

ИЗМЕНЧИВОСТЬ СОСТОЯНИЯ ОСОБЕЙ МУХОЛОВКИ-ПЕСТРУШКИ *FICEDULA HYPOLEUCA*, ГНЕЗДЯЩИХСЯ В ОКРЕСТНОСТЯХ СРЕДНЕУРАЛЬСКОГО МЕДЕПЛАВИЛЬНОГО ЗАВОДА

© 2024 г. Е. А. Бельский^а *, А. Г. Ляхов^а
^аИнститут экологии растений и животных УрО РАН,

Россия 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

* e-mail: belskii@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 14.05.2024 г.

После доработки 27.05.2024 г.

Принята к публикации 07.06.2024 г.

Проанализирована изменчивость состояния особей мухоловки-пеструшки, гнездящихся вблизи Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗ) и на фоновой территории в 1996–2023 гг., в период значительного сокращения промышленных выбросов. Индекс состояния особей (ИСО) самок не связан с уровнем загрязнения территории. Меньший ИСО самцов вблизи СУМЗа по сравнению с контролем, по-видимому, связан с вытеснением худших по качеству особей в трансформированные местообитания. У годовалых особей ИСО меньше, чем у старших птиц, особенно у насиживающих самок в ранних и поздних гнездах. У насиживающих самок ИСО возрастал с увеличением кладки и плотности гнездования. ИСО птиц уменьшался с увеличением даты гнездования (только самки), температуры воздуха на стадии выкармливания и размера выводка.

Ключевые слова: сокращение промышленных выбросов, масса тела, упитанность, индекс состояния особей, многолетняя динамика

DOI: 10.31857/S0367059724060047 EDN: VYQQAM

Упитанность, или состояние особи (body condition), характеризует энергетические резервы организма в виде накопленных питательных веществ (жир, гликоген) и прямо связана с массой тела [1–3]. Упитанность влияет на приспособленность особи: выживаемость, успех размножения [4, 5], сроки сезонных явлений (миграции, гнездование) [6, 7].

Состояние особи зависит от условий среды, которые влияют на энергообмен, доступность корма и физиологические процессы в организме [1, 6, 8]. Среди антропогенных факторов выделяется загрязнение среды, которое оказывает не только прямое токсическое действие на организм [9]. Опосредованное действие загрязнения заключается в изменении кормовых условий [10–12], доступности физиологически значимых веществ (Са, каротиноиды, витамины), воздействии паразитов [13–15].

Авторы, анализировавшие состояние взрослых особей птиц в условиях загрязнения среды тяжелыми металлами, приводят противоречивые

результаты. Так, в Китае самцы (но не самки) полевого воробья *Passer montanus*, гнездящиеся на территории, загрязненной тяжелыми металлами, были легче, чем в незагрязненном районе [16]. Масса тела самцов и самок домового воробья *Passer domesticus* в Турции отрицательно коррелировала с концентрациями Cu и Zn в организме [17]. Негативный эффект загрязнения не был отмечен вблизи медно-никелевого завода в Хартвалте, Финляндия. Здесь мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* в период насиживания кладок были лучше упитаны по сравнению с фоновой зоной, тогда как в период выкармливания птенцов таких различий не было [18]. Масса тела и состояние гнездящихся самок лазоревки *Cyanistes caeruleus* и большой синицы *Parus major* не зависели от степени загрязнения среды тяжелыми металлами в Финляндии [19, 20] и Бельгии [21–23]. Однако в холодный год упитанность самок мухоловки-пеструшки и большой синицы на загрязненной территории была хуже, чем на фоновой [20]. Таким образом, условия среды могут модифицировать влияние загрязнения среды на состояние птиц в природе.

Вместе с тем в зонах загрязнения у птиц-дуплогнездников больше доля самок, делающих перерывы в период откладки яиц [22, 24] и даже не способных отложить яйца [25]. Это может указывать на то, что на загрязненных территориях складываются неблагоприятные условия для самок в период формирования яиц, сопровождающегося большими энергозатратами.

Сокращение промышленных выбросов, происходящее в последние десятилетия во многих промышленных регионах мира, способствует восстановлению нарушенных экосистем [26]. Отмечена положительная динамика плотности населения, репродуктивных показателей птиц и толщины скорлупы яиц при снижении токсической нагрузки [27–32]. Вместе с тем физиологическое состояние птенцов мухоловки-пеструшки (гематологические показатели, масса тела) не изменялось при снижении загрязнения на севере Швеции [28, 33]. Отсутствие ожидаемого эффекта у птенцов, вероятно, связано с тем, что состояние особей в природе зависит не только от загрязнения среды, но и от других факторов (плотность населения, погода, паразиты), влияние которых может превосходить эффект от уменьшения токсической нагрузки [30, 33]. Анализ временной динамики состояния особей диких птиц при уменьшении токсической нагрузки требует долговременных наблюдений, трудоемкость которых обуславливает редкость таких исследований. При наличии работ о размерной структуре группировок птиц в разных зонах загрязнения (см. выше) нам известна лишь одна о многолетней динамике состояния взрослых птиц в условиях сокращения промышленных выбросов. Так, в Харьявалте [18] не выявлены направленные изменения индекса состояния гнездящихся самок мухоловки-пеструшки за 23-летний период, сопровождавшийся резким падением выбросов поллютантов.



Рис. 1. Расположение площадок с искусственными гнездовьями в окрестностях СУМЗа: 1 – населенные пункты; 2 – шоссе; 3 – река; 4 – СУМЗ; 5 – участки (кружки – участки в лиственном лесу, треугольники – участки в хвойном лесу); незакрашенные, серые и черные значки – фоновая, буферная и импактная зоны соответственно.

Цель настоящей работы – охарактеризовать пространственно-временную динамику упитанности гнездящихся мухоловок-пеструшек с учетом пола, возраста и уровня загрязнения местообитаний выбросами крупного медеплавильного комбината на Среднем Урале. Кроме того, мы попытались выделить факторы, влияющие на состояние взрослых птиц в период гнездования. Проверили гипотезу о том, что самки мухоловки-пеструшки в зоне сильного загрязнения находятся в худшем состоянии по сравнению с птицами на незагрязненной территории. Учитывая сокращение промышленных выбросов этого предприятия в последние десятилетия, мы ожидали улучшения упитанности самок на загрязненной территории за время исследований. Кроме того, проверяли предположение о связи состояния птиц с возрастом, репродуктивными усилиями и погодными условиями.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проведены в окрестностях Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗ), расположенного близ г. Ревды Свердловской обл. (56°51' с.ш., 59°53' в.д.), который функционирует с 1940 г. В составе атмосферных выбросов преобладают окислы серы и пыль, содержащая тяжелые металлы (Cu, Pb, Zn, Cd, Fe, Hg и др.) и металлоиды (As). В 1980-х гг. валовые выбросы СУМЗа достигали 150–225 тыс. т поллютантов в год. С начала 1990-х гг. выбросы постепенно снижались и после коренной реконструкции, завершившейся в 2009 г., стабилизировались на уровне 3–4 тыс. т/год [34].

Материал для данной работы собран в 1996–2023 гг. на участках с искусственными гнездовьями (ИГ). Участки заложены к западу от СУМЗа в зонах сильного загрязнения (импактная, на расстоянии 1–2 км от завода), умеренного загрязнения (буферная, 4–8 км) и в условно незагрязненной (фоновой, 16–27 км) (рис. 1). В разные годы под наблюдением находились 7–11 участков. Описание участков и гнездовой опубликовано ранее [27]. Мухоловка-пеструшка преобладала среди видов, заселявших ИГ [32].

Мухоловка-пеструшка – мелкий (11–14 г) вид насекомоядных птиц, дальний мигрант. Зимует в Африке к югу от Сахары, прилетает на места гнездования на Среднем Урале в конце апреля – начале мая, имеет одну кладку за сезон [35]. В районе исследований мухоловки-пеструшки откладывают яйца во второй половине мая – начале июня, выкармливают птенцов во второй половине июня – начале июля. Гнездовья проверяли с интервалом 3–7 дней,

начиная со стадии строительства гнезда и до вылета птенцов. В каждом гнезде регистрировали дату начала кладки, количество отложенных яиц, вылупившихся и вылетевших из гнезда птенцов.

Самок отлавливали на гнездах во время выкармливания птенцов (1996–2023 гг.) и насиживания кладок (1996–2017 гг.), самцов — обычно на стадии выкармливания. Использовали ловушки в виде клапана или клетки с подпружиненной дверцей, иногда паутинные сети. Самцы, отловленные на пустых ИГ до начала размножения, а также визитеры, помогавшие кормить птенцов, не включены в анализ. Птиц метили алюминиевыми кольцами, измеряли массу тела и длину крыла (максимально вытянутого и прижатого к линейке). Точность взвешивания на электронных весах Kern составляла 0.1 г, измерения длины крыла — 0.5 мм. Измерения проводили оба автора.

Возраст птиц, отловленных впервые (1 год, т.е. появившиеся на свет в предыдущем году, или 2 года и старше), определяли по особенностям оперения [36]. Птицы, у которых не удалось определить возраст (4.2% самок и 3.3% самцов), исключены из анализа. Всего проанализировано 2336 самок и 1889 самцов.

Среди самок на стадии насиживания в анализ включены только особи, закончившие кладку, т.е. не имевшие яиц в яйцевode. Возраст птенцов в день вылупления принят равным нулю. Стадия насиживания включала дни от “–14” до “–1”. Птенцы мухоловки-пеструшки покидают гнездо обычно на 15-й день после вылупления, но часть выводков задерживалась в гнездах из-за плохой погоды. Поэтому для стадии выкармливания у нас есть наблюдения в интервале возраста птенцов от 0 до 17 дней.

Для оценки состояния особи применяют разные показатели, основанные на массе тела. Для того, чтобы исключить зависимость массы тела от размеров особи, рассчитывают регрессию массы тела на размерный показатель (длину цевки или крыла). В дальнейшем анализе вместо массы конкретной особи используют остатки этой регрессии [2]. Динамика массы самок мухоловки-пеструшки в период гнездования имеет нелинейный характер и может быть описана полиномиальной функцией [18, 20]. По собственным измерениям всех особей за 28 лет мы построили множественную регрессию массы тела самок на длину крыла птиц и возраст птенцов (в степени от 1 до 5) за весь гнездовой период. Для самцов аналогичную регрессию рассчитали только для стадии выкармливания птенцов (Приложение, табл. S1). Остатки этой регрессии

для каждой особи (разность между фактическим и предсказанным значениями), выраженные в % предсказанной массы, использованы в качестве индекса состояния особей (ИСО) [18]. Приведенные в тексте термины “индекс состояния особей”, “индекс состояния”, “упитанность” следует понимать как синонимы.

Для анализа изменчивости ИСО применяли линейные смешанные модели, отдельно для самок насиживающих кладку, самок, выкармливающих птенцов, а также самцов. В случае повторных измерений одной особи в анализе использовали только одно (первое) измерение для конкретной стадии гнездования и года. Категориальные предикторы включали зону загрязнения (импактная (1), буферная (2), фоновая (3)), биотоп (лиственный (1), хвойный (2)), возраст птицы (1 год (1), 2 года и старше (2)) и взаимодействия этих переменных. Непрерывными предикторами были год, десятичный логарифм плотности гнезд на конкретной площадке в каждый год, погода за 10 дней, предшествующих отлову каждой особи (средняя температура воздуха, сумма осадков). Для насиживающих самок в модель введены дополнительные предикторы: величина кладки и дата откладки первого яйца, стандартизованная для каждого года $[(x-SD)/mean]$, в степени 1 и 2. Для самок, выкармливающих потомство, а также самцов вместо величины кладки и даты начала кладки в модель включены количество птенцов в гнезде в день отлова и дата вылупления, стандартизованная для каждого года. Для самцов учитывали балл окраски по семибалльной шкале Дроста [37]. Площадка с ИГ считалась случайным фактором. Плотность гнездования (пар/га) рассчитывали как отношение количества гнезд с полной кладкой (т.е. с начавшимся насиживанием) к площади участка. Площадь прямоугольного участка определяли как площадь прямоугольника с добавлением периферийной полосы 50 м. Площадь участков с линейной развеской определяли как длину линии с периферией 50 м во всех направлениях [38].

Данные о погоде на ближайшей метеостанции в г. Ревде предоставлены Свердловским центром по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды (1989–2019 гг.), а также получены на сайте www.pogodaiklimat.ru (2020–2023 гг.).

Корреляция между непрерывными предикторами в большинстве случаев была слабой (Приложение, табл. S2). Хотя дата начала кладки коррелирует с количеством яиц ($r = -0.519$, $p < 0.001$), оба показателя несут разную информацию. Размер

кладки характеризует энергетические затраты самки в начале гнездового цикла. Сроки гнездования позволяют оценить синхронность фенологии птиц и беспозвоночных — кормовых объектов мухоловки-пеструшки. Поздно гнездящиеся птицы пропускают период наибольшей доступности оптимального для птенцов корма (личинки фитофагов), что приводит к увеличению смертности птенцов [39–41]. Дальнейший анализ показал, что включение в модель и даты, и количества яиц дает лучшее соответствие данным.

В ходе оптимизации моделей из них удаляли одну за другой незначимые переменные в порядке убывания уровня значимости. В окончательных моделях оставлены переменные и взаимодействия с $p < 0.1$, а также переменные, входящие в значимые взаимодействия. Параметры моделей определены методом, при котором среднее значение зависимой переменной в конкретной зоне (или возрастной группе) сравнивали с общим средним. Расчеты проводили в программе JMP.10.0.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Зависимость массы тела самок от возраста птенцов соответствовала полиному 5-го порядка. Наибольшая масса (в среднем 15.5 г) приходилась на середину периода насиживания, за 5–8 дней до вылупления птенцов (рис. 2). Еще до вылупления птенцов масса самок начинала уменьшаться, вплоть до возраста птенцов 9 дней. Затем, вплоть до вылета птенцов, масса самок стабилизировалась на уровне 12.6–12.7 г. Масса самцов не зависела от возраста птенцов (см. рис. 2 и Приложение, табл. S1).

На стадии насиживания годовалые самки в среднем были менее упитанными, чем старшие (табл. 1). Значимые взаимодействия возраста с датой начала кладки свидетельствуют о разной динамике ИСО в ходе сезона. Рано и поздно гнездящиеся молодые самки менее упитаны, чем старшие, тогда как в середине сезона различий между возрастными группами не обнаружено (рис. 3). Самки, откладывавшие крупные кладки, были в лучшем состоянии, чем самки с меньшими кладками (рис. 4). Упитанность самок увеличивалась с возрастанием плотности гнездования (рис. 5) и не зависела от погодных условий (рис. 6). Эффект зоны незначим, но близкое к значимому взаимодействие зона \times год (см. табл. 1) указывает на разную временную динамику ИСО в разных зонах. На протяжении периода исследований упитанность самок увеличивалась в обеих зонах загрязнения, оставаясь почти неизменной в фоновой зоне (см. Приложение, рис. П1).

На стадии выкармливания ИСО самок уменьшался с увеличением даты гнездования (см. табл. 1 и рис. 3), размера выводка (рис. 4), плотности гнездования (рис. 5) и температуры воздуха (рис. 6). При этом связь упитанности с температурой более выражена у молодых самок, судя по значимому взаимодействию возраст \times температура (см. табл. 1). Эффект зоны и возраста незначим, но их взаимодействие значимо.

У самцов ИСО зависел от зоны загрязнения (см. табл. 1). В фоновой зоне он значительно больше, чем в импактной (оцененные маргинальные средние со стандартной ошибкой составили $0.48 \pm 0.38\%$ и $-1.58 \pm 0.48\%$ соответственно, $p < 0.05$ по кри-

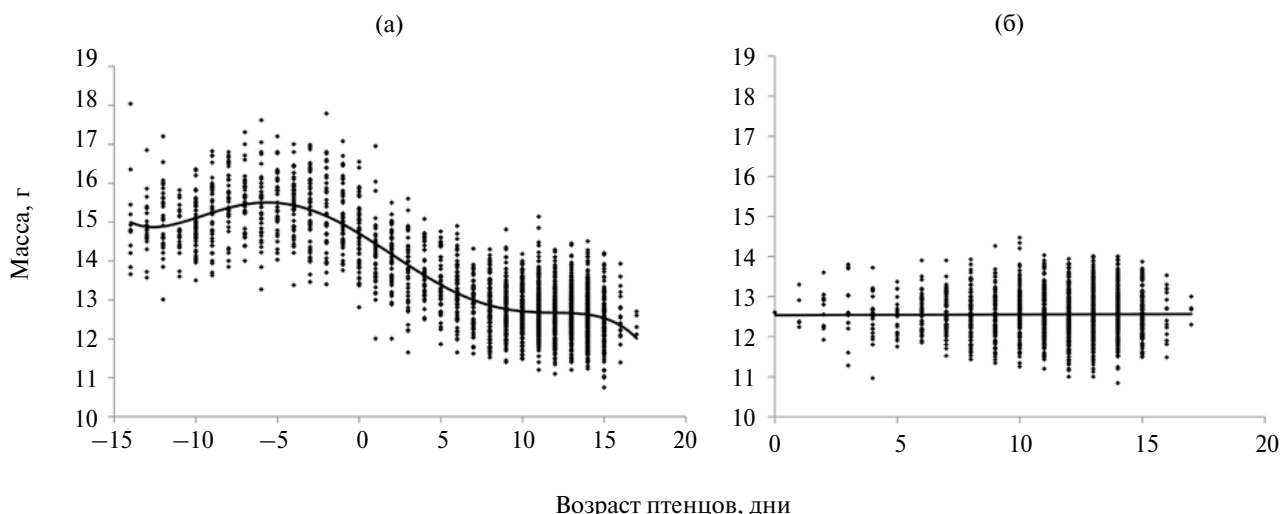


Рис. 2. Зависимость массы тела самок (а) и самцов (б) мухоловки-пеструшки от возраста птенцов. День вылупления принят за 0: слева от нуля — стадия насиживания кладки, справа — стадия выкармливания птенцов.

терию Тьюки). ИСО у старших птиц больше, чем у молодых ($-0.64 \pm 0.33\%$ и $-1.58 \pm 0.48\%$ соответственно, критерий Стьюдента $t = 1.96$, $p < 0.05$). Упитанность самцов уменьшалась с увеличением выводка (см. табл. 1 и Приложение, рис. П2) и температуры воздуха (см. Приложение, рис. П3). Дата вылупления птенцов, плотность гнездования и балл окраски самцов не влияли на их состояние, а год, биотоп и количество осадков не влияли на ИСО самок и самцов.

ОБСУЖДЕНИЕ

Наши данные о динамике массы самок мухоловки-пеструшки в ходе гнездования согласуются с выводами других авторов. Масса самок начинала уменьшаться еще на стадии насиживания, за несколько дней до вылупления птенцов. Снижение массы продолжалось до возраста птенцов 9 дней, до уровня 12.7 г. Потеря самками массы тела от максимального уровня на стадии насиживания к моменту вылета птенцов составила в среднем 18%. Такая динамика согласуется с гипотезой адаптации к полету, согласно которой перед вылуплением птенцов самки уменьшают массу тела, чтобы в период выкармливания птенцов снизить затраты энергии на собственное передвижение и увеличить маневренность полета [42–44]. В отличие от самок масса тела самцов в гнездовой период практически не менялась.

Вопреки предположению мы не обнаружили зависимости упитанности самок от уровня техноген-

ного воздействия. По-видимому, самки способны находить достаточное количество корма для формирования кладки даже в трансформированных местообитаниях. Взрослые мухоловки-пеструшки достаточно пластичны в выборе корма и способны переключаться на альтернативные объекты [12, 35]. По этой причине худшее состояние самцов, гнездящихся вблизи СУМЗа, видимо, в большей степени связано не с кормовыми условиями, а с другими свойствами местообитаний.

Мухоловка-пеструшка предпочитает спелые и средневозрастные древостои с дуплистыми деревьями, необходимыми для гнездования [38]. В импактной зоне СУМЗа древостой разрежен, велика доля сухостойных и молодых деревьев, травяно-кустарничковый ярус угнетен и представлен несколькими видами [34]. Таким образом, лесные массивы на загрязненных территориях можно отнести к субоптимальным местообитаниям для мухоловки-пеструшки. В пользу этого свидетельствует низкая плотность гнездования этого вида вблизи СУМЗа в период высоких выбросов в 1990-х – начале 2000-х гг. [32]. Несмотря на увеличение плотности гнездования мухоловок-пеструшек в последние годы, репродуктивные показатели вида все еще отстают от фонового уровня [27].

Вполне вероятно, что увеличение доли самцов с худшей упитанностью вблизи СУМЗа связано с активной конкуренцией за гнездовые территории. Лучшие по качеству особи в первую очередь

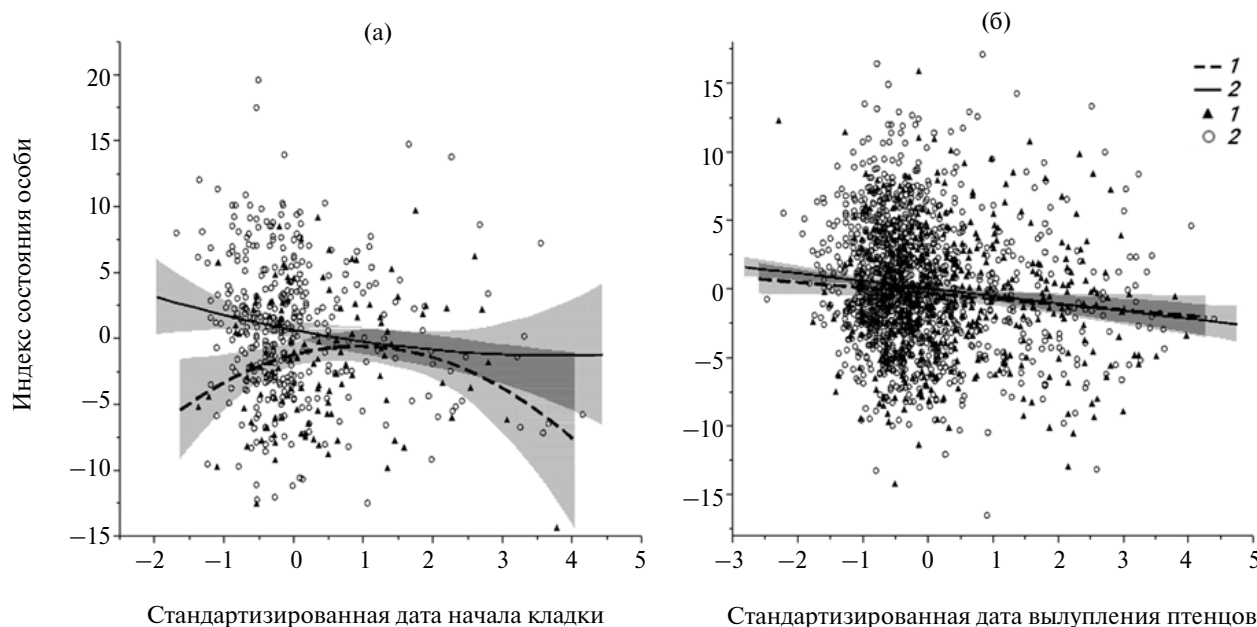


Рис. 3. Зависимость ИСО самок на стадии насиживания и выкармливания от дат начала кладки (а) и вылупления птенцов (б). Здесь и на рис. 4–6: 1 – молодые; 2 – старшие особи; закрашенная область – 95%-ный ДИ.

Таблица 1. Линейные смешанные модели для изменчивости индекса состояния мухоловок-пеструшек, гнездящихся в окрестностях СУМЗа (представлены переменные, вошедшие в окончательные модели)

| Источник изменчивости | Самки | | | | Самцы, выкармливание птенцов (n = 1861) | | | |
|--------------------------------|---|--------|---|---------|---|---------|-------------------------------------|---|
| | насиживание кладки (n = 490) | | выкармливание птенцов (n = 1819) | | | | | |
| | F _{df, DFDen} (коэф. ± SE) | p | F _{df, DFDen} (коэф. ± SE) | p | F _{df, DFDen} (коэф. ± SE) | p | F _{df, DFDen} (коэф. ± SE) | p |
| Зона | 2.91 _{2, 11.59} | 0.094 | 1.51 _{2, 13.83} | 0.255 | 5.88 _{2, 85.53} | 0.004 | | |
| Год | 0.62 _{1, 399.5} | 0.430 | ns | ns | ns | ns | | |
| Биотоп | ns | | ns | ns | ns | ns | | |
| Возраст | 14.31 _{1, 471.8} (2.105 ± 0.556) | 0.0002 | 0.72 _{1, 1808} (−0.383 ± 0.451) | 0.396 | 3.86 _{1, 1852} (0.945 ± 0.481) | 0.049 | | |
| Дата * | 7.26 _{1, 476.6} (2.129 ± 0.790) | 0.007 | 30.10 _{1, 1803} (−0.649 ± 0.118) | <0.0001 | ns | ns | | |
| Дата в степени 2 | 6.38 _{1, 476.9} (−0.893 ± 0.353) | 0.012 | ns | ns | ns | ns | | |
| Количество яиц (птенцов) | 7.94 _{1, 431.5} (0.711 ± 0.252) | 0.005 | 18.09 _{1, 1801} (−0.332 ± 0.078) | <0.0001 | 34.31 _{1, 1764} (−0.400 ± 0.068) | <0.0001 | | |
| Плотность (log ₁₀) | 4.20 _{1, 1713} (2.802 ± 1.368) | 0.056 | 7.43 _{1, 189.3} (−1.606 ± 0.589) | 0.007 | ns | ns | | |
| Температура | ns | | 10.35 _{1, 1804} (−0.227 ± 0.071) | 0.0013 | 15.26 _{1, 1853} (−0.132 ± 0.034) | <0.0001 | | |
| Осадки | ns | | ns | ns | ns | ns | | |
| Балл окраски | NA | | NA | NA | ns | ns | | |
| Зона × год | 2.58 _{2, 371} | 0.077 | ns | ns | ns | ns | | |
| Зона × возраст | ns | | 4.12 _{2, 1807} | 0.017 | 2.77 _{2, 1790} | 0.063 | | |
| Возраст × дата | 6.94 _{2, 477} (−2.314 ± 0.878) | 0.009 | ns | ns | ns | ns | | |
| Возраст × дата в степени 2 | 4.88 _{2, 476.8} (0.890 ± 0.403) | 0.028 | ns | ns | ns | ns | | |
| Возраст × температура | ns | | 3.88 _{1, 1803} (0.161 ± 0.082) | 0.049 | ns | ns | | |

Примечание. * – дата откладки 1-го яйца для стадии насиживания и дата вылупления птенцов для стадии выкармливания; ns – эффект незначим; NA – переменная не включена в анализ.

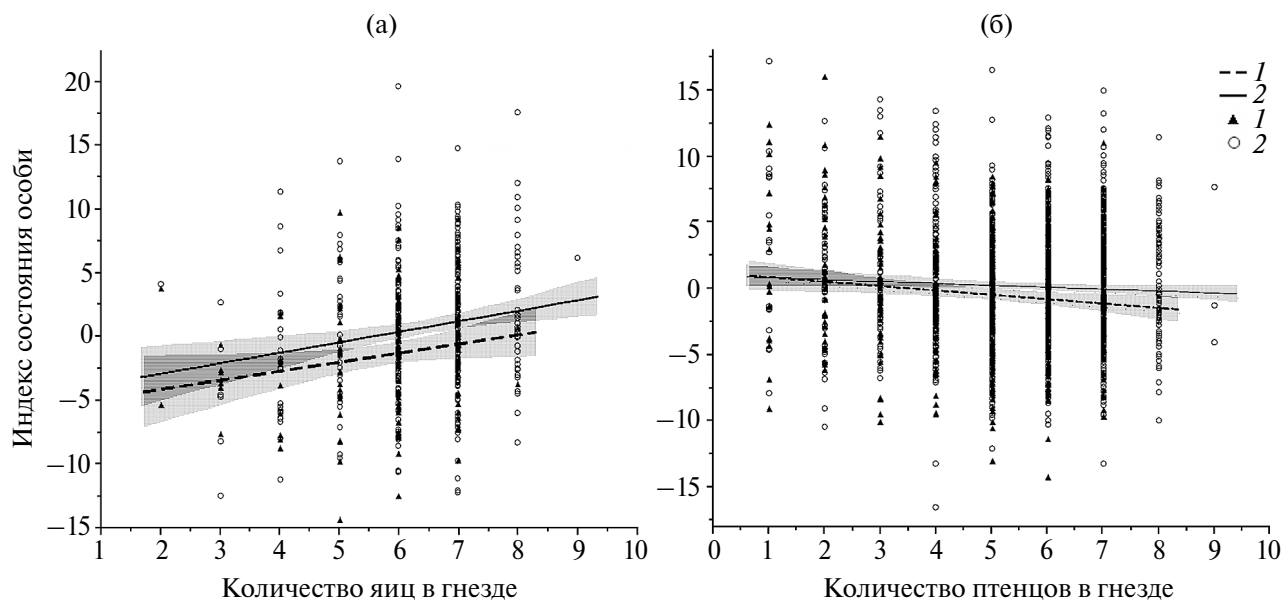


Рис. 4. Зависимость ИСО самок на стадии насиживания и выкармливания от величины кладки (а) и выводка (б).

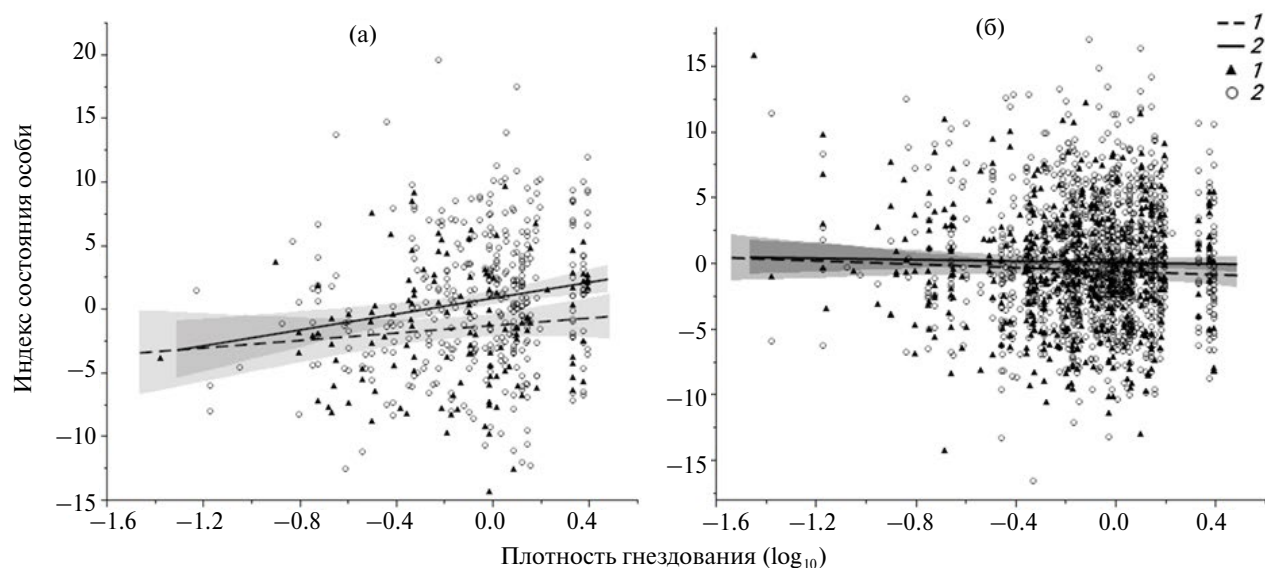


Рис. 5. Зависимость ИСО самок на стадии насиживания (а) и выкармливания (б) от плотности гнездования.

занимают местообитания, наиболее благоприятные для вида [35, 38, 45, 46]. Менее конкурентоспособные особи вытесняются в субоптимальные местообитания. В пользу этого могут свидетельствовать более поздние в среднем сроки размножения мухоловок-пеструшек вблизи СУМЗа по сравнению с фоновой территорией [27, 39].

Учитывая сокращение промышленных выбросов, мы ожидали существенного улучшения состояния гнездящихся птиц на протяжении периода исследований. Эти ожидания подтвердились лишь частично. Год не влиял на упитанность обоих полов. Положительная временная динамика ИСО отмечена

лишь на уровне тенденции ($p = 0.077$) у насиживающих самок в импактной и буферной зонах (см. табл. 1 и Приложение, рис. П1). Незначительное увеличение ИСО птиц при уменьшении выбросов СУМЗа свидетельствует о большем значении для птиц не токсической нагрузки, а других факторов, например состояния местообитаний. Сокращение промышленных выбросов способствует естественному восстановлению деградированных экосистем, но этот процесс требует длительного времени [26].

Как и ожидалось, возраст влиял на упитанность птиц: ИСО молодых самцов и самок на стадии инкубации меньше, чем у старших птиц. Различия

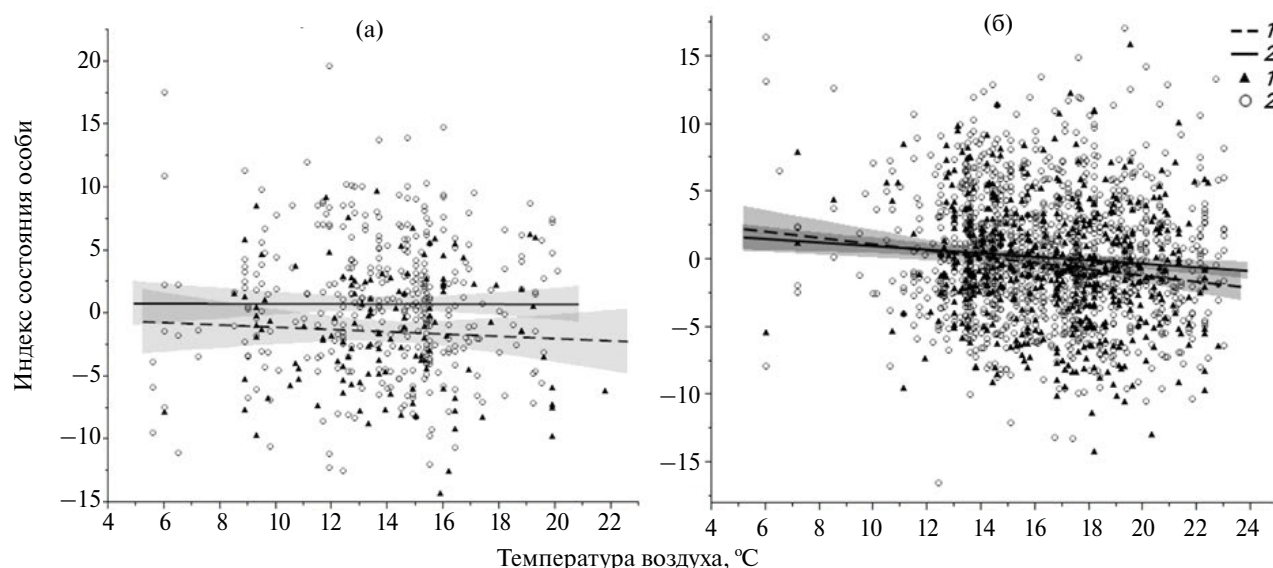


Рис. 6. Зависимость ИСО самок на стадии насиживания (а) и выкармливания (б) от температуры воздуха за 10 дней до отлова.

между возрастными особенностями велики в начале гнездового сезона (см. рис. 3). Рано гнездящиеся самки используют энергетические резервы, накопленные к концу весенней миграции [47, 48]. Возможно, молодые самки прилетают в район исследования в худшем состоянии, чем старшие. Это может определять возрастные различия ИСО в начале сезона. Только в середине сезона размножения молодые самки достигали упитанности старших особей. К концу сезона ИСО молодых самок падал быстрее, чем старших (см. рис. 3). Это может быть связано с меньшей способностью молодых особей приспосабливаться к ухудшению кормовых условий в конце сезона гнездования, а также с более ранним началом линьки по сравнению со старшими особями [38, 49]. Об этом свидетельствует и более выраженное, чем у старших особей, уменьшение упитанности молодых с повышением температуры на стадии выкармливания птенцов (см. табл. 1, значимое взаимодействие возраста и температуры). Различия в упитанности молодых и старших особей согласуются с возрастными различиями репродуктивных показателей мухоловки-пеструшки [38, 50, 51], обусловленными накоплением индивидуального опыта с возрастом и увеличением ресурсов, направляемых на размножение [52].

Упитанность насиживающих самок возрастала с увеличением величины кладки. По-видимому, положительная связь этих показателей — результат высокой готовности к размножению наиболее продуктивных особей. Накопленных ими резервов хватило и на откладку большого количества яиц,

и на самоподдержание во время инкубации. Наш результат согласуется с данными других исследователей [18, 53, 54]. По их мнению, хорошее состояние самок мухоловки-пеструшки, имеющих большие кладки, связано с хорошим качеством гнездовой территории и/или с помощью самца, приносящего самке дополнительный корм во время насиживания [55]. При этом увеличение количества птенцов в гнезде сопровождалось ухудшением состояния и самок, и самцов. Это связано с увеличением энергозатрат родителей на выкармливание больших выводков [1] и согласуется с гипотезой энергетического стресса, или “цены размножения” [56].

На стадии выкармливания птенцов состояние обоих родителей ухудшалось с повышением температуры воздуха. К середине лета становится теплее, но и сезон гнездования мухоловок-пеструшек заканчивается. К концу гнездового сезона кормовые условия для птиц ухудшаются. Известно, что период обилия личинок фитофагов, представляющих оптимальный корм для птенцов насекомоядных птиц, довольно короток и приурочен к концу весны — началу лета [40, 57, 58]. Раннее и быстрое весеннее развитие растений в теплые сезоны, проявляющееся также на более открытой и прогреваемой территории вблизи промышленных предприятий [59, 60], способствует ускорению развития личинок листогрызущих насекомых с последующим уходом их на окукливание. Несовпадение фенологии птиц и фитофагов может приводить к нехватке полноценного корма для птенцов и увеличению их смертности [39–41]. По-видимому, поздно

гнездящиеся птицы затрачивают больше энергии на поиск необходимого птенцам корма, что определяет уменьшение их упитанности. Кроме того, часть особей, особенно самцы, начинают послебрачную линьку в конце сезона гнездования, еще на стадии выкармливания птенцов [38, 49]. Совмещение этих энергоемких процессов у поздно гнездящихся мухоловок-пеструшек может влиять на успех гнездования, массу слетков [61] и, вероятно, на упитанность размножающихся особей.

У насиживающих самок ИСО увеличивался с повышением плотности гнездования. Последний показатель связан с погодой в начале гнездового периода. Тёплая погода весной способствует увеличению плотности гнездования мухоловок-пеструшек [32, 62, 63]. Видимо, упитанность насиживающих самок связана с плотностью гнезд опосредованно, через погодные условия, хотя анализ не подтвердил значимого влияния температуры (см. табл. 1). У самок, кормивших птенцов, упитанность ожидаемо снижалась с увеличением плотности гнездования, возможно, из-за конкуренции за корм между соседними выводками.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ изменчивости состояния особей мухоловки-пеструшки, гнездящихся вблизи СУМЗа и на фоновой территории, за 28-летний период, сопровождавшийся значительным сокращением промышленных выбросов, показал, что влияние разных факторов на ИСО птиц зависело от стадии гнездования и пола. Упитанность самок не была связана с уровнем загрязнения территории. Вместе с тем у насиживающих самок отмечена положительная временная динамика ИСО на загрязненной территории. Худшая упитанность самцов вблизи СУМЗа по сравнению с фоновой территорией, по-видимому, отражала опосредованное действие загрязнения, связанное с вытеснением худших по качеству особей в трансформированные местообитания. Состояние годовалых особей хуже, чем у старших птиц, особенно у насиживающих самок в начале и конце гнездового сезона. Упитанность птиц ухудшалась в более поздних гнездах (только самки), с увеличением температуры воздуха (на стадии выкармливания) и размера выводка. Величина кладки и плотность гнездования положительно связаны с состоянием насиживающих самок. Год, биотоп, количество осадков и окраска самцов не влияли на состояние гнездящихся птиц. Полученные данные подчеркивают необходимость учитывать стадию гнездования, пол и возраст птиц при анализе изменчивости морфологических пока-

зателей, а также принимать во внимание как прямые, так и опосредованные эффекты факторов среды.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН. Авторы благодарят анонимных рецензентов за ценные замечания при подготовке рукописи, а также Анну Бельскую за оформление иллюстраций.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В ходе исследования соблюдались применимые этические нормы.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Drent R.H., Daan S. The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding // *Ardea*. 1980. V. 55. № 1-2. P. 225–252.
2. Labocha M.K., Hayes J.P. Morphometric indices of body condition in birds: a review // *J. Ornithol.* 2012. V. 153. P. 1–22.
3. Васильева И.Ю., Хрущова Н.А., Роговин К.А. Упитанность и запасы жира: какой из показателей упитанности лучше? Проверка на хомячке Роборовского (*Phodopus roborovskii*, Cricetidae, Rodentia) // *Зоол. журн.* 2022. Т. 101. Вып. 7. С. 819–830.
4. Haywood S., Perrins C.M. Is clutch size in birds affected by environmental conditions during growth? // *Proc. R. Soc. Lond., Ser. B: Biol. Sci.* 1992. V. 249. № 1325. P. 195–197.
5. Tinbergen J.M., Boerlijst M.C. Nestling weight and survival in individual great tits (*Parus major*) // *J. Anim. Ecol.* 1990. V. 59. P. 1113–1127.
6. Balbontín J., Møller A.P., Hermosell I.G. et al. Lifetime individual plasticity in body condition of a migratory bird // *Biol. J. Linn. Soc.* 2012. V. 105. № 2. P. 420–434.
7. Cooper N.W., Sherry T.W., Marra P.P. Experimental reduction of winter food decreases body condition and delays migration in a long-distance migratory bird // *Ecology*. 2015. V. 96. № 7. P. 1933–1942.
8. Järvinen A., Väisänen R.A. Reproduction of pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca*) in good and bad breeding seasons in a northern marginal area // *Auk*. 1984. V. 101. № 3. P. 439–450.
9. Scheuhammer A.M. The chronic toxicity of aluminium, cadmium, mercury, and lead in birds: a review // *Environ. Pollut.* 1987. V. 46. № 4. P. 263–295.

10. Brotons L., Magrans M., Ferrús L., Nadal J. Direct and indirect effects of pollution on the foraging behaviour of forest passerines during the breeding season // Can. J. Zool. 1998. V. 76. № 3. P. 556–565.
11. Eeva T., Lehikoinen E., Pohjalainen T. Pollution-related variation in food supply and breeding success in two hole-nesting passerines // Ecology. 1997. V. 78. P. 1120–1131.
12. Eeva T., Ryömä M., Riihimäki J. Pollution related changes in diets of two insectivorous passerines // Oecologia. 2005. V. 145. P. 629–639.
13. Eeva T., Helle S., Salminen J.P., Hakkarainen H. Carotenoid composition of invertebrates consumed by two insectivorous bird species // J. Chem. Ecol. 2010. V. 36. P. 608–613.
14. Eeva T., Lehikoinen E. Rich calcium availability diminishes heavy metal toxicity in pied flycatcher // Funct. Ecol. 2004. V. 18. № 4. P. 548–553.
15. Eeva T., Lehikoinen E., Nurmi J. Effects of ectoparasites on breeding success of great tits (*Parus major*) and pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca*) in an air pollution gradient // Can. J. Zool. 1994. V. 72. № 4. P. 624–635.
16. Ding J., Yang W., Wang S. et al. Does environmental metal pollution affect bird morphometry? A case study on the tree sparrow *Passer montanus* // Chemosphere. 2022. V. 295. Art. 133947.
17. Albayrak T., Pekgöz A.K. Heavy metal effects on bird morphometry: A case study on the house sparrow *Passer domesticus* // Chemosphere. 2021. V. 276. Art. 130056.
18. Rainio M.J., Ruuskanen S., Eeva T. Spatio-temporal variation in the body condition of female pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) in a polluted environment // Urban Ecosystems. 2017. V. 20. P. 1035–1043.
19. Eeva T., Ahola M., Lehikoinen E. Breeding performance of blue tits (*Cyanistes caeruleus*) and great tits (*Parus major*) in a heavy metal polluted area // Environ. Pollut. 2009. V. 157. № 11. P. 3126–3131.
20. Eeva T., Lehikoinen E., Sunell C. The quality of pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) and great tit (*Parus major*) females in an air pollution gradient // Ann. Zool. Fennici. 1997. V. 34. № 1. P. 61–71.
21. Dauwe T., Janssens E., Eens M. Effects of heavy metal exposure on the condition and health of adult great tits (*Parus major*) // Environ. Pollut. 2006. V. 140. № 1. P. 71–78.
22. Dauwe T., Janssens E., Pinxten R., Eens M. The reproductive success and quality of blue tits (*Parus caeruleus*) in a heavy metal pollution gradient // Environ. Pollut. 2005. V. 136. № 2. P. 243–251.
23. Geens A., Dauwe T., Eens M. Does anthropogenic metal pollution affect carotenoid colouration, antioxidative capacity and physiological condition of great tits (*Parus major*)? // Comp. Biochem. Physiol., Pt. C: Toxicol. Pharmacol. 2009. V. 150. № 2. P. 155–163.
24. Eeva T., Lehikoinen E. Polluted environment and cold weather induce laying gaps in great tit and pied flycatcher // Oecologia. 2010. V. 162. P. 533–539.
25. Eeva T., Ojanen M., Räsänen O., Lehikoinen E. Empty nests in the great tit (*Parus major*) and the pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) in a polluted area // Environ. Pollut. 2000. V. 109. № 2. P. 303–309.
26. Воробейчик Е.Л. Естественное восстановление наземных экосистем после прекращения промышленного загрязнения. 1. Обзор современного состояния исследований // Экология. 2022. № 1. С. 3–41. [Vorobeichik E.L. Natural recovery of terrestrial ecosystems after the cessation of industrial pollution: 1. A state-of-the-art review // Russ. J. Ecol. 2022. V. 53. №1. P. 1–39. DOI: 10.1134/S1067413622010118]
27. Belskii E., Lyakhov A. Improved breeding parameters in the pied flycatcher with reduced pollutant emissions from a copper smelter // Environ. Pollut. 2022. V. 302. Art. 119089.
28. Berglund Å.M.M., Nyholm N.E.I. Slow improvements of metal exposure, health- and breeding conditions of pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca*) after decreased industrial heavy metal emissions // Sci. Total Environ. 2011. V. 409. № 20. P. 4326–4334.
29. Eeva T., Lehikoinen E. Recovery of breeding success in wild birds // Nature. 2000. V. 403. № 6772. P. 851–852.
30. Eeva T., Lehikoinen E. Density effect on great tit (*Parus major*) clutch size intensifies in a polluted environment // Oecologia. 2013. V. 173. P. 1661–1668.
31. Eeva T., Lehikoinen E. Long-term recovery of clutch size and egg shell quality of the pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) in a metal polluted area // Environ. Pollut. 2015. V. 201. P. 26–33.
32. Бельский Е.А., Ляхов А.Г. Динамика населения птиц-дуплогнездников в условиях сокращения промышленных выбросов (на примере Среднеуральского медеплавильного завода) // Экология. 2021. № 4. С. 278–288. [Bel'skii E.A., Lyakhov A.G. Dynamics of the community of hole-nesting birds under conditions of reduced industrial emissions (based on the example of the Middle Ural copper smelter) // Russ. J. Ecol. 2021. V. 52. № 4. P. 296–306. DOI: 10.1134/S1067413621040044]
33. Berglund Å.M.M., Ingvarsson P.K., Danielsson H., Nyholm N.E.I. Lead exposure and biological effects in pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca*) before and after the closure of a lead mine in northern Sweden // Environ. Pollut. 2010. V. 158. № 5. P. 1368–1375.
34. Воробейчик Е.Л., Трубина М.Р., Хантемирова Е.В., Бергман И.Е. Многолетняя динамика лесной растительности в период сокращения выбросов медеплавильного завода // Экология. 2014. № 6. С. 448–458. [Vorobeichik E.L., Trubina M.R., Khantemirova E.V., Bergman I.E. Long-term dynamic of forest vegetation after reduction of copper smelter emissions // Russ. J. Ecol. 2014. V. 45. № 6. P. 498–507. DOI: 10.1134/S1067413614060150]

35. Lundberg A., Alatalo, R.V. The pied flycatcher. London: T. and A.D. Poyser, 1992.
36. Jenni L., Winkler R. Molt and ageing of european passerines. London: Acad. Press, 1994. 225 p.
37. Drost R. Über das Brutkleid männlicher Trauerfliegen-schnäpper, *Muscicapa hypoleuca* // Vögelzug. 1936. V. 6. P. 179–186.
38. Артемьев А.В. Популяционная экология мухоловки-пеструшки в северной зоне ареала. М.: Наука, 2008. 267 с.
39. Belskii E., Belskaya E. Trophic match/mismatch and reproduction of the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* in a metal-polluted area // Environ. Pollut. 2021. V. 276. Art. 116754.
40. Van Noordwijk A.J., McCleery R.H., Perrins C.M. Selection for the timing of great tit breeding in relation to caterpillar growth and temperature // J. Anim. Ecol. 1995. V. 64. № 4. P. 451–458.
41. Visser M.E., Holleman L.J.M., Gienapp P. Shifts in caterpillar biomass phenology due to climate change and its impact on the breeding biology of an insectivorous bird // Oecologia. 2006. V. 147. № 1. P. 164–172.
42. Freed L.A. Loss of mass in breeding wrens: stress or adaptation? // Ecology. 1981. V. 62. № 5. P. 1179–1186.
43. Norberg R.A. Temporary weight decrease in breeding birds may result in more fledged young // Am. Nat. 1981. V. 118. № 6. P. 838–850.
44. Slagsvold T., Johansen M.A. Mass loss in female pied flycatchers *Ficedula hypoleuca* during late incubation: supplementation fails to support the reproductive stress hypothesis // Ardea. 1998. V. 86. № 2. P. 203–211.
45. Lundberg A., Alatalo R.V., Carlson A., Ulfstrand S. Biometry, habitat distribution and breeding success in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* // Ornith. Scand. 1981. V. 12. P. 68–79.
46. Nager R.G., van Noordwijk A.J. Proximate and ultimate aspects of phenotypic plasticity in timing of great tit breeding in a heterogeneous environment // Am. Nat. 1995. V. 146. P. 455–474.
47. Ojanen M. The relation between spring migration and onset of breeding in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* in northern Finland // Ann. Zool. Fennici. 1984. V. 21. № 3. P. 205–208.
48. Sandberg R. Fat reserves of migrating passerines at arrival on the breeding grounds in Swedish Lapland // Ibis. 1996. V. 138. № 3. P. 514–524.
49. Артемьев А.В. Совмещение линьки и гнездования у птиц дальних мигрантов: основные закономерности хода смены оперения у мухоловки-пеструшки, *Ficedula hypoleuca* (Passeriformes, Muscicapidae), в Карелии // Зоол. журн. 2004. Т. 83. Вып. 9. С. 1127–1137.
50. Fay R., Ravussin P.A., Arrigo D. et al. Age-specific reproduction in female pied flycatchers: Evidence for asynchronous aging // Oecologia. 2021. V. 196. № 3. P. 723–734.
51. Куранов Б.Д. Гнездовая биология мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*, Passeriformes, Muscicapidae) в юго-восточной части ареала // Зоол. журн. 2018. Т. 97. Вып. 3. С. 321–336.
52. Forslund P., Pärt T. Age and reproduction in birds — hypotheses and tests // Trends Ecol. Evol. 1995. V. 10. № 9. P. 374–378.
53. Askenmo C. Clutch size flexibility in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* // Ardea. 1982. V. 70. № 2. P. 189–196.
54. Silverin B. Reproductive effort, as expressed in body and organ weights, in the pied flycatcher // Ornith. Scand. 1981. V. 12. № 2. P. 133–139.
55. Smith H.G., Källander H., Hultman J., Sanzén B. Female nutritional state affects the rate of male incubation feeding in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* // Behav. Ecol. Sociobiol. 1989. V. 24. P. 417–420.
56. Hillstrom L. Body mass reduction during reproduction in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*: physiological stress or adaptation for lowered costs of locomotor? // Funct. Ecol. 1995. V. 9. № 6. P. 807–817.
57. Van Balen J.H. A comparative study of the breeding ecology of the great tit *Parus major* in different habitats // Ardea. 1973. V. 55. № 1-2. P. 1–93.
58. Ильина Т.А., Керимов А.Б., Загубиженко М.В., Максимов Г.В. Сезонная динамика биомассы листогрызущих насекомых и ее влияние на содержание каротиноидов в перьях птенцов большой синицы // Экология. 2013. № 6. С. 454–454. [Ilyina T.A., Kerimov A.B., Zagubizhenko M.V., Maksimov G.V. Seasonal dynamics of leaf-eating insects biomass and its influence on carotenoid content in feathers of Great Tit nestlings // Russ. J. Ecol. 2013. V. 44. № 6. P. 507–514. DOI: 10.7868/S0367059713060073]
59. Belskii E., Belskaya E. Thermal effect of the Middle Ural copper smelter (Russia) and growth of birch leaves // Environ. Sci. Pollut. Res. 2021. V. 28. P. 26064–26072.
60. Kozlov M.V., Eränen J.K., Zverev V.E. Budburst phenology of white birch in industrially polluted areas // Environ. Pollut. 2007. V. 148. P. 125–131.
61. Siikamäki P. Limitation of reproductive success by food availability and breeding time in pied flycatchers // Ecology. 1998. V. 79. № 5. P. 1789–1796.
62. Sokolov L.V. Spring ambient temperature as an important factor controlling timing of arrival, breeding, post-fledging dispersal and breeding success of pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* in Eastern Baltic // Avian Ecol. Behav. 2000. V. 5. P. 79–104.
63. Артемьев А.В. Влияние погоды на биологию гнездования мухоловки-пеструшки, *Ficedula hypoleuca* (Passeriformes, Muscicapidae), в Карелии // Зоол. журн. 2002. Т. 81. Вып. 7. С. 841–849.

VARIABILITY OF BODY CONDITION OF THE PIED FLYCATCHER *FICEDULA HYPOLEUCA* BREEDING IN THE VICINITY OF THE MIDDLE URAL COPPER SMELTER

E. A. Bel'skii^{a, *}, A. G. Lyakhov^a

^a*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Russia 620144 Ekaterinburg*

^{*}*e-mail: belskii@ipae.uran.ru*

Abstract — The variability of the body condition of pied flycatchers breeding near the Middle Ural copper smelter (MUCS) and in the background area in 1996–2023, a period of significant reduction in industrial emissions, was analyzed. The body condition index (BCI) of females was not related to the level of environmental pollution. The lower BCI of males near the MUCS compared to the background area was apparently due to the displacement of the low-quality individuals into transformed habitats. The BCI of yearlings was less than that of older birds, especially in females incubating early and late clutches. The BCI of incubating females increased with increasing clutch size and breeding density. The BCI of birds decreased with increasing date of breeding (females only), air temperature at the nestling stage and brood size.

Keywords: reduction of industrial emissions, body mass, body condition, body condition index, long-term dynamics