

ДУПЛА КАК ИНФОРМАЦИОННЫЙ РЕСУРС: ОСОБЕННОСТИ ИНСПЕКТИРОВАНИЯ ИХ ПТИЦАМИ В ПОСЛЕГНЕЗДОВОЙ ПЕРИОД

Т.А. Ильина

Биологический факультет, Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, ул. Воробьевы горы, 1–12, Москва, 119234, Россия; e-mail: ilyina@mail.bio.msu.ru

Ключевые слова: визитёры, дуплогнёздники, инспектирование дупел, большая синица, мухоловка-пеструшка, послегнездовой период

Key words: visitors, nest-hole-breeding birds, inspecting of holes, Great Tit, Pied Flycatcher, post-breeding period

Введение

Период после распада выводков и приобретения молодыми птицами самостоятельности — один из наименее изученных в годовом цикле. Птицы в это время уже не привязаны к относительно маленькой гнездовой территории и могут перемещаться, удаляясь на несколько километров от своего гнезда. По данным отловов меченых особей в стационарные ловушки или паутинные сети, дальность послегнездовых перемещений даже у особей одного вида варьирует в широком диапазоне (Бардин, 1975; Дольник и др., 1982; Соколов, 1991; Артемьев, 2008; Паевский, 2008). Помимо возраста и степени полноты линьки, весомый вклад в эту вариабельность вносят индивидуальные особенности (Соколов, 1991; Афанасьева, 2000; Артемьев, 2008; Daniel et al., 2015), а также предшествующий опыт. В частности, известно, что после неудачного гнездования взрослые птицы удаляются от разорённого гнезда существенно дальше, чем особи, размножившиеся успешно. Особенно далеко перемещаются самки (Соколов, 1991; Артемьев, 2008). Данные о социальном или территориальном опыте первогодков в послегнездовой период более чем скудны. В это время за поведением лесных птиц в естественных условиях возможны лишь маршрутные или фрагментарные стационарные наблюдения, которые могут быть сделаны визуально из укрытий или при помощи видеосъёмки. Каждый из методов имеет свои ограничения, только в комплексе друг с другом они позволяют составить представление об особенностях поведения и его роли в эту фазу жизненного цикла.

Известно, что сеголетки во время послегнездовых перемещений формируют связь с районом будущего гнездования. Обычно это происходит в июле, до начала осенней миграции. По данным экспериментов, у ряда видов певчих птиц запечатление территории происходит в возрасте 30–50 суток со дня вылупления (Соколов, 1991). В это время для птиц важно не только «снять координаты» района, в который предстоит вернуться весной, но и оценить его с точки зрения пригодности для будущего гнездования. Носит ли запоминание этого района пассивный характер или существуют ключевые элементы среды, которые молодые птицы активно исследуют? Это не совсем ясно. Если кормовые станции в гнездовой и послегнездовой периоды не имеют принципиальных различий, то сеголетки запечатлеют район, адекватный для будущей жизни. Место для устройства гнезда может оказаться более дефицитным ресурсом, чем место сбора корма. В частности, это известно для видов-дуплогнёздников (von Haartman, 1957; Newton, 1998; Wiebe, 2011). Когда и как молодые птицы собирают информацию об этих ресурсах? Приурочен ли сбор этой информации лишь к началу сезона размножения или это может происходить раньше? Хорошо известно, что оседлые виды могут использовать различные убежища, в том числе и дупла, вне сезона размножения. Например, большие синицы (*Parus major*) и некоторые другие виды в холодное время ночуют в убежищах, существенно экономия при этом на затратах на терморегуляцию (Дольник, 1995; Mainwaring, 2011). Во время сезона размножения они могут использовать те же самые убежища для постройки гнезда.

Дальние мигранты, которые большую часть года проводят за пределами гнездового ареала, не только более сильно ограничены в сроках гнездования, но и оказываются в информационном проигрыше по сравнению со своими оседлыми конкурентами. В какой-то мере дуплогнездники-мигранты компенсируют этот проигрыш, ориентируясь при выборе участка весной на соседство с оседлыми видами (Mönkkonen et al., 1999; Thomson et al., 2003; Forsman et al., 2007; Samplonius, Both, 2017). Известно, что инспектирование дупел мухоловками-пеструшками (*Ficedula hypoleuca*) не ограничивается только предгнездовым периодом. Неоднократно было отмечено, что в течение гнездового сезона взрослые мухоловки-пеструшки проявляют интерес к чужим гнёздам, что предположительно позволяет им получить информацию о местах, потенциально пригодных для гнездования (Ottosson et al., 2001; Ильина, 2010). В последние годы стали известны немногочисленные факты, свидетельствующие об интересе к чужим гнёздам не только со стороны взрослых особей, но и молодых, ещё не прошедших постювенильную линьку (Головань, 1983; Ильина, 2010, 2011), однако эти разрозненные наблюдения ещё не дают представления о количественных закономерностях такого поведения сеголеток.

В данной работе была поставлена задача оценить масштабы этого явления на основе анализа материала о поведении молодых посетителей дуплянок, а также высказать предположение о его возможной адаптивности.

Материал и методы

Материал собран на Звенигородской биологической станции им. С.Н. Скадовского Московского государственного университета им. М.В.Ломоносова. Мы регистрировали посещения развешенных на территории биостанции дуплянок птицами, которые не были хозяевами этих дуплянок. В течение всего гнездового сезона контролировали появление визитёров у дуплянок, заселённых мухоловками-пеструшками и большими синицами, а в конце сезона и после его окончания регистрировали следы пребывания, а также самих посетителей пустых дуплянок.

По данным многолетних исследований, массовое вылупление птенцов в первых вы-

водках больших синиц приходилось на вторую половину мая, а во вторых выводках — на месяц позже. Вторые выводки составляли 21.9% от общего числа (Керимов, 2001). Вылупление птенцов в гнёздах мухоловки-пеструшки происходило в течение всего июня, наиболее массовое было отмечено в конце I декады июня (Керимов и др. 1994; Гриньков, 2000).

Оценка состава посторонних птиц в течение всего гнездового сезона и их поведения у дуплянок с птенцами старшего возраста сделана на основе визуальных наблюдений и при помощи видеокамер. Визуальные наблюдения за 351 гнездом мухоловки-пеструшки общей длительностью 1045 час. были проведены в 1991–2002 гг. Видеозаписи при помощи камер SONY SR 80E и Panasonic HC-V750 проводили в июне-июле 2009–2019 гг. Видеокамеры устанавливали в 1.5–2 м от синичников с жилыми гнёздами и вели непрерывную запись в течение, как правило, 3 час. В поле зрения видеокамеры попадала только передняя стенка дуплянки. Птицы, которые присаживались к летку, были видны крупным планом. Хозяева гнёзд были предварительно приучены к посторонним предметам при помощи муляжа видеокамеры, который устанавливали за сутки до начала видеосъёмки. Посторонних птиц, которые попадали в кадр, можно было легко отличить от хозяев не только по цветным меткам и индивидуальным особенностям окраски оперения, но и по поведению: поведение хозяев было стереотипным, в то время как все визитёры проявляли ориентировочную реакцию. Наличие последней было даже более чётким критерием, чем наличие корма в клюве (Ильина, 2010). Получены 323 часа записей у 110 гнёзд мухоловки-пеструшки и 83 часа записей у 29 гнёзд большой синицы.

Для проверки посещаемости пустых дуплянок на них были установлены следовые дорожки. Последние представляли собой полоски копировальной бумаги размером 10×2.5 см с подложкой из белой бумаги приблизительно такого же размера. Один конец полоски прикрепляли малярным скотчем на наружной стенке дуплянки под летком, а второй, пропустив полоску через леток, — внутри. Через 2–3 дня полоски снимали и проверяли наличие на них следов, оставленных посетителями.

Работа со следовыми дорожками проведена в июле 2013 и в июле-августе 2018–2019 гг. Суммарная длительность 357 экспозиций в июле на более чем 100 дуплянках составила 720 суток. В августе 2018 г. длительность 328 экспозиций составила 1200 суток.

Статистическая обработка материала проведена на основе непараметрических методов при помощи программы Statistica 12.0.

Результаты

Сезонная динамика состава посетителей дуплянок с птенцами по данным наблюдений. По данным визуальных наблюдений и видеозаписей у гнёзд больших синиц и мухоловок-пеструшек с птенцами старшего возраста, среди посторонних особей не было ни одной взрослой большой синицы. Напротив, мухоловки-пеструшки, преимущественно взрослые самцы, многократно отмечены у чужих гнёзд как своего, так и других видов. Максимальная активность посторонних взрослых посетителей отмечена в сроки, когда в большинстве гнёзд находились птенцы старших возрастов, к июлю эта активность резко снизилась (рис. 1).

На фоне снижения интереса взрослых птиц к чужим гнёздам, во время визуальных наблюдений и на видеозаписях, сделанных в июле, отмечены сеголетки разных видов (таблица). Их легко было отличить от взрослых по ювенильному оперению. Все они проявляли исследовательское поведение, заглядывали в дуплянку, но внутрь не забирались. Единственным исключением был молодой крапивник, который на несколько секунд проник в дуплянку с птенцами мухоловки-пеструшки. Некоторые сеголетки лишь однократно подлетали к гнезду на короткое время, но некоторые, судя по многократным появлениям в поле видеокамеры, держались поблизости от дуплянки в течение часа и более. В двух случаях были одновременно отмечены несколько молодых мухоловок-пеструшек. Судя по тому, что лишь некоторые из них были окольцованы, это были птенцы из разных выводков. В июле 2018 г. в боёк, установленный для отлова птиц-родителей на леток дуплянки с птенцами мухоловки-пеструшки, была поймана посторонняя окольцованная особь того же вида в возрасте 47 дней после вылупления. Она была окольцована гнездо-

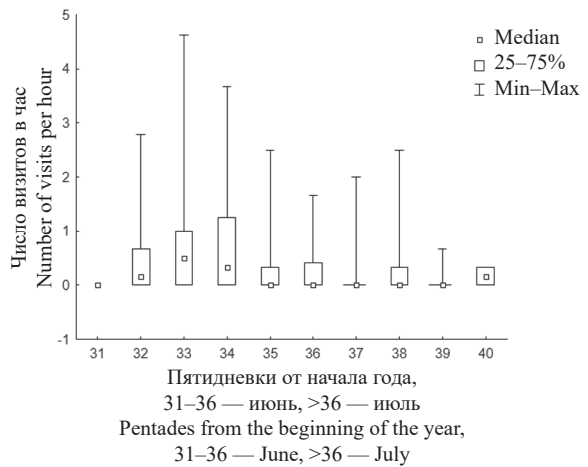


Рис. 1. Сезонная динамика посещения чужих гнёзд взрослыми мухоловками-пеструшками.

Fig.1. Seasonal dynamics of visiting some-one's nests by adult Pied Flycatchers

вым птенцом на расстоянии 680 м от места поимки в боёк. В тех случаях, когда сеголетки посещали чужие гнёзда в присутствии хозяев, последние реагировали агрессивно.

Доля гнёзд, в которых появлялись визитёры, была сходна у мухоловки-пеструшки и большой синицы. Это было справедливо как для июня ($\chi^2 = 0.17, p > 0.05$), так и для июля ($\chi^2 = 0.52, p > 0.05$). Вместе с тем, частота визитов в гнёзда мухоловок-пеструшек была выше, чем в гнёзда больших синиц ($\chi^2 = 18.91, p < 0.05$). В июне среди визитёров были исключительно взрослые мухоловки-пеструшки, в то время, как в июле посторонними посетителями были, в основном, конспецифичные особи (таблица).

Посещение незаселённых дуплянок в конце сезона размножения по результатам обследования следовых дорожек. После экспозиции следовых дорожек, закреплённых под летком дуплянки, большинство из них осталось чистыми, но на некоторых были оставлены следы. Большую часть следов удалось идентифицировать: некоторые следы, судя по расположению точек, оставленных кончиками когтей, принадлежали птицам, а некоторые — грызунам. Последние, помимо следов от когтей, часто оставляли следы от зубов, как с наружной стороны дуплянки, так и с внутренней. Точная принадлежность некоторых следов вызывала сомнения, и они были оставлены без идентификации (рис. 2).

В июле, в конце гнездового сезона, за 11700 час. экспозиции следовых дорожек в

Таблица
TableПосещение посторонними птицами дуплянок с птенцами старшего возраста
Visiting of nest-boxes with large chicks by foreign birds

Вид-хозяин Host species	Сроки наблюдений Dates of observations	Длительность наблюдений, час Duration of observations, hours	Число гнёзд под наблюдением Number of nests under observation	Число гнёзд с посетителями Number of nests with visitors	Вид-посетитель, число визитов/час Visitor species, number of visits/hours				
					Мухоловка-пеструшка Pied Flycatcher		Большая синица Great Tit		Другие Other
					ad	juv	ad	juv	
Мухоловка-пеструшка Pied Flycatcher	Июнь June	1131	374	212	0.77	–	–	–	–
	Июль July	237	87	29	0.28	0.14	–	*	**
Большая синица Great Tit	Июнь June	34	13	6	0.23	–	–	–	–
	Июль July	48	16	7	0.04	–	–	0.15	–

* большая синица (*Parus major*), juv – единичный случай;

** зарянка (*Erithacus rubecula*), juv; крапивник (*Troglodytes troglodytes*), juv — единичные случаи

* Great Tit (*Parus major*), juv – a single case;

** Robin (*Erithacus rubecula*), juv; Wren (*Troglodytes troglodytes*), juv – single cases

светлое время суток было обнаружено 18 посещений пустых дуплянок птицами. В те же самые даты за 81.5 час. видеонаблюдений у гнёзд мухоловок-пеструшек и больших синиц зарегистрированы 23 визитёра (в том числе 16 ювенильных особей). Различия между посещениями обитаемых и пустых дуплянок статистически значимы ($p < 0.001$). Следует отметить, что вероятность посещения пустых дуплянок птицами не зависела от того, гнездили ли кто-нибудь в данной дуплянке в текущем сезоне или нет ($\chi^2 = 0.26$, $p > 0.05$).

В августе, после окончания сезона гнездования у всех видов птиц-дуплогнездников, состав посетителей дуплянок существенно менялся: следы птиц присутствовали в ничтожном количестве, но резко возростала посещаемость дуплянок грызунами (рис. 2).

Заключение

Посещение птицами различных убежищ, в том числе и развешенных человеком дуплянок в те периоды времени, когда нет необходимости строить гнёзда или устраиваться на ночёвку, свидетельствует о том, что дупла — это ресурс, на основе которого возможно формирование информационного поля. Наличие дупел или их аналогов на территории — один из главных факторов, который делает её пригодной для жизни в ключевые

фазы годового цикла. Если особь получает информацию о ресурсах предварительно, то это может сократить поиски таких ресурсов в ключевой момент и повысить конкурентоспособность особи. Наше исследование показало, что собирать информацию о дуплах могут как облигатные дуплогнездники, так и представители других клаустрофильных видов птиц. Обнаружено, что инспектирование дупел свойственно дуплогнездникам уже начиная с юношеского возраста, вскоре после распада семейной группы и приобретения молодыми птицами самостоятельности. Судя по видеозаписям и визуальным наблюдениям, сеголетки составляют существенную долю среди посторонних посетителей. Наличие на территории дупел может вызвать у молодых птиц повышенный интерес к ней и побуждает оценить её, как привлекательную. Интерес у посетителей может быть направлен и на заселённые дуплянки, и на пустые, причём первые обладают большей привлекательностью, чем последние. Наблюдать за жилыми гнёздами конспецифичных особей или особей других видов-дуплогнездников и задерживаться на их территориях имеют возможность только молодые особи из ранних выводков. Известно, что птенцы из ранних выводков лучше, чем птенцы из поздних выводков, возвращаются на гнездование в район своего рождения (Соколов, 1991). Не исключено, что задержка моло-

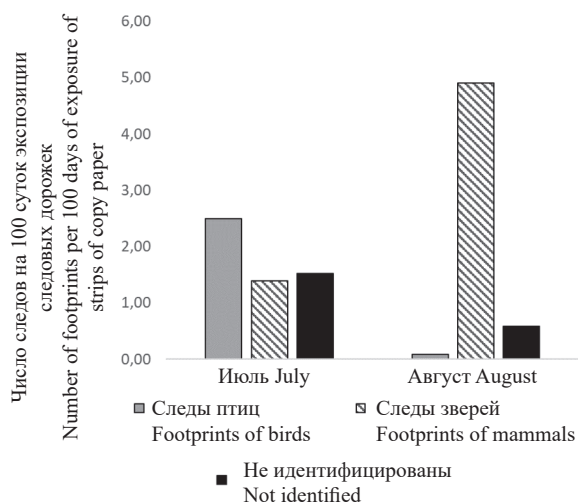


Рис. 2. Состав посетителей незаселённых дуплянок в июле и августе по результатам анализа оставленных отпечатков.

Fig. 2. Composition of visitors of empty nest-boxes in July and August according to footprints left on strips of copy paper.

дых птиц на территории, в пределах которой имеются дупла, особенно жилые, и их обледование в чувствительный для запечатления период повышает вероятность возвращения на неё этих особей в последующие годы для размножения. Позднее гнездование невыгодно для самой размножающейся особи, но, возможно, выгодно для популяции в целом, поскольку оно формирует информационное поле для молодых птиц из ранних выводков.

Благодарности

Исследование частично поддержано РФФИ, проект № 18-04-00536. В сборе полевого материала принимали участие студенты первого курса биологического факультета МГУ, проходившие в разные годы летнюю практику на Звенигородской биостанции: Н. Басалова, Е. Головина, Е. Калинин, С. Кудрявцева, М. Михайлова, А. Неплюхина, Е. Турищева, Д. Обшарова, А. Садовская, А. Самородова, А. Сошкина, С. Щербакова, М. Замотина, А. Карташева, П. Мельникова, Н. Потапов, С. Юсупова и А. Ярош.

Литература

Афанасьева Г.А. 2000. Анализ динамики популяционного состава птиц в юго-восточном Приладожье: На примере двух перелетных видов. — Автореферат дисс. ... кандидата биологических наук. СПб, 20 с.

- Артемьев А.В. 2008. Популяционная экология мухоловки-пеструшки в северной зоне ареала. М., 267 с.
- Бардин А.В. 1975. Поведение молодых пухляков и хохлатых синиц после вылета из гнезда и их послегнездовая дисперсия. — Материалы Всесоюзной конференции по миграциям птиц. Ч. 2. М., с. 63–66.
- Головань В.И. 1983. Поведение молодых мухоловок-пеструшек (*Ficedula hypoleuca* L.) в послегнездовой период. — Сообщения Прибалтийской комиссии по изучению миграций птиц, №14. Тарту, с. 113–118.
- Гриньков В.Г. 2000. Условия стабильного поддержания фенотипической структуры популяции на примере изменчивости окраски брачного наряда у самцов мухоловки-пеструшки: *Ficedula hypoleuca* Pallas. — Диссертация на соискание учёной степени кандидата биологических наук. М., 154 с. (Рукопись).
- Дольник В.Р., Виноградова Н.В., Гаврилов В.М., Дольник Т.В., Ильина Т.А., Люлеева Д.С., Паевский В.А., Соколов Л.В., Шумаков М.Е., Яблонкевич М.Л. 1982. Популяционная экология зяблика. (Труды Зоологического института АН СССР, т. 90). Л., 302 с.
- Дольник В.Р. 1995. Ресурсы энергии и времени у птиц в природе. СПб., 360 с.
- Ильина Т. А. 2010. Феномен визитерства у мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca* Pall., Passeriformes, Aves) в гнездовой период. — Вестник Московского университета. Серия 16. Биология, 2: 49–53.
- Ильина Т.А. 2011. О посещении чужих гнёзд птицами-дуплогнездниками. — Орнитология, 36: 232–233.
- Керимов А.Б. 2001. Социодемографические и энергетические факторы структурирования популяции большой синицы (*Parus major* L.). — Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук. М., 278 с. (Рукопись).
- Керимов А.Б., Иванкина Е.В., Шишкин В.С. 1994. Нестойчивый половой диморфизм и параметры размножения мухоловки-пеструшки. — Орнитология, 26: 13–27.
- Паевский В.А. 2008. Демографическая структура и популяционная динамика певчих птиц. СПб – М., 235 с.
- Соколов Л. В. 1991. Филопатрия и дисперсия птиц. — Труды Зоологического института АН СССР. Т. 230. Л., 232 с.
- Daniel G., Germain M., Gustafsson L., Doligez B. 2015. Do colonizing individuals show specific behavioural profiles? A small-scale experiment testing for dispersal behavioural syndromes in a natural bird population. — Interaction entre dispersion et syndromes comportementaux: causes et conséquences—approche empirique dans une population fragmentée de passereaux. Université Claude Bernard - Lyon I; Uppsala universitet: 80–98. (Daniel G., PhD thesis, chapter 3).
- Forsman J.T., Thomson R.L., Seppänen J.-T. 2007. Mechanisms and fitness effects of interspecific information use between migrant and resident birds. — Behavioral Ecology, 18 (5): 888–894. doi:10.1093/beheco/arm048
- Mainwaring M.C. 2011. The use of nestboxes by roosting birds during the non-breeding season: a review of the costs and benefits. — Ardea, 99 (2): 167–177.
- Mönkkönen M.M., Härdling R., Forsman J.T., Tuomi J. 1999. Evolution of heterospecific attraction: using other species as cues in habitat selection. — Evolutionary Ecology, 13 (1): 93–106.

- Newton I. 1998. Population limitation in birds. San Diego, CA, 598 pp.
- Ottosson U., Backman J., Smith H.G. 2001. Nest-attenders in the Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) During Nestling Rearing: A Possible Case of Prospective Resource Exploration. — *Auk*, 118 (4): 1069–1072.
- Samplonius J. M., Both C. 2017. Competitor phenology as a social cue in breeding site selection. — *Journal of Animal Ecology*, 86 (3): 615–623.
- Thomson R.L., Forsman J.T., Mönkkönen M. 2003. Positive interactions between migrant and resident birds: testing the heterospecific attraction hypothesis. — *Oecologia*, 134 (3): 431–438.
- von Haartman L. 1957. Adaptation in hole-nesting birds. — *Evolution*, 11: 339–347.
- Wiebe K.L. 2011. Nest sites as limiting resources for cavity-nesting birds in mature forest ecosystems: a review of the evidence. — *Journal of Field Ornithology*, 82 (3): 239–248.

NEST-HOLLOWS AS AN INFORMATION RESOURCE: FEATURES OF THEIR INSPECTION BY BIRDS IN THE POST-NESTING PERIOD

T.A. Ilyina

Biological Faculty, Lomonosov Moscow State University, Vorobiev Gory, 1–12, Moscow, 119234, Russia; e-mail: ilyina@mail.bio.msu.ru

Summary

Foreign visitors to nest-boxes during breeding period and just after its termination were analyzed on the basis of data obtained in Moscow Region. Visual observations and video recordings at the nest-boxes with broods of either Pied Flycatchers (*Ficedula hypoleuca*) ($n = 461$) or Great Tits (*Parus major*) ($n = 29$) were made during June and July. In addition, in July and August, we recorded prints of claws of birds by means of strips of copy paper attached to empty nest-boxes at the entrance. The strips of copy paper on >100 nest-boxes were exposure in total for 1900 days. Juvenile Pied Flycatchers, Great Tits, Robin (*Erithacus rubecula*) and Wren (*Troglodytes troglodytes*) were detected among visitors of nest-boxes with broods of Pied Flycatchers. Nest-boxes with broods of Great Tits were attended only by adult Pied Flycatchers and by conspecific juveniles. In July, proportions of juveniles and adults were similar to each other. It was found that nest-boxes with broods were more attractive for visitors than empty ones. We suggest that inspecting of hollows helps young birds to assess the suitability of areas with hollows for choosing nesting sites in the future. Staying there for a sensitive period can increase the likelihood of the bird's imprinting.