладки вылупляются дружно, вылупление последних птенцов значительно растягивается во времени. Слеты самок с гнезд в период вылупления, вызванные разными причинами (кормежка, беспокойство и т. п.), приводят к охлаждению кладок и приостановке вылупления младших птенцов. Дружное вылупление первых нескольких птенцов свидетельствует о том, что температуры, достаточные для эмбрионального развития, устанавливаются в гнезде после откладки первых двух-трех яиц. Наши детальные наблюдения за процессом вылупления у скворца, большой синицы и рябинника показали, что интервал времени между вылуплением первых двух и последующих птенцов увеличивается от 1–6 до 14–26 часов (табл. 2).

Влияние погодных условий на варьирование поведения самок в период откладки яиц проявляется прямо и опосредованно за счет изменения обеспеченности птиц кормом. Похолодания и выпадение осадков приводят к более интенсивному обогреванию птицами кладки, что сдвигает время относительно плотного насиживания к началу яйцекладки. В результате увеличивается гетерохронность развития эмбрионов в кладках и удлиняется время вылупления.

Вместе с тем, неблагоприятные погодные условия уменьшают количество доступных кормов в биотопах, что ведет к увеличению времени их поиска и удлиняет продолжительность слетов самок с гнезд. Особенно это проявляется у насекомоядных птиц, добывающих пищу в полете, что приводит к сокращению плотности насиживания яиц самкой и времени вылупления птенцов. У ряда видов пищу для самок разыскивают и приносят самцы, в этом случае ухудшение погодных условий не оказывает заметного влияния на характер насиживания и продолжительность вылупления.

На особенности насиживания яиц в период их откладки оказывает влияние беспокойство птиц. Приближение к гнездам людей, хищников и домашних животных, как и осмотры гнезд исследователями, вы-

зывают дополнительные слеты насиживающих птиц. Если они кратковременны, то кладки не успевают остыть и эмбриональное развитие не приостанавливается. Продолжительное отсутствие наседок в гнездах приводит к уменьшению гетерохронности эмбрионов в кладках и сокращению времени вылупления птенцов.

Таким образом, поведение самок в период откладки яиц характеризуется значительной индивидуальной изменчивостью, что отражается на темпах эмбриогенеза и времени вылупления птенцов. Во многом это определяется температурными и кормовыми условиями биотопов.

Продолжительность вылупления птенцов. Установлено, что продолжительность вылупления птенцов в отдельных гнездах изменчива и не зависит от систематического положения вида в пределах определенной эколого-физиологической группы птиц [3]. Суммарные сведения о длительности вылупления птенцов в кладках исследованных нами видов птиц представлены в табл. 3.

Порядок вылупления птенцов в большинстве гнезд соответствует очередности откладки яиц. Однако даже у видов, приступающих к плотному насиживанию после откладки первого яйца, встречаются исключения, когда последовательность вылупления отдельных птенцов не соответствует порядку откладки яиц. Подобные явления отмечены нами у сизой чайки (*Larus canus*), кобчика (*Falco vespertinus*), обыкновенной пустельги (*F. tinnunculus*), сизого голубя (*Columba livia*), ушастой совы (*Asio otus*), береговой ласточки (*Riparia riparia*) и грача.

У всех представителей II и III типа насиживания происходят нарушения очередности вылупления птенцов относительно порядка откладки яиц. Предполагается, что это вызвано индивидуальными вариациями развития эмбрионов в яйцеводный период и дальнейшим неравномерным обогреванием яиц в кладках.

Продолжительность вылупления отдельных птенцов из яиц одной кладки также сильно варьирует. Существование мнения, что разная скорость освобождения птенцов от скорлупы связана с различным морфофункциональным созреванием эмбрионов ко времени вылупления [3]. Это положение, основанное на практике птицеводства, подтверждается тем, что долго вылупляющиеся птенцы обладают меньшей термостабильностью и менее развитой терморегуляцией. Такие птенцы характеризуются слабой выживаемостью и чаще гибнут в раннем возрасте.

Материалы табл. 3 свидетельствуют, что внутривидовая изменчивость продолжительности вылупления птенцов весьма значительна. На это, как указывалось выше, большое влияние оказывает поведение насиживающих птиц, связанное с погодными и кормовыми условиями сезона размножения. Влияние различного поведения самок в период прерывистого насиживания во время откладки яиц на продолжительность вылупления птенцов особенно наглядно проявляется у сороки. У этого вида величина кладки не оказывает существенного влияния на продолжительность вылупления: в кладках из 5 яиц общее время вылупления всех птенцов варьировало от 48 до 75 часов, в кладках из 7 яиц – от 34 до 96 часов.

Таблица 3

Продолжительность вылулления птенцов в гнездах незрелорождающихся птиц

№	Виды птиц	Средняя продолжительность вылулления птенцов			Lim (час)
		<i>n</i>	<i>M ± m</i> (час)	<i>CV</i> (%)	
1	Сизая чайка <i>Larus canus</i> L.	33	46,3±1,3	16,3	24–60
2	Кобчик <i>Falco vespertinus</i> L.	5	38±2,5	12,9	36–44
3	Обыкновенная пустельга <i>Falco tinnunculus</i> L.	10	62,7±4,5	21,6	55–96
4	Сизый голубь <i>Columba livia</i> Gm.	37	29,4±2,1	42,8	18–68
5	Ушастая сова <i>Asio otus</i> L.	24	92,6±7,5	39,5	74–140
6	Золотистая щурка <i>Merops apiaster</i> L.	36	78,7±3,4	25,6	60–96
7	Вертишейка <i>Jynx torquilla</i> L.	7	32,6±3,9	29,4	28–58
8	Деревенская ласточка <i>Hirundo rustica</i> L.	5	42,5±5,7	26,7	33–52
9	Белая трясогузка <i>Motacilla alba</i> L.	4	38,7±5,9	26,3	36–54
10	Обыкновенный скворец <i>Sturnus vulgaris</i> L.	15	28,4±1,7	22,3	18–40
11	Сорока <i>Pica pica</i> L.	44	58,5±3,1	35,3	48–124
12	Галка <i>Corvus monedula</i> L.	36	52,6±2,9	33,5	36–60
13	Грач <i>Corvus frugilegus</i> L.	14	55,9±5,8	37,2	46–88
14	Серая ворона <i>Corvus cornix</i> L.	39	46,6±1,9	24,8	21–90
15	Мухоловка-пеструшка <i>Ficedula hypoleuca</i> Pall.	26	30,5±1,5	25,2	28–54
16	Обыкновенная горихвостка <i>Phoenicurus phoenicurus</i> L.	8	34,6±3,7	28,4	24–64
17	Рябинник <i>Turdus pilaris</i> L.	7	42,2±3,4	19,7	32–60
18	Белобровик <i>Turdus iliacus</i> L.	3	45,4±8,3	31,7	35–52
19	Певчий дрозд <i>Turdus philomelos</i> Br.	5	39,7±8,7	43,7	32–52
20	Московка <i>Parus ater</i> L.	5	29,7±4,6	31,1	24–54
21	Большая синица <i>Parus major</i> L.	46	36,4±1,5	27,6	24–68
22	Обыкновенный поползень <i>Sitta europaea</i> L.	27	25,6±1,1	21,4	18–48
23	Полевой воробей <i>Passer montanus</i> L.	6	28,8±4,2	32,5	24–56
24	Зяблик <i>Fringilla coelebs</i> L.	5	44,6±7,0	31,5	36–62
25	Черноголовый щегол <i>Carduelis carduelis</i> L.	3	27,5±4,1	26,2	20–33
26	Обыкновенная чечевица <i>Carpodacus erythrurus</i> Pall.	3	26,7±4,3	28,1	28–44
27	Обыкновенная овсянка <i>Emberiza citronella</i> L.	5	29,4±4,7	31,9	22–35

Мы попытались выявить межвидовую зависимость между средней продолжительностью вылулления и рядом факторов у исследуемых птиц. Результаты корреляционно-регрессионного анализа, проведенного по средним значениям изучаемых признаков 27 видов птиц, свидетельствуют, что зависимость времени вылулления птенцов от величины кладки, массы взрослых птиц, массы 0-сут. птенцов и увеличения массы птенцов за гнездовой период статистически недостоверна.

Результаты парных корреляций, проведенных между временем вылулления и каждым фактором в отдельности, показали наличие достоверной умеренной по степени тесноты зависимости результативного признака от массы взрослых птиц ($r = 0,453$; $F = 4,65$; $t = 2,16$; $p < 0,045$), массы 0-сут. птенцов ($r = 0,524$; $F = 6,83$; $t = 2,61$; $p < 0,018$) и увеличения массы птенцов за гнездовой период ($r = 0,457$; $F = 4,76$; $t = 2,18$; $p < 0,043$). Между продолжительностью вылулления и величиной кладки птиц связь и в парной корреляции является статистически недостоверной.

Исследование корреляции между продолжительностью вылулления и величиной кладки по эмпирическим данным из отдельных гнезд ряда видов птиц показало наличие достоверной зависимости у серой вороны (*Corvus cornix*) ($r = 0,752$; $F = 20,84$; $t = 4,56$; $p < 0,0003$), большой синицы ($r = 0,779$; $F = 20,07$; $t = 4,48$; $p < 0,001$) и сороки ($r = 0,715$; $F = 17,756$; $t = 4,21$; $p < 0,001$).

Из специальной литературы известно [12], что в возобновленных кладках грача, развивающихся в более оптимальных температурных и кормовых условиях, разновозрастность эмбрионов в кладках возрастает, что ведет к увеличению продолжительности вылулления птенцов.

Таким образом, при разной потенциальной плодовитости и отличиях в экологии гнездования разных видов птиц характер и продолжительность вылулления птенцов отражают особенности инкубации яиц и в значительной степени предопределяют успешность их размножения. Средняя видовая продолжительность вылулления птенцов не зависит от величины кладки. Достоверные корреляции выявлены между продолжительностью вылулления массой 0-сут. птенцов и взрослых птиц.

Фенотипическая разнородность птенцов в выводках к окончанию вылулления. Вылулляющиеся птенцы разного ранга в одном выводке принципиально не отличаются друг от друга по массе и пропорциям тела, абсолютным и относительным значениям внутренних органов, гематологическим показателям и поведенческим реакциям [13]. Незначительные различия проявляются лишь в случаях, когда параметры яиц в кладке закономерно изменяются в связи с их рангом. Однако к окончанию вылулления в гнездах, как правило, находятся разновозрастные птенцы, которые

Таблица 4

Различия массы птенцов в выводках разной величины к окончанию вылупления

Виды птиц	Число птенцов в выводке	n	Масса птенцов (г)		CV массы птенцов в выводке (%)
			старшего ($M \pm m$)	младшего ($M \pm m$)	
Обыкновенная пустельга	4	14	62,5±2,4	14,6±0,3	55,1
	6	12	94,3±4,5	15,1±0,4	64,2
Ушастая сова	4	8	78,9±4,2	18,3±0,5	53,7
	6	7	106,5±8,6	17,9±0,1	61,3
Обыкновенный скворец	4	30	10,4±0,1	5,4±0,1	23,7
	6	24	8,2±0,1	4,6±0,1	25,8
Сорока	5	13	23,4±0,4	7,1±0,2	32,8
	8	15	41,6±0,7	6,9±0,2	54,5
Галка	5	12	18,8±0,4	6,7±0,2	27,4
	7	10	24,5±0,8	6,8±0,2	33,7
Серая ворона	4	17	48,1±0,7	15,4±0,3	52,8
	6	22	73,5±1,0	15,7±0,4	61,6
Грач	4	28	46,4±0,7	11,4±0,2	56,6
	6	16	53,6±1,3	10,8±0,3	63,5
Рябинник	4	14	12,6±0,9	5,6±0,1	24,1
	6	32	13,9±0,2	5,8±0,1	27,3
Большая синица	7	30	2,4±0,01	1,3±0,01	21,1
	13	21	4,7±0,05	1,2±0,02	32,4
Обыкновенная овсянка	4	12	4,1±0,1	2,9±0,1	23,5
	6	12	4,8±0,1	3,0±0,1	27,2

существенно различаются по массе тела и степени развития [3, 14]. Разновозрастность, или различия в степени развития птенцов выводка к окончанию вылупления принято определять либо по разности между массой старшего и младшего птенца, либо используя коэффициент вариации массы всех птенцов в выводке. Последний показатель, на наш взгляд, лучше характеризует степень разновозрастности (развитости) птенцов.

В специальной литературе редко встречаются сведения о степени развитости птенцов ко времени окончания вылупления. Имеющиеся в нашем распоряжении данные по некоторым видам птиц представлены на рис. 1 и в табл. 4.

Как было представлено выше, продолжительность вылупления, а следовательно, и степень развитости птенцов в выводке к его окончанию определяются в основном типом и характером насиживания в период откладки яиц, в меньшей степени – величиной кладки. Однако определенное влияние на формирование разновозрастных выводков оказывает и ряд других факторов. Так, в период вылупления немаловажное значение имеет характер поведения родителей, который проявляется в варьировании времени обогривания кладки, начала и ритмики кормления уже вылупившихся птенцов. Для завершения развития эмбрионов в последних по рангу яйцах необходимы относительно плотное насиживание и высокие температуры, в то же время это находится в противоречии с новыми для птиц действиями по выкармливанию птенцов.

Наблюдения за поведением взрослых птиц в этот период можно свести к следующему. Самки большинства видов, насиживающие кладки с первого отложенного яйца, продолжают довольно плотное насиживание и защиту кладок от разорения до вылупления всех птенцов. Обеспечение птенцов кормом в это время

целиком лежит на самцах. Подобное поведение характерно для соколообразных, совообразных, ракшеобразных, ряда видов воробьинообразных. В то же время иногда самки кобчика, обыкновенной пустельги и ушастой совы после вылупления двух-трех птенцов начинают периодически оставлять гнезда и участвовать в добыче пищи, что вызывается, видимо, недостатком корма, который приносят самцы.

Вылупившиеся птенцы этой группы птиц не обладают терморегуляцией и не могут поддерживать температуры, необходимые для продолжения эмбриогенеза в оставленных яйцах при длительных слетах самок. При непродолжительных слетах самок проявляется «эффект группы» [15] и вылупившиеся птенцы замедляют охлаждение яиц.

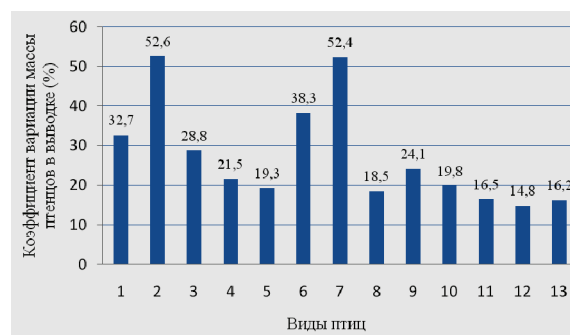


Рис. 1. Уровень изменчивости массы птенцов в выводках к окончанию вылупления. Виды птиц: 1 – кобчик, 2 – ушастая сова, 3 – деревенская ласточка, 4 – желтая трясогузка, 5 – белая трясогузка, 6 – чернолобый сорокопуд, 7 – черная ворона, 8 – мухоловка-пеструшка, 9 – белобровик, 10 – певчий дрозд, 11 – полевой воробей, 12 – зяблик, 13 – черноголовый щегол

Самки видов, относящиеся ко II и III типу насиживания, начинают участвовать в кормлении птенцов после вылупления двух-трех птенцов, хотя их доля в приносе корма в период вылупления относительно невелика. Это отмечалось нами у белой трясогузки (*Motacilla alba*), скворца, сороки, серой вороны, рябинника, певчего дрозда (*Turdus philomelos*), большой синицы, обыкновенной овсянки (*Emberiza citrinella*). Вероятно, участие самок в выкармливании связано не только с недостатком приносимого корма, но и с наличием теплого гнезда, возможностью быстрой добычи корма и началом формирования у наседок стереотипа выкармливания.

Смена стереотипов гнездового поведения у птиц происходит постепенно. Примерами становления новых типов поведения могут служить постепенность строительства гнезд, откладка яиц в недостроенные гнезда, «мнимое» насиживание до откладки первого яйца, участие наседок в выкармливании птенцов до окончания вылупления, откладка яиц следующего гнездового цикла до вылета из гнезд птенцов предыдущего. Последовательность этапов гнездового поведения, несомненно, определяется генетически, но пусковые механизмы смены стереотипов имеют внешнюю природу.

Масса птенцов в первые сутки жизни может существенно варьировать в зависимости от характера кормления вылупляющихся птенцов. Кормление вылупившихся птенцов взрослыми птицами начинается относительно рано. Следы кормления были обнаружены нами у птенцов сизого голубя и скворца через 3–3,5 часа после вылупления, у белой трясогузки, горихвостки (*Phoenicurus phoenicurus*) и большой синицы – через 4 часа, у галки и серой вороны – через 5 часов, у сороки – через 6 часов, у ушастой совы – через 7–8 часов. Уже указывалось, что в первое время корм доставляют самцы, а самки распределяют пищу между птенцами.

В отдельных гнездах интервал времени между вылуплением первых птенцов составляет лишь несколько часов, их кормление начинается практически одновременно. В других гнездах растянутое вылупление приводит к разности в кормлении птенцов разного ранга. Мы выяснили, что старшие птенцы в выводках получают первые порции корма не сразу, а через некоторое время после вылупления, что связано с формированием доминанты выкармливания у родителей. Нормальный ритм кормления устанавливается ко времени окончания вылупления птенцов, поэтому младшие птенцы начинают получать корм в более раннем возрасте, чем старшие. Сравнение увеличения массы тела разновозрастных птенцов в выводках скворца и сороки показало, что максимальные удельные скорости роста у младших птенцов наблюдаются сразу после вылупления, а у старших – позднее (на 2–4 сутки).

Характер поведения взрослых птиц в период вылупления изменяется в соответствии с состоянием погодных условий. При их ухудшении время обогривания птенцов и яиц в гнездах увеличивается, а развитие уже вылупившихся птенцов замедляется. Согревание птенцов самками стимулируется падением температуры и изменением поведения птенцов.

Степень развитости птенцов к окончанию вылупления на видовом уровне зависит от величины выводка. Прослеживается прямая связь между степенью разви-

тия птенцов и величиной выводка у птиц разных экологических групп (табл. 4).

В асинхронных выводах степень развитости птенцов к окончанию вылупления в отдельных выводах прямо зависит и от дефинитивных размеров птиц (рис. 1; табл. 4). Известно, что в разных таксономических группах птенцы крупных видов увеличивают свою массу быстрее и в большее число раз за гнездовой период по сравнению с более мелкими видами. Поэтому к окончанию вылупления старшие птенцы крупных видов птиц (пустельга, ушастая сова, серая ворона, грач) имеют значительно большую массу тела, чем младшие в сравнении с более мелкими видами. У крупных видов птиц в период вылупления отмечается существенная конкуренция между птенцами за приносимую родителями пищу. Ко времени вылупления последних птенцов конкуренция обостряется, старшие птенцы при этом имеют несомненное преимущество. Наглядно это проявляется у дневных хищников, сов, массовых видов врановых, которые гнездятся в период неустойчивой погоды и ограниченных кормовых ресурсов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ зависимости времени вылупления птенцов от ряда факторов, проведенный для всех исследованных видов птиц, показал, что на межвидовом уровне продолжительность вылупления не зависит от величины кладки, а определяется в основном массой 0-сут. птенцов, степенью возрастания массы птенцов за гнездовой период и дефинитивными размерами птиц. В то же время подобный анализ внутри отдельных видов показал связь времени вылупления и величины кладки у большинства видов птиц. Внутривидовая изменчивость продолжительности вылупления зависит от типа яйцекладки и индивидуальных особенностей насиживающих птиц в период откладки яиц.

Фенотипическая разнородность птенцов в гнездах к окончанию вылупления весьма изменчива и видоспецифична. На нее влияют не только факторы, обеспечивающие инкубацию яиц и продолжительность вылупления, но и конкретные условия, которые складываются в отдельных гнездах в период вылупления. Изменчивость птенцов в выводках определяется размерами вылупившихся птенцов и взрослых птиц, величиной выводка, поведением родителей в период вылупления, погодными и кормовыми условиями сезона гнездования.

ЛИТЕРАТУРА

1. Промптов А.Н. Очерки по проблеме биологической адаптации поведения воробьиных птиц. М., 1956. С. 305.
2. Мальчевский А.С. Гнездовая жизнь певчих птиц. Л., 1959. С. 282.
3. Болотников А.М., Шураков А.И., Каменский Ю.Н., Добринский Л.Н. Экология раннего онтогенеза птиц. Свердловск, 1985. С. 228.
4. Степанян Л.С. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий (в границах СССР как исторической области). М., 2003. С. 808.
5. Лакш Г.Ф. Биометрия. М., 1990. С. 352.
6. Дьяконов Ю.В., Соколова Т.И. Морфологическая разнокачественность яиц поли- и моноциклических кладок грача // Гнездовая жизнь птиц: сб. науч. тр. Пермь, 1979. С. 32–38.
7. Болотников А.М., Шураков А.И. К изучению насиживания у птиц // Материалы IV науч. конф. зоологов пед. ин-тов. Горький, 1970. С. 331–333.
8. Микляева М.А., Скрылева Л.Ф., Скрылева К.А. Продолжительность вылупления, рост и развитие птенцов экологически различных групп птиц // История и развитие идей П.П. Семенова-Тян-

- Шанского в современной науке и практике школьного образования: материалы Всерос. науч.-практ. конф. Липецк, 2002. Т. 2. С. 67-69.
9. *Шкарин В.С., Маркс Л.П., Родимцев А.С.* Условия возникновения разновозрастных птенцов в гнездах рябинника, скворца, береговушки // Тез. докл. Всес. науч. конф. зоологов пед. ин-тов. Ставрополь, 1979. Ч. 2. С. 362-363.
 10. *Микляева М.А., Скрылева Л.Ф.* Особенности раннего онтогенеза различных групп птиц. Мичуринск, 2001. С. 133.
 11. *Родимцев А.С., Константинов В.М.* Экология раннего онтогенеза врановых птиц. М., 2006. С. 312.
 12. *Шураков А.И., Дьяконов Ю.В.* Особенности развития зародышей грача в основных и возобновляемых кладках на севере ареала // Гнездовая жизнь птиц: межвуз. сб. науч. тр. Пермь, 1980. С. 122-127.
 13. *Родимцев А.С.* Уровень развития птенцов одного выводка во время выдупления // Рус. орнитол. журнал. 1997. Т. 6. Экспресс-вып. № 19. С. 3-7.
 14. *Лебедева Н.В., Ломадзе Н.Х.* Влияние разновозрастности выводка на рост и развитие птенцов // Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование: тез. докл. I съезда Всесоюз. орнитол. общества и IX Всесоюз. орнитол. конф. Л., 1986. Ч. 2. С. 14-15.
 15. *Благосклонов К.Н.* Выводок в гнезде как надорганизменная система // Орнитология в СССР: материалы V Всес. орнитол. конф. Ашхабад, 1969. Кн. 2. С. 64-67.

Поступила в редакцию 23 августа 2010 г.

Micklyayeva M.A., Rodimtsev A.S. Factors, determining the hatching length and phenotypical heterogeneity of nestlings in brood immature born birds

The research of hatching of immature born birds of 27 species showed that its length on inter species level does not depend upon the size of clutch, but is determined by the mass 0-day hatchlings and definite size of birds. Changeability inside species of the hatching length depends on the type of laying eggs, individual features of hatching during the nesting period, size of clutch. Phenotypical heterogeneity of nestling in broods at the end of the hatching in addition to its length is determined by the size of nestling and adult birds, size of brood, behavior of parents, weather and feeding conditions.

Key words: clutch; type of hatching; asynchronous hatching; nestlings; immature born birds; phenotypical heterogeneity.