

**На правах рукописи**

**Бушуев Андрей Владимирович**

**ФАКТОРЫ ВАРИАЦИИ УРОВНЯ МЕТАБОЛИЗМА ПОКОЯ ПТЕНЦОВ  
МУХОЛОВКИ-ПЕСТРУШКИ (*FICEDULA HYPOLEUCA*)**

**03.00.08 – зоология**

**АВТОРЕФЕРАТ**

**диссертации на соискание учёной степени**

**кандидата биологических наук**

**МОСКВА – 2009**

Работа выполнена на кафедре зоологии позвоночных биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова

**Научный руководитель**

кандидат биологических наук  
Керимов Анвар Бурханович

**Официальные оппоненты**

доктор биологических наук  
Роговин Константин Александрович  
Институт проблем экологии и эволюции  
имени А.Н. Северцова РАН

доктор биологических наук  
Карелин Дмитрий Витальевич  
Биологический факультет МГУ  
имени М.В. Ломоносова

**Ведущая организация**

Зоологический институт РАН

Защита состоится «11» мая 2009 г. в «15» часов «30» минут на заседании диссертационного совета Д 501.001.20 при Московском государственном университете имени М.В. Ломоносова по адресу: 119991, ГСП-1, Москва, Ленинские горы, МГУ, биологический факультет, ауд. М-1.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова

Автореферат разослан «10» апреля 2009 г.

Ученый секретарь

диссертационного совета

кандидат биологических наук

Л.И. Барсова

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность проблемы.** В настоящее время физиологическая (функциональная) экология является очень быстро развивающимся направлением экологии. С момента возникновения этой дисциплины существенную её часть составляли исследования метаболизма животных. Расход энергии животным отражает цену его жизнедеятельности и поэтому является одним из основных показателей физиологической разнокачественности особей в популяции. По этой причине изучение вариаций метаболизма под воздействием внутривидовых факторов занимает важное место в рамках физиологической и популяционной экологии.

Значительную часть суточного расхода энергии гомойотермных животных составляют затраты на поддержание фундаментальных физиологических процессов, т.н. базальный метаболизм (BMR). Сейчас BMR является наиболее исследованной энергетической характеристикой животного и одной из самых исследованных физиологических характеристик птиц (McNab, 2002). Согласно современным представлениям (Гаврилов, 1996; Gavrilov, 1997), BMR определяет другие уровни расхода энергии: максимальный потенциальный метаболизм существования (MPE) и потенциальную продуктивную энергию (PPE). Поэтому увеличение BMR приводит к увеличению уровня работы, которую может совершать особь, а также к увеличению продуктивности. Это говорит о том, что BMR может служить мерой конкурентных возможностей особи. Тем не менее, относительно связи качества особи и BMR существуют альтернативные гипотезы (Nilsson, 2002).

Если исследования, посвященные энергетике взрослых птиц, исчисляются тысячами, то работ по изучению энергетике птенцов на порядки меньше (Starck, Ricklefs, 1998). Большинство из них посвящено изучению суточного расхода энергии птенцов в разном возрасте. В то же время факторы вариации уровня метаболизма покоя птенцов (который состоит из BMR и энергетических затрат на рост тела) до настоящего времени остаются практически неисследованными. Кроме того, до сих пор неясны отношения между затратами энергии животными на рост и самоподдержание (Steyermark, 2002).

Связь энергетических и морфологических характеристик птенцов особенно интересно исследовать на примере видов с выраженным фенотипическим полиморфизмом, к каковым относится мухоловка-пеструшка (*Ficedula hypoleuca*). Окраска брачного оперения самцов этого вида представляет собой уникальный пример полиморфизма среди воробьиных птиц Евразии. Вариации в степени меланизации оперения самцов оказались связанными с множеством физиологических, морфологических, поведенческих и др. характеристик (Lundberg, Alatalo, 1992). Существенное место в нашей работе отведено изучению отличий потомства самцов разных фенотипов по уровню метаболизма покоя и характеру роста тела.

В последнее время в работах по эволюционной и физиологической экологии, популяционной биологии, генетике и, особенно, эволюционной физиологии много внимания уделяется внутривидовым (межпопуляционным и внутривидовым) отличиям в различных физиологических характеристиках (Artacho et al., 2005). Так как внутривидовые различия являются материалом для естественного отбора, изучение наследуемости признака ( $h^2$ ) представляет одну из важных задач в эволюционных и микроэволюционных исследованиях. Величина наследуемости дает представление о том, насколько сильно признак может быть подвержен действию отбора (Falconer, Mackay, 1997; Roff, 1997; Lynch, Walsh, 1998). Птицы до сих пор остаются практически не изученным классом животных как в плане наследуемости энергетических характеристик, так и в плане их повторяемости. Значительная часть нашего исследования посвящена именно этой проблеме.

**Цель и задачи исследования.** Основной целью настоящей работы является изучение факторов, влияющих на метаболизм ночного покоя (RMR) гомойотермных птенцов мухоловки-пеструшки. Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

1. Изучить связь между скоростью роста птенцов и их RMR.
2. Изучить связь типа окраски самцов мухоловки-пеструшки с уровнем метаболизма покоя их птенцов.
3. Исследовать влияние конкуренции в выводке на RMR птенцов.
4. Исследовать влияние температуры среды, пола птенцов и др. эндогенных и экзогенных факторов на RMR птенцов.
5. Изучить связь BMR родителей с темпами роста и RMR их птенцов.
6. Оценить наследуемость и повторяемость уровня метаболизма покоя у мухоловки-пеструшки.

**Научная новизна и практическая значимость работы.** Впервые исследованы рост и энергетика птенцов на примере вида птиц с полиморфизмом в окраске оперения. Изучено влияние многих факторов на уровень метаболизма покоя птенцов. Продемонстрировано, что половые отличия в энергетике птенцов мухоловки-пеструшки проявляются только в выводках старых самцов и детерминированы ещё до вылупления птенцов. Впервые оценены наследуемость уровня метаболизма покоя свободноживущих птиц, повторяемость уровня базального метаболизма свободноживущих птиц на значительных интервалах времени. Полученные результаты свидетельствуют в пользу существования стабильного внутривидового разнообразия энергетических качеств особей и предполагают возможность выведения линий птиц, которые отличались бы между собой по уровню базального метаболизма.

**Апробация работы.** Результаты исследований представлены в виде докладов на 5 международных и 4 российских конференциях: «Роль биостанций в сохранении биологического разнообразия России» (Москва, 2001); 4-ой (Chemnitz, Germany, 2003), 5-ой (Strasbourg, France, 2005), 6-ой (Vienna, Austria, 2007) конференциях Европейского Орнитологического Союза; «Ломоносов-2006» (Москва, 2006); 24-ом Международном орнитологическом конгрессе (Hamburg, Germany, 2006); «Проблемы популяционной экологии животных» (Томск, 2006); «Использование дупел: адаптации и ограничения» (Białowieża, Poland, 2007); 20-ом Съезде Физиологического общества имени И.П. Павлова (Москва, 2007). Материалы диссертации докладывались и обсуждались на международных семинарах в Нидерландском институте экологии (Хетерен, Нидерланды, 2003, 2006, 2008) и ЗБС МГУ (2003, 2007), в центре экологических и эволюционных исследований Гронингенского университета (Харен, Нидерланды, 2005) и на кафедре зоологии позвоночных биологического факультета МГУ (2007, 2009).

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 14 работ.

**Структура работы.** Диссертация изложена на 198 страницах машинописного текста, иллюстрирована 49 рисунками и 30 таблицами. Работа состоит из введения, 5 глав, выводов и списка цитируемой литературы, который включает 468 источников, из них 416 на иностранных языках.

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### ВВЕДЕНИЕ

Во введении обоснована актуальность темы, сформулированы цели и задачи исследования.

### Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

**1.1. Краткий обзор экологии мухоловки-пеструшки.** В этой главе приведены сведения об особенностях экологии и систематики мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca* (Pallas, 1764)). Число опубликованных работ, посвященных мухоловке-пеструшке, исчисляет-

ся тысячами. Основными обзорными работами являются книга А. Лундберга и Р. Алатало «The Pied Flycatcher» (Lundberg, Alatalo, 1992) и монография А.В. Артемьева «Популяционная экология мухоловки-пеструшки в северной зоне ареала» (Артемьев, 2008).

**1.2. Особенности полиморфизма в окраске брачного оперения самцов мухоловки-пеструшки.** Окраска спины и головы самцов мухоловки-пеструшки в брачном наряде варьирует от яркой черной до буровато-серой, как у самок. Среди воробьиных птиц встречаются виды с похожим разнообразием в окраске, однако его варьирование всегда связано с возрастом и обычно проявляется только у годовалых птиц. Уникальная особенность полиморфизма мухоловки-пеструшки состоит в том, что, хотя с возрастом самцы несколько темнеют, среди старых самцов наблюдается полный спектр изменчивости брачного оперения (Иванкина и др., 2007). Кроме внутривидового разнообразия фенотипической структуры, у мухоловки-пеструшки выражена и географическая изменчивость (Røskaft et al., 1986b). Морфогенетическая изменчивость самцов мухоловки-пеструшки подтвердилась данными по наследуемости окраски (Высоцкий, 1993; Гриньков, 2000; Lundberg, Alatalo, 1992). Было найдено довольно много отличий самцов разных фенотипов по ряду показателей приспособленности особи, что может говорить о наличии комплексного характера их жизненных стратегий. Среди теорий, объясняющих механизмы поддержания устойчивого полиморфизма в окраске брачного наряда самцов мухоловки-пеструшки, наиболее непротиворечивым является представление о взаимодействии разнонаправленных векторов отбора в разных популяциях с генным обменом между ними (Гриньков, 2000; Grinkov, 1998).

**1.3. Физиологическая экология и энергетика.** Физиологическая (функциональная) экология исследует физиологические механизмы, с помощью которых осуществляется адаптация биологических систем разного уровня к изменению условий среды. Начав свое развитие более 50 лет назад в работах Джорджа Бартоломью, Кнута Шмидт-Ниельсена, Пера Шоландера, Лоренса Ирвинга, И.А. Шилова, Н.И. Калабухова и А.Д. Слонима, физиологическая экология выделилась в самостоятельную дисциплину в конце 80-х годов прошлого века (Feder et al., 1987). С самого возникновения функциональной экологии значительную её часть составляли исследования метаболизма животных. В 50-е годы прошлого века были предприняты первые попытки вывести основные количественные законы, связывающие метаболизм с размерами, весом, ростом, температурой окружающей среды и другими характеристиками (Scholander et al., 1950; Bertalanffy, 1957). Этот период завершился созданием энергетических моделей особей гомойотермных животных, следствия которых оказались очень важны с точки зрения экологии животных (Дольник, 1980; Gavrilov, 1997). В последние два десятилетия основной акцент в исследованиях энергетике животных сместился с таксономического и видового уровней на внутривидовой (межпопуляционный, внутривидовой, организменный). Расход энергии животным отражает цену его жизнедеятельности и поэтому является одним из важнейших показателей физиологической разнокачественности особей в популяции (McNab., 2002).

**1.4. Особенности энергетики вида.** Одна из интересных особенностей полиморфизма мухоловки-пеструшки состоит в том, что уровень базального (BMR) и стандартного (SMR) метаболизма самцов возрастает с потемнением окраски (Гаврилов и др., 1993, 1996; Røskaft et al., 1986a). Кроме того, была продемонстрирована связь окраски самцов с уровнем метаболизма покоя (RMR) их птенцов на асимптотической стадии роста (Kerimov, Ivankina, 1999). Преимущество высокого BMR ярких самцов, возможно, связано с повышением интенсивности работы, которая может быть совершена особью в течение относительно длительного периода времени (например, в течение суток и более). Это может иметь принципиальное значение в критические периоды годового цикла, когда суточный расход энергии достигает почти предельных значений (Ильина, 2004). Увеличение BMR также приводит к сдвигу нижней критической температуры ( $T_{lc}$ ) в сторону более низких температур

среды, т.е. смещает в том же направлении термонеутральную зону (Gavrilov, 1997). Как следствие, происходит снижение оптимальных для продуктивных процессов температур.

**1.5. Рост и энергетика птенцов.** Изучение роста птенцов разных видов птиц представляет собой традиционную задачу полевой орнитологии (Мина, Клевезаль, 1976; Познанин, 1979; Ricklefs, 1968, 1969, 1984; O'Connor, 1977; Starck, Ricklefs, 1998; Royle et al., 1999; Remeš, Martin, 2002). Как и многие другие гнездящиеся в дуплах птицы, мухоловка-пеструшка является очень удобным видом для изучения изменчивости морфологических характеристик птенцов, и число таких публикаций достигает нескольких десятков. Тем не менее, число работ, посвященных изучению факторов, влияющих на рост тела птенцов, невелико (Järvinen, Ylimaunu, 1984; Verhulst, 1994; Merino, Potti, 1995, 1998; Eeva, Lehikoinen, 1996; Siikamäki, 1996; Bauchau, 1997; Sanz, 1997; Potti, 2000; Moreno et al., 2003, 2008).

Если исследования, посвященные энергетике взрослых птиц разных видов, исчисляются тысячами, то работ по изучению энергетики птенцов значительно меньше (см. ссылки в Дольник, 1995; Klaassen, Drent, 1991; Starck, Ricklefs, 1998; Marjoniemi, 2001). Еще меньше исследований, в которых бы внимание уделялось разным факторам вариации RMR птенцов. Обычно к ним относятся масса тела и возраст птенцов. Среди прочих факторов можно назвать скорость роста (Klaassen, Drent, 1991; Klaassen et al., 1992; Olson, 1992; Konarzewski, 1995; Dietz, Drent, 1997; Konarzewski et al., 2000), массу желтка (Klaassen et al., 1987; Klaassen, Drent, 1991), массу внутренних органов и длину кишечника (Bech, Østnes, 1999), географическую широту (Klaassen, Drent, 1991; Klaassen, 1994), пол (Olson, 1992), порядок вылупления (Massemin et al., 2002), размер выводка (Burness et al., 2000), наличие пищи (Prinzinger, Siedle, 1988; Starck, Ricklefs, 1998; Kitaysky, 1999; Konarzewski, Starck, 2000; Brzęk, Konarzewski, 2001, 2004).

**1.6. Наследуемость и повторяемость энергетических параметров животных.** Несмотря на то, что BMR и RMR являются наиболее исследованными энергетическими характеристиками гомойотермных позвоночных (McNab, 2002), число работ, посвященных изучению их наследуемости ( $h^2$ ), ограничено. В основном, эти исследования проведены на человеке (Rice et al., 1996; Fontaine et al., 1985; Bogardus et al., 1986; Ravussin, 1993; Luke, 2000; Perusse et al., 2001) и на лабораторных линиях грызунов (Lacy, Lynch, 1979; Lynch, Sulzbach, 1984; Dohm et al., 2001; Bacigalupe et al., 2004; Książek et al., 2004; Labocha et al., 2004; Nespolo et al., 2003, 2005; Sadowska et al., 2005, 2007; Johnson, Speakman, 2000, 2007). Их результаты довольно противоречивы, но в большинстве работ по грызунам значимый уровень наследуемости метаболизма покоя выявлен не был. Нам удалось обнаружить только 4 работы на млекопитающих из природных популяций (1 – на рыжей полевке, 2 – на пашенной полевке и 1 – на ласке), в которых бы подтверждалось существование значимой наследуемости RMR (Johnson, Speakman, 2000, 2007; Sadowska et al., 2007; Szafranska et al., 2007). Следует отметить, что в случае с мышевидными грызунами показатель  $h^2$  (lim 0.40-0.44) был получен в череде поколений, выращенных в лабораторных условиях. Единственной работой, в которой была предпринята оценка наследуемости BMR птиц, является недавнее исследование норвежской группы ученых, проведенное на 3-х поколениях размножавшихся в вольерах зебровых амадин ( $h^2=0.041$ ; Ronning et al., 2007). Работы по оценке наследуемости энергетических параметров свободноживущих птиц нам не известны.

Хотя большинство исследований подтверждает довольно высокую повторяемость BMR или RMR млекопитающих (Hayes et al., 1992, 1998; Fournier, Thomas, 1999; Vézina, Thomas, 2000; Chappell et al., 2004; Książek et al., 2004; Labocha et al., 2004; Sadowska et al., 2005; Duarte, Speakman, 2007; Szafranska et al., 2007), многие авторы сообщают и о её отсутствии (Chappell et al., 2005; Bozinovic, 2007; Lu et al., 2007; Russell, Chappell, 2007). Немногочисленные исследования подтвердили существование повторяемости BMR у птиц (Bech et al., 1999; Hõrak et al., 2002; Tieleman et al., 2003; Rønning et al., 2005; Vézina, Williams, 2005; Versteegh et al., 2008). При этом оценка повторяемости BMR у свободноживущих птиц на большом временном

интервале была предпринята только в одном исследовании (интервал в 1 год,  $R=0.35$ ; Bech et al., 1999). Повторяемость дает представление о верхней границе наследуемости признака, особенно если она оценивается на значительных временных интервалах (Lynch, Walsh, 1998).

## **Глава 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ**

**2.1. Район исследования.** Исследования проводили на Звенигородской биологической станции Московского Государственного Университета им. М.В. Ломоносова (ЗБС МГУ, 55°44' с.ш., 36°51' в.д.). На территории заказника ЗБС на площади 715 га было развешено около 550 гипсобетонных, цементных и деревянных дуплянок в двух основных типах местообитаний: в богатом смешанном лесу долины р. Москвы и на водоразделе в смешанном лесу с преобладанием хвойных пород. Развески представляли собой площадки с регулярным расположением дуплянок на расстоянии 25-50 м друг от друга. Кроме того, были развески линейного (вдоль троп и дорог) и диффузного (на деревьях в поселках Нижние Дачи и Верхние Дачи) типов.

**2.2. Обход дуплянок и отлов взрослых мухоловок-пеструшек.** Контроль дуплянок осуществляли с интервалом в 4 дня вскоре после прилета мухоловок-пеструшек с мест зимовки. Такой интервал позволял довольно точно определить дату откладки первого яйца и дату вылупления птенцов. Когда птенцы достигали 8-15-дневного возраста, мы ловили их родителей при помощи ловушек-клапанов двух типов, бойков и паутинных сетей. Пойманных птиц взвешивали, измеряли, кольцевали и метили гримом.

**2.3. Измерение мухоловок-пеструшек.** Пойманных птиц взвешивали с точностью 0.1 г. Промеры клюва и цевки делали штангенциркулем с точностью до 0.1 мм. Длину хвоста и правого крыла измеряли металлической линейкой с точностью до 0.5 мм. Жирность птиц оценивали при помощи балльной системы. При описании линьки отмечали номер выпавшего махового пера и размер выросшего нового пера относительно старого. Окраску брачного оперения самцов оценивали при помощи 7-балльной шкалы Дроста (Drost, 1936). По возрасту птиц делили на две группы: «молодые» (годовалые) и «старые» (старше одного года). Возраст определяли по форме центральных рулевых перьев (Высоцкий, 1989). Перед вылетом из гнезд (в возрасте 13-15 дней) птенцов кольцевали и измеряли массу, длину цевки, крыла и 3-го дистального махового пера (т.н. P3, по некоторым системам измерений это F8; см. Bairlein, 1995). В 2000-2002 годах в светлое время суток совершали обходы некоторых дуплянок и делали аналогичные промеры всех птенцов в выводке на 3-, 5-, 9- и 11-й день жизни. Эти измерения старались проводить в одно и то же время дня. В качестве показателя скорости роста тела птенцов использовали прирост массы тела, длины цевки и крыльев за определенный промежуток времени. Кроме того, использовали константу роста  $K$  из уравнений Ферхюльста, Гомпертца и фон Берталанффи (Ricklefs, 1967).

**2.4. Измерение RMR птенцов и BMR самцов мухоловки-пеструшки.** По достижении гомойотермными птенцами асимптотической массы (в 13-15-дневном возрасте), мы измеряли их метаболизм ночного покоя по потреблению кислорода с использованием модифицированных систем Калабухова (Гаврилов и др., 1994). У некоторого количества птенцов (по 10-15 каждого возраста) RMR измеряли не только в 13-дневном, но и в 7, 9, 11, 15-дневном возрасте. После опыта всех птенцов (включая тех, чей RMR не измеряли) взвешивали, делали описанные выше промеры и возвращали в дуплянки. BMR взрослых птиц измеряли аналогичным методом. После измерения газообмена у части птенцов в 2003-2005 гг. брали кровь из когтя для последующего определения пола методом ПЦР (Ellegren, 1996; Kahn et al., 1998). Объем потребленного кислорода приводили к нормальным условиям и пересчитывали на кДж/сутки, исходя из соотношения 1 л  $O_2 = 20.1$  кДж энергии (Шмидт-Ниельсен, 1982). В качестве показателя уровня метаболизма обычно использовали т.н. «остатки» после регрессии BMR или RMR на массу тела.

**2.5. Эксперименты с перекладкой яиц.** Для оценки наследуемости RMR мухоловки-пеструшки в течение 3-х лет мы проводили эксперименты с перекладкой яиц. Они состояли в обмене полных кладок между гнездами мухоловок-пеструшек, расположенными на расстоянии не более 10 минут пешего хода. Кладки во всех участвовавших в эксперименте гнездах находились на одной стадии насиживания, а перекладка яиц происходила за один день до вылупления птенцов. Эксперимент продолжался не более 12-ти дней. Пары гнезд для перекладки яиц старались подбирать так, чтобы количество яиц в обоих гнездах совпадало. Тип окраски хозяев гнезд при планировании эксперимента в расчет не принимался. Гнезда, в которых перекладка не производилась, служили для контроля. Выводки из контрольных гнезд далее названы контрольными, а выводки из гнезд, в которых осуществляли перекладку яиц – экспериментальными. Для оценки наследуемости ( $h^2$ ) мы использовали два основных показателя: удвоенный коэффициент интраклассовой корреляции и удвоенный коэффициент регрессии (b) отец-потомок (Lessells, Voag, 1987; Falconer, Mackay 1997). Коэффициент интраклассовой корреляции вычисляли при помощи однофакторного дисперсионного анализа с номером выводка в качестве случайного фактора (т.н. анализ полных sibсов).

Для оценки повторяемости BMR и морфологических характеристик самцов мухоловки-пеструшки использовали однофакторный дисперсионный анализ с номером птицы в качестве случайного фактора (Lessells, Voag, 1987). Мы сравнивали BMR самцов, измеренный вскоре после прилета на места гнездования, с BMR этих же самцов, измеренным в гнездовой период. Кроме того, мы сравнивали BMR одних и тех же самцов, измеренный в один и тот же период сезона, но в разные годы.

**2.6. Объем выборки и обработка данных.** В общей сложности в процессе работы было задействовано 390 выводков с 2022 слётками, что составило 11128 отдельных измерений массы и линейных размеров (включая измерения в разном возрасте). В возрасте 5 дней было измерено 308 птенцов, 7 дней – 322 птенца, 9 дней – 355 птенцов, 11 дней – 400 птенцов, 13 дней – 846 птенцов, 14 дней – 783 птенцов, 15 дней – 349 птенцов. RMR был определён у 953 птенцов из 363 выводков. BMR определен у 481 самца и 46 самок. В анализе использовали только те результаты измерений, относительно которых существовала полная уверенность, что птица спала во время опыта. В эксперименте по перекладке яиц участвовало 112 экспериментальных и 85 контрольных выводков. RMR был измерен у 241 птенца из экспериментальных выводков и 237 птенцов из контрольных выводков, BMR – у 185 самцов (108 экспериментальных и 77 контрольных).

Все полученные данные были сведены в общие таблицы и обработаны стандартными статистическими методами. В основном использовали методы описательной статистики, множественную регрессию, дисперсионный анализ (ANOVA/MANOVA/ANCOVA), корреляцию Пирсона. В случае выборки с ненормальным распределением пользовались непараметрическими методами: критериями Манна-Уитни, Краскала-Уоллиса, Уилкоксона, ранговой корреляцией Спирмена. Нормальность распределения проверяли визуально по гистограмме распределения и при помощи W-теста Шапиро-Уилка и теста Колмогорова-Смирнова. В работе использованы следующие статистические сокращения: ANOVA – однофакторный дисперсионный анализ, b – наклон линии регрессии, df – число степеней свободы, F – значение критерия Фишера,  $h^2$  – уровень наследуемости, MS – средний квадрат дисперсионного анализа, n – размер выборки, p – уровень значимости, r – линейная корреляция Пирсона, R – повторяемость,  $R_s$  – ранговая корреляция Спирмена, SE – стандартная ошибка, U – значение U-критерия Манна-Уитни, Z – Z-статистика нормального распределения. “Усами” на графиках является 95%-доверительный интервал, кроме особо оговоренных случаев.

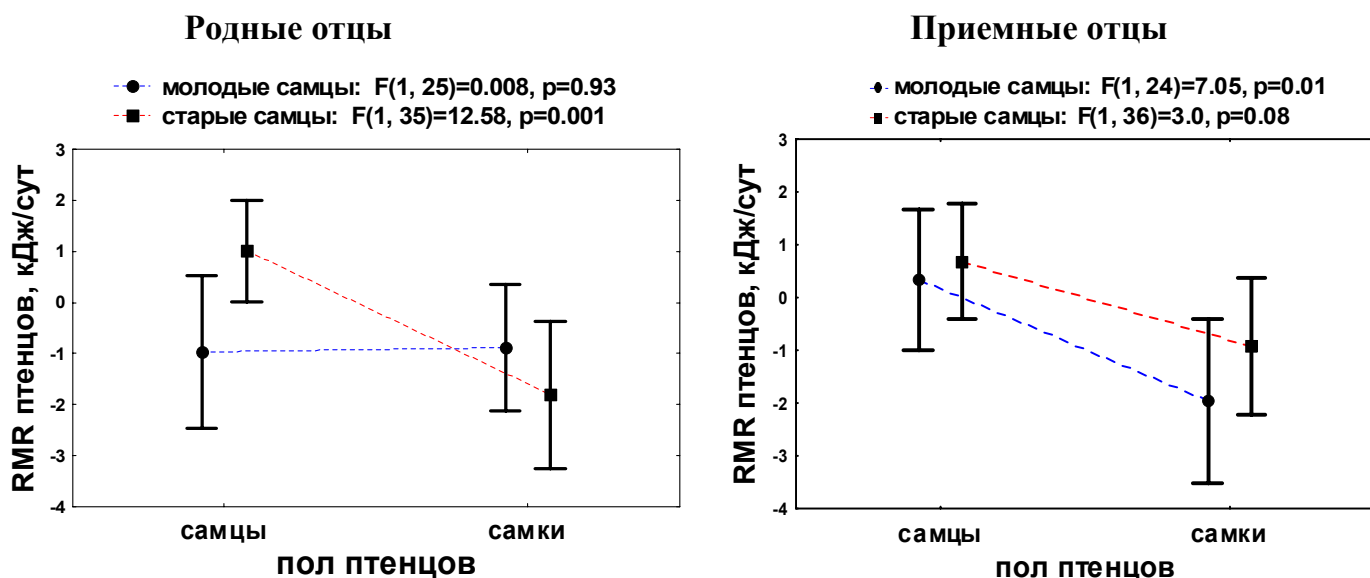


### Глава 3. ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА УРОВЕНЬ МЕТАБОЛИЗМА НОЧНОГО ПОКОЯ ПТЕНЦОВ МУХОЛОВКИ-ПЕСТРУШКИ НАКАНУНЕ ВЫЛЕТА ИЗ ГНЕЗДА

**3.1. Изменение RMR птенцов с возрастом.** После 9-го дня RMR птенцов градуально уменьшается и, начиная с 13-го дня, выходит на плато. В интервале 13-16 дней возрастные различия в RMR между птенцами отсутствуют (ANOVA:  $p>0.8$ ;  $n=953$ ).

**3.2. Связь RMR птенцов с массой тела.** Расход энергии животных в покое во многом определяется массой их тела. Несмотря на небольшой диапазон значений веса тела мухоловок, большая выборка позволила получить значимые линии регрессии, как для птенцов, так и для самцов мухоловки-пеструшки: RMR птенцов (кДж/сут) =  $4.66 \cdot M^{0.68}$  ( $F=226.5$ ;  $p<0.001$ ;  $n=953$ ;  $SE(b)=0.04$ ), BMR самцов (кДж/сут) =  $2.60 \cdot M^{0.88}$  ( $F=70.2$ ;  $p<0.001$ ;  $n=403$ ;  $SE(b)=0.10$ ).

**3.3. Половые отличия птенцов в уровне метаболизма покоя.** BMR взрослых мухоловок-пеструшек не зависел от пола (U-тест Манна Уитни:  $z=0.88$ ;  $n=321$ ;  $p>0.3$ ). Что касается птенцов перед вылетом из гнезда, то RMR птенцов-самцов был выше, чем у птенцов-самок (для всей выборки, ANOVA:  $F=11.3$ ;  $p<0.001$ ;  $n=149$ ). Однако оказалось, что на зависимость RMR птенцов от пола огромное влияние оказывает возраст **родного** отца. Только птенцы-самцы старых отцов обнаруживали превосходство в RMR над птенцами-самками (ANOVA:  $F=29.8$ ;  $p<0.001$ ;  $n=86$ ). Потомство разного пола молодых отцов не отличалось по RMR (ANOVA:  $F=0.18$ ;  $p>0.6$ ;  $n=54$ ). Возраст самок на эту связь влияния не оказывал. Связь между полом птенцов и их RMR была найдена как для птенцов из контрольных выводков (ANOVA:  $F=4.4$ ;  $p<0.05$ ;  $n=78$ ), так и для птенцов из экспериментальных выводков, т.е. тех, что были выращены приемными родителями (ANOVA:  $F=7.1$ ;  $p<0.01$ ;  $n=70$ ). Важно подчеркнуть, что в обоих случаях связь RMR птенцов с полом существовала только в том случае, когда **родные** отцы были старыми. Повышенный RMR птенцов-самцов наблюдался даже в тех экспериментальных выводках, которые выращивали молодые приемные отцы (U-тест Манна Уитни:  $z=2.46$ ;  $n=26$ ;  $p<0.01$ ) (рис. 1).



**Рис. 1.** Влияние возраста родного и приемного отцов на уровень метаболизма покоя птенцов мухоловки-пеструшки разного пола из экспериментальных выводков

Наблюдаемый эффект не связан с межвыводковыми отличиями по RMR: в пределах каждого выводка старого отца птенцы-самцы имели более высокий RMR по сравнению с птенцами-самками (ANOVA:  $F=27.2$ ;  $p<0.001$ ;  $n=61$ ). Превосходство птенцов-самцов по RMR можно было бы объяснить их большими темпами роста, но, к сожалению, нам известны только конечные размеры птенцов разного пола. Птенцы-самки не отличались от птенцов-

самцов по длине крыла, длине P3 и массе тела накануне вылета из гнезда (ANOVA:  $p > 0.5$ ;  $n = 146$ ), но имели более длинную цевку (ANOVA:  $F = 6.2$ ;  $p < 0.01$ ;  $n = 146$ ).

**3.4. RMR птенцов и некоторые характеристики их родителей.** В анализе связей характеристик родителей с RMR потомства использованы только данные измерений RMR птенцов из контрольных выводков.

**Тип окраски.** Зависимость метаболизма ночного покоя птенцов перед вылетом из гнезда от типа окраски отца (ANOVA:  $F = 5.1$ ;  $p < 0.01$ ;  $n = 663$ ) очень похожа на зависимость BMR взрослых самцов от типа их окраски (ANOVA:  $F = 3.8$ ;  $p < 0.01$ ;  $n = 311$ ) (рис. 2).

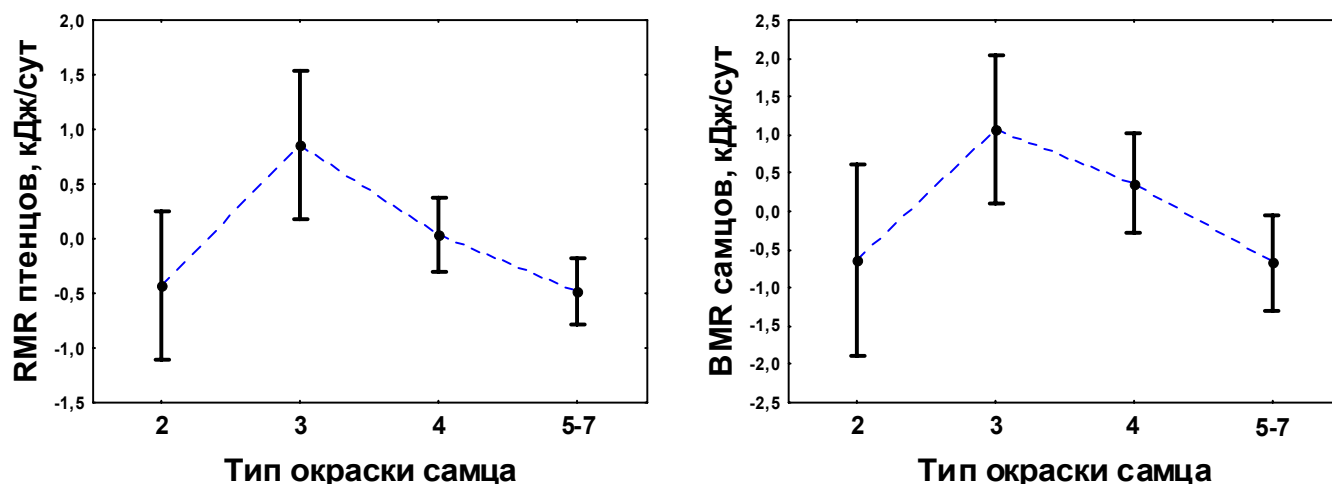


Рис. 2. Влияние типа окраски самцов на их BMR и на RMR птенцов

**Возраст родителей.** RMR у птенцов старых самцов был выше, чем у потомков годовалых самцов (ANOVA:  $F = 4.5$ ;  $p < 0.05$ ;  $n = 635$ ).

**Размеры родителей.** Связь RMR птенцов с линейными размерами и массой их родителей отсутствовала или была выражена на уровне тенденции, если рассматривать выборку за все годы ( $p > 0.05$ ). Однако в отдельные сезоны такие связи проявляются в разных сочетаниях практически со всеми промерами родителей, причем направление связей может меняться между годами. В силу слабости большинства таких связей, интерпретировать их затруднительно.

**Энергетические характеристики родителей.** Связи между RMR птенцов и особенностями энергетики их родителей посвящена отдельная глава (см. главу 4), где проблема анализируется с позиции изучения наследуемости уровня метаболизма покоя.

**3.5. RMR птенцов и размер выводка (эффект конкуренции между птенцами).** RMR птенцов связан с размером кладки слабой обратной связью ( $R_S = -0.1$ ;  $p < 0.01$ ;  $n = 875$ ). Зависимость RMR птенцов от размера выводка более линейная и значимая ( $R_S = -0.22$ ;  $p < 0.001$ ;  $n = 910$ ). Однако данная связь проявлялась только в выводках, где была отмечена гибель птенцов от голода (далее «неблагополучные» выводки, ANOVA:  $F = 5.3$ ;  $p < 0.001$ ;  $n = 551$ ).

Между числом птенцов в выводке перед вылетом из гнезда и размерами птенцов (массой тела и длиной цевки, крыла, P3), начиная с 7-го дня жизни, наблюдаются положительные корреляции слабой силы ( $R_S = 0.1-0.35$ ). Наличие положительной связи несколько необычно: как правило, скорость роста птенцов и их масса меньше в больших выводках (см. ссылки в Podlesak, Blem, 2001). Скорость роста тела птенцов связана с размерами выводка положительно в ранний период и, как правило, не связана в поздний период пребывания в гнезде.

Птенцы из «неблагополучных» выводков имели более высокий RMR по сравнению с птенцами из «благополучных» выводков (ANOVA:  $F = 15.3$ ;  $p < 0.001$ ;  $n = 878$ ). Можно предположить, что этот эффект обеспечивается либо за счет более высоких темпов роста тела

птенцов из «неблагополучных» выводков в дни измерения RMR, либо благодаря их превосходству в BMR. Птенцы из «благополучных» выводков в возрасте 13 дней значительно превосходят птенцов из «неблагополучных» выводков по массе тела (ANOVA:  $F=9.6$ ;  $p<0.01$ ;  $n=803$ ), длине цевки (ANOVA:  $F=38.8$ ;  $p<0.001$ ;  $n=802$ ), длине крыла (ANOVA:  $F=38.9$ ;  $p<0.001$ ;  $n=803$ ), длине P3 (ANOVA:  $F=31.6$ ;  $p<0.001$ ;  $n=528$ ). Подобное превосходство наблюдается и в более раннем возрасте. 13 дней – самый ранний возраст, когда птенцы мухоловки-пеструшки способны оставить гнездо. Однако в возрасте 14 дней превосходство птенцов из «благополучных» выводков по длине цевки уменьшается (ANOVA:  $F=4.8$ ;  $p<0.05$ ;  $n=745$ ), превосходство по длине крыла и P3 исчезает (ANOVA:  $F=0.77$ ;  $p>0.3$ ;  $n=745$  и ANOVA:  $F<0.001$ ;  $p=1.0$ ;  $n=563$ , соответственно), а масса становится на уровне тенденции больше у птенцов из «неблагополучных» выводков (ANOVA:  $F=3.3$ ;  $p>0.05$ ;  $n=745$ ). К 15-ти дневному возрасту отличия птенцов из 2-х групп выводков по всем морфологическим характеристикам исчезают ( $p>0.7$ ). До 9-го дня гнездовой жизни птенцы из «благополучных» выводков превосходят птенцов из «неблагополучных» по скорости роста массы тела и длины крыла. Например, с 5-го по 9-й день они быстрее наращивают массу тела (ANOVA:  $F=9.2$ ;  $p<0.01$ ;  $n=207$ ) и крыло (ANOVA:  $F=13.5$ ;  $p<0.001$ ;  $n=117$ ). На завершающей стадии пребывания в гнезде птенцы из «благополучных» выводков не отличаются от птенцов из «неблагополучных» выводков по скорости роста массы тела (ANOVA, с 9-го по 11-й день:  $F=0.23$ ;  $p>0.6$ ;  $n=286$ , с 11-го по 13-й день:  $F=1.6$ ;  $p>0.2$ ;  $n=302$ ), цевки (ANOVA, с 9-го по 11-й день:  $F=2.3$ ;  $p>0.1$ ;  $n=251$ , с 11-го по 13-й день:  $F=0.006$ ;  $p>0.9$ ;  $n=272$ ), крыла (ANOVA, с 9-го по 11-й день:  $F=0.04$ ;  $p>0.8$ ;  $n=156$ , с 11-го по 13-й день:  $F=4.0$ ;  $p<0.05$ ;  $n=263$ ), P3 (ANOVA, с 9-го по 11-й день:  $F=1.43$ ;  $p>0.2$ ;  $n=66$ , с 11-го по 13-й день:  $F=1.6$ ;  $p>0.2$ ;  $n=98$ ).

Таким образом, птенцы из «неблагополучных» выводков компенсируют свое отставание по массе тела и длине цевки не повышением темпов роста, а более поздним достижением асимптотического веса и длины цевки. Мы предполагаем, что высокий RMR птенцов из «неблагополучных» выводков объясняется не высокой скоростью продуктивных процессов, а повышенным BMR. Поскольку гибель птенцов от голода в «неблагополучных» выводках могла происходить в разном возрасте, а RMR измеряли непосредственно перед вылетом птенцов из гнёзд, мы не можем определить, имели ли высокий RMR все птенцы из «неблагополучных» выводков изначально или у выживших птенцов произошло повышение RMR.

**3.6. Связь RMR птенцов со скоростью роста тела.** Размеры тела птенцов были значимо и отрицательно связаны с RMR только в их раннем возрасте (5-9 дней,  $R_s=-0.2$  -  $-0.4$ ). Начиная с 11-го дня жизни птенцов, корреляции RMR и любых промеров тела уменьшались и становились незначимыми. Скорость роста тела птенцов связана с RMR, как правило, положительно. На связь RMR птенцов с темпами роста цевки в последней трети гнездовой жизни большое влияние оказывает возраст самца. Скорость роста цевки птенцов в этот период связана с RMR только в выводках молодых отцов (например, для прироста за 9-14 дни  $r=0.46$ ;  $p<0.01$ ;  $n=60$ ).

Как уже упоминалось выше, птенцы из «неблагополучных» выводков в последней трети своей гнездовой жизни не отличаются от птенцов из «благополучных» выводков по темпам прироста массы, цевки, крыла и уступают им по темпам роста P3. При этом птенцы из «неблагополучных» выводков не демонстрируют связи между RMR и скоростью роста, в то время как птенцы из «благополучных» выводков демонстрируют положительную зависимость между этими характеристиками. Это свидетельствует в пользу того, что повышенный RMR птенцов из «неблагополучных» выводков объясняется не высокой скоростью продуктивных процессов, а повышенным BMR. Как следствие, такие птенцы должны иметь возросшие пищевые требования для компенсации расхода энергии на самоподдержание. В условиях недостатка корма им необходимо затрачивать больше энергии на фундаментальные процессы в ущерб росту тела. Кроме того, птенцы с повышенным BMR должны сильнее страдать от

внутривыводковой конкуренции. В этом контексте BMR должен рассматриваться как признак с высокой «стоимостью», и выгода от высокого BMR может быть реализована только при благоприятных условиях. Учитывая вероятную наследуемую природу BMR у этого вида (см. главу 4), мы можем предположить, что в выводках родителей с высоким BMR гибель птенцов от голода случается чаще. И действительно, у отцов «неблагополучных» выводков BMR несколько выше, чем у отцов «благополучных» выводков (ANOVA:  $F=5.8$ ;  $p<0.05$ ;  $n=138$ ). Другое объяснение повышенного BMR самцов, вырастивших «неблагополучные» выводки, заключается в том, что у таких птиц BMR повышается вследствие более интенсивной работы по выкармливанию птенцов. Из литературы известен пример повышения BMR у черноголовых гаичек (*Parus palustris*), выкармливавших искусственно увеличенные выводки (Nilsson, 2002). Родители, выкармливавшие такие выводки, увеличивали частоту кормления птенцов. Она была положительно связана с BMR родителей и с дневными энергетическими затратами (FMR).

**3.7. Связь морфологических характеристик птенцов с BMR самцов.** Связь между BMR самцов и некоторыми промерами их птенцов из контрольных выводков возникает только по достижении последними 14-дневного возраста, т.е. незадолго до вылета из гнезда. Так, корреляция массы тела 14-дневных птенцов с BMR родного отца составила  $r=0.20$  ( $p<0.001$ ;  $n=284$ ), длины цевки –  $r=0.25$  ( $p<0.001$ ;  $n=284$ ), длины крыла –  $r=0.24$  ( $p<0.001$ ;  $n=284$ ). В возрасте 15-ти дней значения корреляций уменьшаются, хотя остаются статистически значимыми. У птенцов из экспериментальных выводков только длина крыла и длина РЗ перед вылетом из гнезда были связаны с BMR их родных отцов:  $R_s=0.14$ ;  $p<0.05$ ;  $n=217$  и  $R_s=0.16$ ;  $p<0.05$ ;  $n=217$ , соответственно. Среди всех промеров птенцов с BMR приемных отцов связана только длина цевки ( $r=-0.16$ ;  $p<0.05$ ;  $n=230$ ).

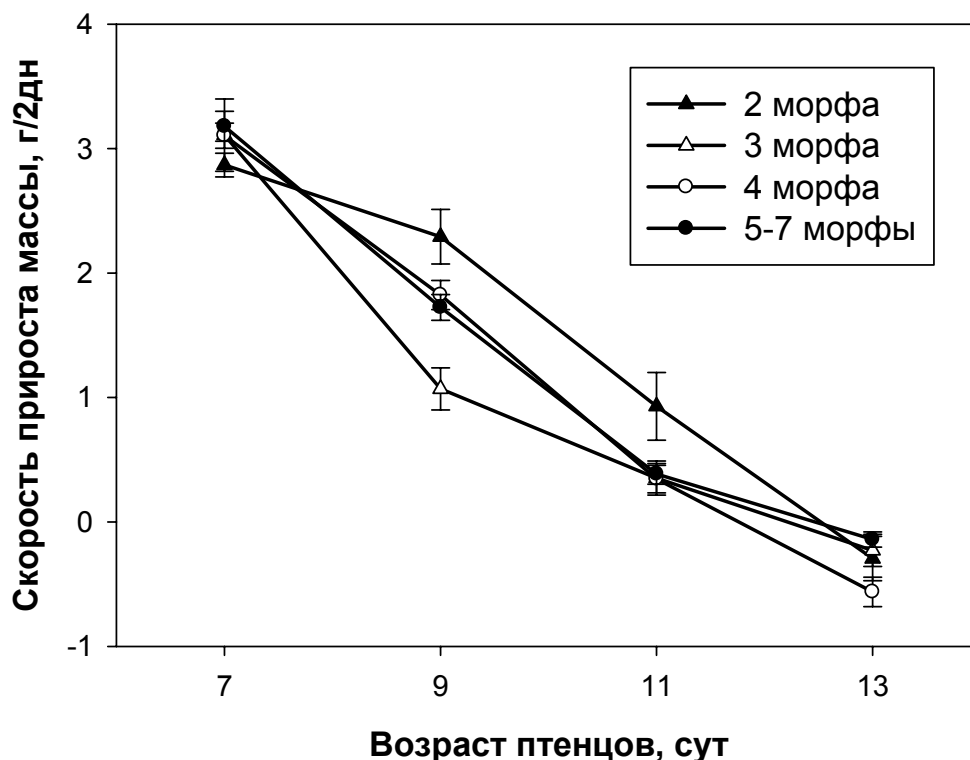
Если подсчитать корреляции отдельно для птенцов из «благополучных» и «неблагополучных» выводков, то оказывается, что в первых из них BMR самцов положительно связан с длиной крыла птенцов практически в любом их возрасте до 13-дневного. Масса птенцов из «благополучных» выводков с BMR самца не связана. В «неблагополучных» выводках связь между размерами птенцов и BMR отца проявляется только с 13-дневного возраста птенцов, причем в 13-дневном возрасте она отрицательная, а в 14-15-дневном – положительная.

Между скоростью роста птенцов и BMR их отцов наблюдаются спорадические корреляции, как положительные, так и отрицательные. В большинстве случаев их характер не позволяет сделать каких-либо определенных выводов. В основном, BMR самцов связан со скоростью роста массы птенцов. Например, BMR самцов коррелирует со скоростью прироста массы тела птенцов за 5-11-й день ( $R_s=-0.37$ ;  $p<0.01$ ;  $n=54$ ), за 7-14-й день ( $R_s=0.70$ ;  $p<0.001$ ;  $n=46$ ), за 9-14-й день ( $R_s=0.51$ ;  $p<0.001$ ;  $n=57$ ).

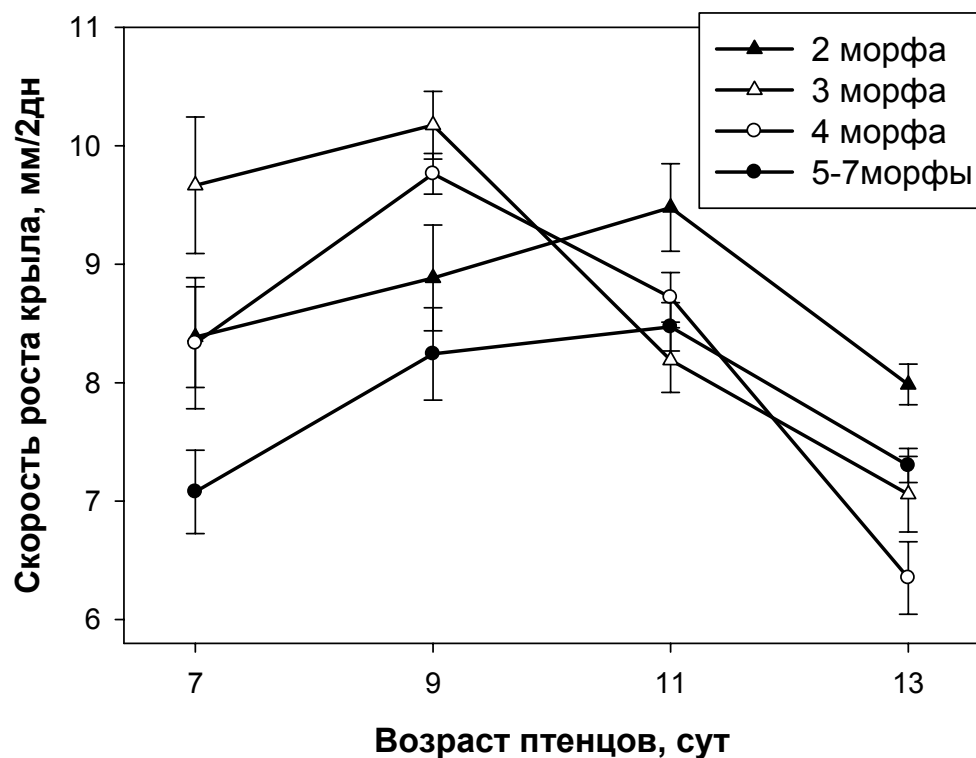
Число публикаций на тему связи BMR родителей со скоростью роста тела потомства и его размерами очень ограничено. Известно, что у мелких млекопитающих масса тела детенышей и скорость их роста не связаны с BMR самок (см. обзор Johnson et al., 2001). У птиц на межвидовом уровне вес вылупившихся птенцов, а также возраст, в котором они могут совершить первый полет, с BMR родителей не связаны (Trevelyan, 1990). С другой стороны, у северной качурки (*Oceanodroma leucorhoa*) потомство самцов с низким BMR обладало большей скоростью роста крыльев (Blackmer et al., 2005).

**3.8. Связь скорости роста тела птенцов с типом окраски оперения их отцов.** Описанные выше различия в BMR потомства самцов с разной окраской оперения могут быть вызваны различием в темпах роста. Птенцы самцов разных фенотипов отличаются своими размерами практически в любом возрасте, причем связь типа окраски самца и размеров тела его птенцов, как правило, нелинейная. Например, в возрасте 5-9 дней птенцы самцов 3-го типа окраски обнаруживают сильное превосходство по сравнению с остальными по массе и длине цевки. Перед вылетом из гнезда максимальная масса, длина цевки и крыла наблюдаются у

потомства самцов 2-го типа окраски, а максимальная длина P3 – у потомства самцов 3-го типа окраски.



**Рис. 3.** Зависимость скорости прироста массы от типа окраски оперения отца у птенцов мухоловки-пеструшки. В каждом возрасте показана скорость прироста массы тела за предыдущие 2 дня. «Усами» на графике являются SE.



**Рис. 4.** Зависимость скорости прироста крыла от типа окраски оперения отца у птенцов мухоловки-пеструшки. В каждом возрасте показана скорость прироста крыла за предыдущие 2 дня. «Усами» на графике являются SE.

Скорость роста тела птенцов также зависит от типа окраски отца нелинейно. На рис. 3-4 представлены обобщенные графики зависимости скоростей прироста от возраста птенцов из выводков самцов разных фенотипов. Из графиков видно, что картина связи темпов роста птенцов в любом возрасте с типом окраски отца не похожа на картину связи RMR птенцов с типом окраски отца. В последней трети жизни птенцов в гнезде их RMR связан со скоростью роста тела положительно в «благополучных» выводках и не связан вообще в «неблагополучных». Поэтому темпы роста должны влиять на характер связи RMR птенцов с типом окраски их отцов, по крайней мере, в «благополучных» выводках. В целом, фактор «морфа отца» объясняет 5-30% вариации скорости роста массы, длины крыла, цевки и PЗ птенцов на любом интервале гнездовой жизни, однако объяснить отличия птенцов из выводков самцов разных фенотипов по RMR одними только отличиями в темпах роста не удастся.

Для того чтобы понять, существует ли влияние фактора окраски оперения самцов на RMR их птенцов, не обусловленное различиями птенцов по интенсивности продуктивных процессов, мы применили многофакторный дисперсионный анализ (MANOVA), а также однофакторный дисперсионный анализ с использованием ковариат (ANCOVA). Оба анализа подтвердили предположение, что интенсивность роста массы тела птенцов и тип окраски их отца влияют на RMR птенцов независимым образом (табл. 1).

**Табл. 1.** Результат двухфакторного дисперсионного анализа влияния прироста массы тела птенцов за 9-11 дни и типа окраски самца на RMR птенцов. Прирост массы ранжирован на 2 категории, фенотип самца – на 4.

Вариация	MS	df	F	p
По фактору “прирост массы”	9.30	1	9.5	0.002
По фактору “фенотип самца”	12.40	3	12.7	<0.000001
Взаимодействие факторов	1.89	3	1.9	0.1
Остаточная	0.97	115		

Аналогичным образом «ведут» себя и темпы роста цевки. Скорость же роста крыла перед вылетом птенцов из гнезда и тип окраски самца влияют на RMR птенцов, взаимодействуя между собой (табл. 2). Однако именно перед вылетом из гнезда скорость роста крыла сильнее всего связана с RMR птенцов, причем связана положительно. Но при этом характер связи скорости роста крыла птенцов с типом окраски их отца (рис. 4) противоположен характеру связи RMR птенцов с типом окраски их отца (рис. 2).

**Табл. 2.** Результат двухфакторного дисперсионного анализа влияния прироста крыла птенцов за 11-14 дни и типа окраски самца на RMR птенцов. Прирост крыла ранжирован на 2 категории, фенотип самца – на 4.

Вариация	MS	df	F	p
По фактору “прирост крыла”	13.88	1	20.9	0.00001
По фактору “фенотип самца”	8.15	3	12.3	<0.000001
Взаимодействие факторов	3.38	3	5.1	0.002
Остаточная	0.66	147		

**3.9. Влияние температуры воздуха на RMR птенцов.** RMR птенцов положительно связан со средней температурой воздуха как в день измерения, так и за несколько предшествующих дней. Наиболее значимая, хотя и слабая по силе, связь обнаруживается между RMR и средней температурой воздуха за неделю перед измерением RMR ( $r=0.19$ ;  $p<0.001$ ;  $n=712$ ). Связь температуры воздуха с RMR проявляется только за счет потомства

молодых самцов ( $r=0.35$ ;  $p<0.001$ ;  $n=223$ ). Связь RMR потомства старых самцов с температурой воздуха отсутствует ( $r=0.06$ ;  $p>0.2$ ;  $n=413$ ). Необходимо отметить, что в анализе участвовали птенцы только из контрольной группы.

Поскольку в состав RMR входят затраты энергии на рост тела птенцов, то связь RMR с температурой воздуха может отражать связь скорости роста тела с температурой воздуха. Для скорости роста цевки птенцов в возрасте 9-13 дней она составила  $r=0.32$  ( $p<0.001$ ;  $n=129$ ). Корреляции между скоростью роста цевки и температурой воздуха существовали как в выводках молодых самцов, так и в выводках старых самцов. Но при этом сама скорость роста цевки была связана с RMR птенцов только в выводках молодых самцов ( $r=0.46$ ;  $p<0.01$ ;  $n=60$ ). Этой связи не наблюдалось в выводках старых самцов ( $r=0.14$ ;  $p>0.3$ ;  $n=54$ ). Следовательно, позитивная связь между температурой воздуха и скоростью роста может влиять на RMR только в выводках молодых самцов.

Другим фактором, влияющим на связь RMR птенцов с температурой воздуха, является размер выводка в день измерения RMR, т.е. практически перед вылетом птенцов из гнезда. Только в маленьких выводках (<6 птенцов) наблюдалась слабая корреляция между RMR птенцов и температурой воздуха ( $r=0.25$ ;  $p<0.001$ ;  $n=407$ ). Отличиями в размере выводка старых и молодых самцов эта связь не объясняется, т.к. они отсутствуют (U-тест Манна-Уитни:  $p>0.2$ ;  $n=635$ ). Положительная корреляция между скоростью роста цевки птенцов и их RMR наблюдалась как в маленьких ( $r=0.35$ ;  $p<0.01$ ;  $n=68$ ), так и в больших выводках ( $r=0.32$ ;  $p<0.01$ ;  $n=61$ ). Но связь между скоростью роста цевки и температурой воздуха наблюдалась только у птенцов из маленьких выводков ( $r=0.49$ ;  $p<0.001$ ;  $n=68$ ). В больших выводках такая связь не наблюдалась ( $p>0.5$ ), что приводило к отсутствию связи между температурой воздуха и RMR птенцов в выводках этого размера.

В целом, птенцы из маленьких выводков имеют больший RMR по сравнению с птенцами из больших выводков (ANOVA:  $F=22.1$ ;  $p<0.001$ ;  $n=953$ ). Если сравнить зависимости между размером выводка и RMR птенцов в условиях «высоких» ( $>16$  °C) и «низких» ( $<15$  °C) температур воздуха, то окажется, что только в первом случае такая зависимость является линейной и значимой (ANOVA:  $F=8.8$ ;  $p<0.001$ ;  $n=458$ ). По-видимому, птенцы из маленьких выводков имеют высокий RMR не из-за терморегуляционных причин (потеря тепла больше именно в маленьких выводках из-за меньшего соотношения объём/поверхность), но благодаря высоким скоростям роста. Обеспечить же повышенную скорость роста тела птенцы из маленьких выводков могут благодаря сниженной конкуренции в выводке.

**3.10. RMR птенцов и сроки размножения.** Связь RMR птенцов с датой его измерения сильно отличается в разные годы. В годы с благополучными погодными условиями она отсутствует, а в неблагоприятные годы характеризуется резкими понижениями RMR в дождливые и холодные дни. Корреляция даты измерения и RMR птенцов наблюдалась только в 2001 году ( $R_s=0.34$ ;  $p<0.001$ ;  $n=142$ ).

**3.11. RMR птенцов и характер местообитания.** Связь между RMR птенцов и местообитанием, в котором расположено гнездо, не была выявлена при использовании выборки за все годы (ANOVA:  $p>0.1$ ;  $n=953$ ). Если анализировать каждый год по отдельности, то такая связь существовала только в 2003 году: птенцы из дуплянок на водоразделе имели повышенный RMR по сравнению с птенцами других местообитаний (ANOVA:  $F=7.5$ ;  $p<0.01$ ;  $n=163$ ). Объяснить эту связь повышенными темпами роста тела птенцов в выводках на водоразделе сложно, потому что птенцы из таких выводков росли быстрее других птенцов в каждый из годов сбора данных по росту тела птенцов (ANOVA:  $p<0.01$ ).

## **Глава 4. ОЦЕНКА НАСЛЕДУЕМОСТИ ЭНЕРГЕТИЧЕСКИХ И МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК МУХОЛОВКИ-ПЕСТРУШКИ**

**4.1. Сравнение экспериментальных и контрольных выводков.** Эксперимент с перекладкой яиц мухоловок-пеструшек дал нам возможность сравнить RMR птенцов как с

BMR их приемных отцов (которые их выращивали), так и с BMR их родных отцов. Это позволило оценить, что дает больший вклад в становление уровня метаболизма птенцов – генетическая наследуемость или средовые условия. Гнезда, в которых перекладка не производилась, служили для контроля. Сравнение экспериментальных и контрольных выводков показало, что сами по себе экспериментальные процедуры не оказали серьезного влияния на RMR птенцов и уровень смертности в выводке.

#### 4.2. Связь RMR птенцов с типом окраски оперения родных и приемных отцов.

Характер связи типа окраски отцов с RMR их родных птенцов в контрольных и экспериментальных выводках был очень похож. Кроме того, он сильно напоминал связь типа окраски отцов с RMR птенцов, выявленную в прошлые годы, а также зависимость собственного BMR самцов от типа их окраски (рис. 2). Что касается связи RMR птенцов и типа окраски приемного отца в экспериментальных выводках, то здесь типичной картины не наблюдалось, т.к. птенцы, выращенные самцами 3-го типа окраски, имели очень низкий RMR. Полученные результаты свидетельствуют о том, что характер зависимости RMR птенцов от окраски оперения отца обязан в большей степени наследуемости уровня метаболизма, чем влиянию средового эффекта.

**4.3. Оценка наследуемости RMR и морфологических признаков птенцов мухоловки-пеструшки при помощи анализа полных sibсов.** Результаты анализа sibсов представлены в табл. 3. Количество выводков в таблице – общее число тех выводков, где RMR был измерен у двух и более птенцов. Значения наследуемости RMR, выраженного в кДж/сут, всегда больше на 0.1-0.2 соответствующих значений наследуемости RMR, выраженного в остатках после регрессии на массу тела (в таблице использовано именно последнее значение наследуемости). Кроме того, мы оценили наследуемость RMR в выводках с разным типом окраски родных отцов. Максимальная наследуемость RMR обнаруживалась в выводках светлых самцов.

**Табл. 3.** Оценка наследуемости RMR слетков при помощи анализа полных sibсов. Величина наследуемости  $h^2$  вычислялась как удвоенный коэффициент интраклассовой корреляции из дисперсионного анализа с номером выводка в качестве случайного фактора.

Выводки	Количество выводков	Количество птенцов	F	p	$h^2 \pm SE$
2000 год	45	119	2.5	<0.001	0.71±0.21
2001 год	56	142	2.1	<0.001	0.62±0.20
2002 год	66	214	1.6	<0.001	0.31±0.15
2003 год	65	163	2.7	<0.00001	0.80±0.17
2004 год	70	170	1.5	<0.05	0.33±0.19
2005 год	60	145	2.0	<0.001	0.60±0.20
<b>2000-2005 год</b>	<b>362</b>	<b>953</b>	<b>2.4</b>	<b>&lt;0.00001</b>	<b>0.68±0.07</b>
2000-2002	167	475	3.2	<0.00001	0.88±0.10
2003-2005 год	195	478	2.1	<0.00001	0.60±0.11
Контроль 2003-2005	83	237	2.5	<0.00001	0.69±0.15
Эксперимент 2003-2005	112	241	1.7	<0.001	0.51±0.16
Маленькие (<6 слетков)	181	479	2.7	<0.00001	0.77±0.10
Большие (>5 слетков)	179	469	1.9	<0.00001	0.51±0.11
Только без гибели птенцов	119	324	2.1	<0.00001	0.57±0.13
Только с гибелью птенцов	216	554	2.3	<0.00001	0.67±0.10

Для того чтобы сравнить влияние эффекта года и конкуренции на RMR слетков с их влиянием на другие характеристики, мы оценили наследуемость массы тела, длины цевки и



крыла. Фактор «номер выводка» объяснял 67.3% дисперсии массы, 57.2% дисперсии длины цевки, 71.5% дисперсии длины крыла птенцов в экспериментальных выводках и 64.4%, 47.3%, 57.1% – в контрольных выводках, соответственно. Оценки наследуемости массы тела, длины цевки и крыла не отличались значимо друг от друга, если задействовать в анализе только выводки самцов определенного типа окраски. Кроме того, размер выводка и уровень смертности птенцов в выводке не оказывал влияния на наследуемость массы, длины цевки и крыла птенцов.

Существует мнение, что в случаях, когда измерения производят на растущих птенцах (т.е. на особях, у которых измеряемая характеристика еще не достигла дефинитивного значения), для оценки наследуемости лучше подходит не регрессия родитель-потомок, а анализ sibсов (Cadée, 2000). С другой стороны, из-за влияния эффекта общей среды значения  $h^2$ , получаемые в анализе sibсов, могут сильно превышать реальный уровень наследуемости. Полученная при помощи анализа полных sibсов оценка наследуемости длины цевки мухоловки-пеструшки ( $h^2=1.08\pm 0.05$ ;  $n=365$ ) очень близка к данным литературы ( $h^2=1.15$ ;  $n=338$ ; Alatalo, Lundberg, 1986).

**4.4. Оценка наследуемости RMR и морфологических признаков птенцов мухоловки-пеструшки при помощи регрессии «родной родитель-потомок».** В табл. 4 приведены значения наследуемости RMR птенцов из экспериментальных и контрольных выводков, вычисленные при помощи регрессионного анализа. Видно, что разные годы довольно сильно отличались по уровню наследуемости RMR: все значения  $h^2$ , полученные по данным 2004 года, были незначимы. Сходство уровней метаболизма птенцов и их приемных родителей отсутствовало во все годы эксперимента.

**Табл. 4.** Наследуемость RMR слетков мухоловки-пеструшки из экспериментальных и контрольных выводков. Величина наследуемости  $h^2$  вычислялась как удвоенный коэффициент наклона линии регрессии BMR самцов на RMR птенцов. К – контрольные выводки, Э – экспериментальные выводки, n – количество птенцов.

Выводки		Регрессия родной отец – потомок				Регрессия приемный отец – потомок			
Год	Тип	n	F	p	$h^2\pm SE$	n	F	p	$h^2\pm SE$
2003	К	50	8.6	0.005	0.50±0.17				
	Э	56	2.9	0.09	0.58±0.34	60	0.2	0.68	-0.09±0.22
2004	К	67	0.3	0.59	-0.01±0.22				
	Э	78	1.7	0.19	0.33±0.25	88	0.7	0.39	0.18±0.20
2005	К	62	11.7	0.001	0.81±0.24				
	Э	76	1.8	0.19	0.20±0.15	75	1.3	0.26	0.34±0.30
2003-2005	К	179	7.9	0.005	0.48±0.17				
	Э	<b>210</b>	<b>6.4</b>	<b>0.01</b>	<b>0.43±0.17</b>	223	1.6	0.21	0.17±0.14

Если задействовать в регрессионном анализе только потомство самцов определенной окраски из экспериментальных выводков, то размер выборки сильно сокращается, но достоверность  $h^2$  все равно сохраняется. Для того чтобы проверить, как отличается наследуемость RMR для птенцов разного пола, мы построили линии регрессии отдельно для птенцов-самок и птенцов-самцов. К сожалению, птенцов с известным полом было очень мало, поэтому полученные оценки наследуемости не всегда значимы и характеризуются большими SE. Тем не менее, можно предположить, что фактор пола не оказывает сильного влияния на наследуемость. Значения наследуемости по объединенным выборкам птенцов из контрольных и экспериментальных выводков получились абсолютно идентичными для обоих полов ( $h^2=0.38$ ).

В табл. 5 представлены данные о наследуемости массы тела и длины цевки слетков мухоловки-пеструшки, вычисленной при помощи регрессионного анализа. Из таблицы видно, что разные годы довольно сильно отличаются по величине наследуемости. Наиболее значимые значения  $h^2$  отмечены в 2005 году. Важно также отметить, что в случае массы тела средовые эффекты полностью подавляют генетические, поэтому наследуемость массы тела птенцов в экспериментальных выводках достоверно от нуля не отличается. В случае контрольных выводков величина наследуемости отражает не только генетическое наследование, но и влияние родительских эффектов и общей среды. Показатели наследуемости длины цевки для птенцов из контрольных и экспериментальных выводков были очень схожими:  $h^2=0.47\pm 0.11$  и  $h^2=0.43\pm 0.12$ , соответственно. Это свидетельствует о том, что сходство родителей и птенцов по данному признаку определяется в основном генетическим наследованием. Значения наследуемости массы тела, длины цевки и крыла, вычисленные по регрессиям признака **приемного** родителя на признак птенца, не приводятся, т.к. ни в одном случае, ни за один год эксперимента регрессия не была достоверной ( $p>0.3$ ). Подобный результат получен и в других работах по оценке наследуемости морфологических характеристик у данного вида (Alatalo, Lundberg, 1986). Это означает, что родительский эффект слабо влияет на сходство родителей и птенцов по данным признакам.

**Табл. 5.** Наследуемость массы тела и длины цевки слетков мухоловки-пеструшки из экспериментальных и контрольных выводков. Величина наследуемости  $h^2$  вычислялась как коэффициент наклона линии регрессии среднего значения признака родных родителей на среднее значение по выводку признака птенцов.

Выводки		Кол-во выводков	Наследуемость массы тела			Наследуемость длины цевки		
Год	Тип		F	p	$h^2\pm SE$	F	p	$h^2\pm SE$
2003	К	34	4.4	0.04	$0.61\pm 0.29$	3.5	0.07	$0.32\pm 0.17$
	Э	27	0.3	0.57	$0.21\pm 0.36$	0.1	0.7	$0.09\pm 0.27$
2004	К	24	3.1	0.09	$0.73\pm 0.42$	4.4	0.05	$0.56\pm 0.27$
	Э	31	2.8	0.10	$0.45\pm 0.26$	3.0	0.09	$0.27\pm 0.16$
2005	К	20	3.8	0.07	$0.88\pm 0.45$	12.7	0.002	$0.60\pm 0.17$
	Э	32	0.1	0.81	$-0.10\pm 0.43$	21.0	0.00007	$0.72\pm 0.16$
2003-2005	К	78	12.0	0.0008	$0.70\pm 0.20$	17.0	0.00009	$0.47\pm 0.11$
	Э	<b>90</b>	<b>0.4</b>	<b>0.52</b>	<b><math>0.13\pm 0.20</math></b>	<b>13.2</b>	<b>0.0005</b>	<b><math>0.43\pm 0.12</math></b>
2000-2005	К	244	15.3	0.0001	$0.49\pm 0.13$	16.3	0.00007	$0.32\pm 0.08$

Мы также оценили наследуемость массы тела и длины цевки не по среднеродительским значениям (как в табл. 5), а отдельно для самцов и для самок. Сравнение сходства морфологических признаков птенцов с признаком каждого из родителей косвенно позволяет сделать вывод об уровне внебрачных связей в данной популяции мухоловок-пеструшек (см. обсуждение). Полученные нами оценки наследуемости длины цевки при помощи регрессионного анализа близки к данным литературы по самкам [ $h^2=0.53\pm 0.10$ ;  $n=331$  (Alatalo, Lundberg, 1986) и  $h^2=0.72\pm 0.12$ ;  $n=289$  (Potti, Merino, 1994)], по самцам [ $h^2=0.29\pm 0.12$ ;  $n=283$  (Potti, Merino, 1994)] и по обоим родителям [ $h^2=0.48\pm 0.08$ ;  $n=282$  (Potti, Merino, 1994)]. Близки и отношения оценок наследуемости, сделанных двумя методами – анализом полных sibсов и регрессией (Alatalo, Lundberg, 1986).

Уровень наследуемости цевки, вычисленный как сходство птенцов с их родными матерями, оказался больше уровня наследуемости, вычисленного как сходство птенцов с их родными отцами в полтора раза ( $h^2=0.66\pm 0.20$  против  $h^2=0.43\pm 0.21$ , соответственно). Однако из-за высоких SE это отличие является недостоверным.

**4.5. Оценка повторяемости BMR самцов мухоловки-пеструшки.** Мы сравнивали BMR самцов, измеренный вскоре после прилета на места гнездования, с BMR этих же самцов, измеренным в гнездовой период (табл. 6). Кроме того, мы сравнивали BMR одних и тех же самцов, измеренный в один и тот же период сезона, но в разные годы (табл. 6).

**Табл. 6.** Оценка повторяемости BMR самцов мухоловки-пеструшки. Значения повторяемости (R) рассчитаны как коэффициент интраклассовой корреляции.

Временной интервал между измерениями BMR	R±SE	n	F	p
1 год, оба периода сезона	0.26±0.09	103	1.71	0.004
1 год, один и тот же период сезона в оба года	0.37±0.09	79	2.16	0.0004
1 год, только весенний период сезона в оба года	0.24±0.17	28	1.61	0.1
1 год, только летний период сезона в оба года	0.37±0.12	51	2.18	0.003
2-3 года, оба периода сезона	0.55±0.14	25	3.39	0.002
2-3 года, один и тот же период сезона в оба года	0.60±0.15	19	3.89	0.002
3 года, оба периода сезона	0.85±0.14	5	12.0	0.009
Оба измерения BMR сделаны в сезон одного года. Первое измерение весной, второе – летом (интервал ~40 дней)	0.00±0.56	81	0.90	0.7

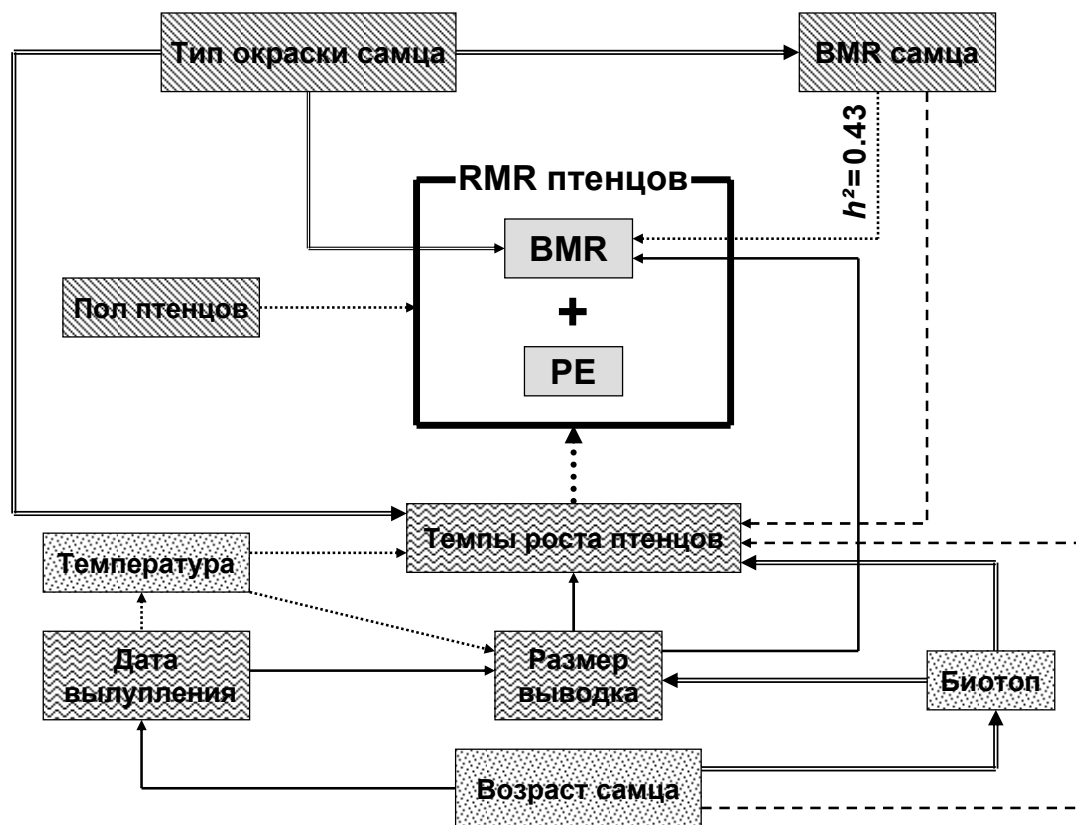
Повторяемость BMR самцов в пределах одного сезона выявлена не была ( $p=0.7$ ;  $n=81$ ). Это говорит о том, что во время выкармливания птенцов энергетические характеристики организма птиц очень сильно отличаются по сравнению с периодом привлечения самок. И действительно, летом у самцов мухоловки-пеструшки наблюдается значительный подъем BMR по сравнению с весенним периодом (индивидуальное повышение, парный тест Уилкоксона:  $Z=5.33$ ;  $p<0.001$ ;  $n=81$ ). Если сравнивать BMR самцов весной и летом не на индивидуальном уровне, а используя всю выборку, то подъем BMR летом также остается очень значимым (ANOVA:  $F=54.9$ ;  $p<0.001$ ;  $n=886$ ).

Для сравнения укажем повторяемости массы тела самцов, подсчитанные по той же самой выборке, что и повторяемость BMR. Повторяемость массы тела самцов с интервалом в год равнялась  $R=0.72\pm 0.05$  ( $p<0.001$ ;  $n=79$ ). Повторяемость массы тела самцов в пределах одного сезона равнялась  $R=0.44\pm 0.09$  ( $p<0.001$ ;  $n=81$ ). Повторяемость массы тела самцов в один и тот же период сезона на временном интервале в 2-3 года равнялась  $R=0.81\pm 0.08$  ( $p<0.001$ ;  $n=19$ ).

## Глава 5. ОБСУЖДЕНИЕ

Итак, мы продемонстрировали, что на RMR птенцов мухоловки-пеструшки влияет множество факторов. Причем, эти факторы могут оказывать влияние на оба компонента RMR – как на затраты энергии на базальный метаболизм (BMR), так и на затраты энергии на рост тела (PE). В некоторых случаях нам удавалось косвенными методами определить, на какую именно компоненту RMR влияет фактор, но чаще всего разделить BMR и PE было невозможно. Сложная природа исследуемого физиологического показателя проявляется в том, что ряд факторов влияет на него опосредованно – через другие переменные. С определенной долей условности это может быть представлено следующей схемой (рис. 5).

Внешние по отношению к птенцам факторы окружающей среды условно названы экзогенными, изначально присущие птенцам – эндогенными. Такие характеристики родителей, как фенотип и BMR самца мы отнесли к эндогенным факторам, потому что обе эти характеристики наследуются. Кроме того, часть факторов имеет смешанную природу. Ниже будут рассмотрены наиболее отчетливо проявившиеся эффекты вариации RMR.



Вид зависимости:

- отрицательная линейная
- - - - - знак связи зависит от возраста птенцов
- ..... положительная линейная
- ==== нелинейная

Природа факторов:

- эндогенные факторы
- экзогенные факторы
- факторы смешанной природы

Рис. 5. Факторы вариации RMR птенцов мухоловки-пеструшки накануне вылета из гнезд

**5.1. Изменение RMR птенцов с возрастом.** В ряде исследований было показано, что кривая зависимости RMR птенцов от их возраста выходит на асимптоту без каких-либо падений (например, Williams, Prints, 1986; Weathers, Sullivan, 1991; Drent et al., 1992; Gabrielsen et al., 1992; Bachman, Chappell, 1998; Burness et al., 2000; Weathers et al., 2003). У птенцов же мухоловки-пеструшки RMR повышался с возрастом, достигая максимума на 9-й день жизни, а потом уменьшался и, начиная с 13-го дня жизни, выходил на плато. Скорость роста тела птиц с птенцовым типом развития всегда максимальна в первые дни после вылупления (до возникновения гомойотермии), когда затраты энергии на самоподдержание и терморегуляцию минимальны. Возможно, что пик в RMR на 9-й день жизни птенцов отражает период, когда энергетический аппарат для поддержания постоянной температуры тела уже полностью сформирован, а расходы энергии на рост все еще довольно высоки.

**5.2. Связь RMR птенцов с массой тела.** Степень в полученном нами аллометрическом уравнении для RMR птенцов полностью совпадает со степенью в уравнении зависимости BMR взрослых птиц от массы тела ( $b=0.68$ , рассчитано по многим видам птиц; Daan et al., 1989). По нашим же данным наклон линии регрессии BMR самцов на массу тела значительно

больше теоретического ( $b=0.88$ ). Отличие в наклоне линий регрессии, рассчитанных по данным измерений особей одного вида от рассчитанных по многим видам – вполне обычное явление. Это связано с тем, что для построения общих аллометрических уравнений используются данные измерений животных таких видов, чей вес может отличаться на порядки. Разброс же значений массы тела у особей одного вида животных обычно столь мал, что при наличии небольшой выборки часто вообще не удается получить значимые аллометрические уравнения, т.к. ошибка обоих коэффициентов уравнения слишком велика.

**5.3. Зависимость уровня метаболизма покоя птенцов от их пола.** Мы продемонстрировали, что превосходство птенцов-самцов в RMR над птенцами-самками в очень большой степени определяется возрастом отца. Поскольку мы перекладывали яйца приблизительно за день до вылупления птенцов, половые отличия в уровне метаболизма должны закладываться еще до вылупления птенцов (например, в период формирования яиц или насиживания кладки). Для того чтобы понять, когда возникают половые отличия в RMR птенцов, необходимы дополнительные эксперименты. Например, в половине гнезд можно перекладывать яйца еще до начала насиживания, а в другой половине – непосредственно перед вылуплением птенцов. Кроме того, предстоит выяснить, какие именно характеристики старых самцов вызывают энергетические отличия птенцов разного пола. Какие-то особенности старых самцов (более «качественных» по сравнению с молодыми) способны проявить половые различия птенцов в уровне метаболизма, которые остаются скрытыми у потомства молодых самцов. Например, это могут быть различия в частоте кормления насиживающих кладку самок, что должно влиять на режим насиживания кладки (если старые самцы лучше кормят своих самок, то последние должны плотнее насиживать яйца). Механизм возникновения половых отличий в RMR на стадии откладки яиц тоже остается неясным (возможно, имеют место гормональные изменения в яйце). Возможность возникновения таких отличий на ранних стадиях онтогенеза птенцов очень важна, так как она доказывает, что эксперименты с перекладкой яиц не обязательно гарантированно убирают влияние не только материнского эффекта, но даже и отцовского. Отсутствие превосходства птенцов-самцов в размерах тела косвенно свидетельствует в пользу отличий птенцов разного пола в BMR. В отличие от птенцов, зависимости BMR взрослых мухоловок от пола нам найти не удалось.

**5.4. Влияние типа окраски брачного оперения отца на RMR птенцов.** Как и связь BMR самцов с типом окраски их оперения, связь RMR птенцов с типом окраски родителя оказалась нелинейной. Хотя птенцы светлых самцов обладают более низким RMR по сравнению с птенцами темных самцов, наименьший RMR наблюдается у потомства самых темных из обитающих в районе исследования самцов. Возникает вопрос, можно ли объяснить сложную зависимость между окраской родителей и RMR птенцов различием потомства самцов разных фенотипов по темпам роста, учитывая, что RMR птенца обычно положительно связан с темпами его роста в предшествующий период? Оказалось, что одними только отличиями птенцов в скорости роста её объяснить невозможно. Например, в последней части гнездовой жизни птенцы самцов III-го типа окраски обладают наименьшей скоростью роста, а птенцы самцов II-го типа окраски – наибольшей. Т.е. характер связи оказывается полностью противоположным зависимости RMR птенцов от фенотипа родителей. Как показали результаты дисперсионного анализа, фенотип самца и темпы роста птенцов влияют на RMR птенцов независимо, а взаимодействие этих факторов никакого влияния на RMR не оказывает (за исключением скорости роста оперения). Поскольку различия птенцов по RMR объяснить темпами их роста (т.е. PE) не удаётся, следовательно, они должны быть обусловлены другой компонентой вариации RMR. А раз  $RMR = BMR + PE$ , то можно сделать вывод, что птенцы самцов разных фенотипов отличаются по BMR.

**5.5. Влияние конкуренции в выводке на уровень метаболизма покоя птенцов.** Одним из интересных факторов, влияющих на RMR птенцов, является уровень конкурентных отношений между птенцами в выводке. Птенцы из «неблагополучных» выводков (тех, в

которых зарегистрированы случаи гибели птенцов от голода) имеют заметно более высокий RMR по сравнению с птенцами из «благополучных» выводков. Существует несколько возможных объяснений такой ситуации: 1) Смертность птенцов существует преимущественно в выводках с высоким RMR птенцов; 2) В пределах выводка птенцы с более высоким RMR имеют большие шансы выжить; 3) RMR выживших птенцов увеличивается после ослабления внутривыводковой конкуренции в результате гибели части птенцов. Однозначно указать причину высокого RMR птенцов в «неблагополучных» выводках не позволяет характер наших данных. В пользу первого предположения свидетельствует тот факт, что в выводках родителей с высоким BMR гибель птенцов от голода случается чаще. Учитывая вероятную наследуемую природу BMR, можно предположить, что все птенцы в «неблагополучных» выводках обладали высоким RMR. Отсутствие отличий у птенцов из «благополучных» и «неблагополучных» выводков в скорости роста тела в конце гнездового периода свидетельствует о том, что высокий RMR вторых отражает более высокий BMR, а не более высокую скорость роста тела. Гибель птенцов от голода в выводке влияет и на связь RMR с другими параметрами. Например, связь между RMR птенцов и размером выводка существует только в «неблагополучных» выводках. И наоборот, корреляция темпов роста птенцов с их RMR наблюдается только среди птенцов из «благополучных» выводков.

Остается открытым вопрос, что же дает птицам повышенный метаболизм? Судя по тому, что разнообразие по этому признаку стабильно поддерживается, высокий уровень метаболизма может, в зависимости от внешних условий, как увеличивать приспособленность организма, так и снижать ее. BMR является параметром с высокой «ценой», поэтому при неблагоприятных условиях птенцы с высоким BMR должны сильнее страдать от внутривыводковой конкуренции. Выгода от обладания высоким BMR может быть реализована при благоприятных кормовых условиях или в ситуациях, когда доступ к кормовым условиям во многом определяется конкурентоспособностью особи. В последнем случае, в соответствии с моделью Гаврилова (Гаврилов, 1996; Gavrilov, 1997), птицы с высоким BMR будут являться более конкурентоспособными за счет своей способности повысить продуктивность, а также интенсивность работы (локомоторной активности), которую они могут совершать в течение относительно длительного периода времени. Возможно, что птенцы, обладающие высоким BMR и способные выдерживать большие энергетические нагрузки получают преимущество в первые недели после вылета из гнезда, т.е. в критический период их жизненного цикла, характеризующийся высокой смертностью.

**5.6. Связь RMR птенцов со скоростью роста тела.** Мы получили положительную корреляцию между RMR и скоростью роста птенцов из «благополучных» выводков во всей второй половине жизни птенцов в гнезде. Несмотря на кажущуюся очевидность такой связи, дискуссии по поводу отношений между ростом тела животных и т.н. энергией поддержания продолжаются уже несколько десятилетий. Энергия поддержания (maintenance metabolism, MM) включает в себя затраты энергии на базальный метаболизм, тепло от специфического динамического действия пищи, затраты энергии на терморегуляцию и активность. Распределение энергии по различным «статьям» энергетического бюджета особи (затраты на MM, рост, репродукцию и пр.) часто рассматривается как эколого-физиологический трейд-офф (Karason, 1986; Kozlowski, 1992; Zera, Harshman, 2001). И если подобный трейд-офф был найден между энергетическими затратами на рост и размножение (Kozlowski, 1992), то отношения между ростом и MM все еще не ясны. На этот счет существуют три основные гипотезы. Первая гипотеза опирается на представление об ограниченности энергетических ресурсов и известна под названием «принцип распределения» (“principle of allocation”; Gadgil, Bossert, 1970; Olson, 1992; Wieser, 1994). Согласно этой точке зрения, низкий MM дает возможность осуществлять высокие темпы роста. Вторая гипотеза предполагает независимое распределение энергии на различные биологические процессы (Dunn, 1980). Согласно третьей гипотезе, между скоростью роста организма и MM должна существовать положительная связь

(Else, Hulbert, 1985; Karasov, Diamond, 1985). Судя по всему, у всех пойкилотермов энергия действительно является ограниченным ресурсом: отрицательная связь между скоростью роста и RMR была продемонстрирована на мидии *Mytilus edulis* (Diehl et al., 1986; Hawkins et al., 1986), улитке *Thais haemastoma* (Garton, 1984), устрице *Crassostera virginica* (Koehn, Shumway, 1982), тигровой амбистоме *Ambystoma tigrinum* (Mitton et al., 1986), окуне *Perca fluviatilis* (Wieser, Medgyesy, 1991) и каймановой черепахе *Chelydra serpentina* (Steyermark, 2002).

Конаржевски (Konarzewski, 1995) в своем анализе данных литературы по росту и дыханию птиц заключает, что в зависимости от стадии онтогенеза птенца и других переменных данные подтверждают либо первую, либо вторую гипотезу. Третья гипотеза представляется наиболее маловероятной. Одним из доказательств, её опровергающих, являлись свидетельства отсутствия связи между скоростью роста птенцов и их RMR (Visser, 1991; Klaassen, Bech, 1992). Новые исследования подтверждают существование сложной связи между RMR и ростом, которая во многом зависит от стадии развития птенцов. Например, птенцы индейки (*Meleagris gallopavo*) и цесарки (*Numida meleagris*) после вылупления демонстрируют отрицательную связь между скоростью роста и RMR, но в дальнейшем она сменяется на положительную (Dietz, Drent, 1997). Кроме того, отрицательная связь между скоростью роста и RMR в первую неделю после вылупления была продемонстрирована на домашних цыплятах *Gallus domesticus* (Konarzewski et al., 2000). К сожалению, мы не располагаем данными по росту птенцов мухоловки в первые дни после вылупления. Мы обнаружили, что темпы роста птенцов в возрасте 5-7 дней (т.е. еще до становления гомойотермии) не связаны с их RMR в «благополучных» выводках и связаны с RMR негативно в выводках, где происходила гибель птенцов от голода. Во второй половине жизни птенцов в гнезде ситуация меняется на противоположную: связь темпов роста с RMR птенцов исчезает в «неблагополучных» выводках и становится положительной в «благополучных» выводках. Таким образом, наши данные свидетельствуют скорее в пользу последней гипотезы: при наличии достаточного количества пищи, метаболизм покоя гомойотермных птенцов связан с ростом тела положительно. С другой стороны, негативная связь между темпами роста и RMR пойкилотермных птенцов, которые испытывают недостаток в корме, может говорить о действии «принципа распределения» в начале гнездовой жизни птенцов. В этот период базальный метаболизм у птенцов еще не возник, поэтому выгодно тратить на поддержание как можно меньше энергии, чтобы как можно больше её вложить в развитие.

**5.7. Влияние возраста самца на RMR птенцов.** Мы обнаружили, что влияние возраста самца на энергетику птенцов проявляется сильнее, чем влияние возраста самки. Хотя превосходство потомства старых самцов над потомством молодых по RMR значимо только на всей выборке и заметно не каждый год, возраст отца оказывал сильное влияние на связь RMR птенцов с другими показателями в каждый сезон. Так, связь температуры воздуха с RMR значима только среди потомства молодых самцов. Скорость роста цевки птенцов связана с их RMR тоже только в выводках молодых самцов. Выше уже упоминалось влияние возраста родного отца на зависимость RMR птенцов от их пола: только птенцы-самцы старых отцов обнаруживают превосходство в RMR над птенцами-самками. Возраст же самок ни на одну из приведенных выше связей влияния не оказывал. Причина значимости именно возраста отца, а не матери, может заключаться в том, что молодые самки и так работают почти на пределе своих возможностей, поэтому их вклад в заботу о потомстве слабо отличается от вклада взрослых самок. Самцы же более «факультативны» в заботе о потомстве, чем самки, а опытные старые самцы лучше заботятся о самке и птенцах по сравнению с молодыми. Поэтому зависимый от возраста средовой эффект ярче проявляется именно в отношении самцов.

**5.8. Наследуемость морфологических и энергетических характеристик у мухоловки-пеструшки.** Полученные нами значения наследуемости массы и цевки согласуются с данными из литературы по мухоловке-пеструшке и мухоловке-белошейке

(Alatalo, Lundberg, 1986a; Price, 1991; Thessing, Ekman, 1994; Smith, 1993; Smith, Wettermark, 1995; Merilä et al., 1998; Starck, Ricklefs, 1998; Merilä, Sheldon, 2000, 2001; Kunz, Ekman, 2000; Kruuk et al., 2001). Одним из основных результатов нашей работы является подтверждение наследуемости RMR ( $h^2=0.43\pm 0.17$ ) и повторяемости BMR мухоловки-пеструшки на временном интервале больше года ( $R=0.55-0.85$ ), что сделано впервые для свободноживущих птиц из естественных популяций. Это важно, потому что оценки наследуемости и повторяемости признаков, сделанные у животных в лабораторных условиях и в дикой природе, обычно различаются (Riska et al., 1989; Simons, Roff, 1994; Weigensberg, Roff, 1996; Blanckenhorn, 2002). До недавнего времени наше исследование было единственной работой, посвященной оценке наследуемости RMR во всем классе птиц. Наследуемость энергетических характеристик объясняет сходство связи уровня метаболизма и типа окраски оперения у птенцов и взрослых птиц, потому что окраска брачного наряда тоже является наследуемой характеристикой. При этом мы предполагаем, что RMR наследуется независимо от наследования степени меланизации оперения.

Отсутствие корреляции между длиной цевки птенцов и их приемных родителей указывает на то, что в данном случае средовые эффекты не играют важной роли, а сходство родителей с потомками в длине цевки объясняется генетическими причинами. Подобный результат был получен во всех известных нам экспериментах по перекладке яиц или птенцов в естественных популяциях птиц (Smith, Dhondt, 1980; Dhondt, 1982; Alatalo, Lundberg, 1986a; Wiggins, 1989; Smith, 1993; Gustafsson, Merilä, 1994; Thessing, Ekman, 1994; Merilä, 1997; Merilä, Fry, 1998; и др.).

Сходство птенцов по длине цевки с их родными матерями оказалось выше сходства с их родными отцами на 53% ( $h^2=0.66\pm 0.20$  против  $h^2=0.43\pm 0.21$ , соответственно). Существует предположение, что внебрачные копуляции (extra-pair copulations, EPC) приводят к уменьшению сходства между самцами и птенцами по сравнению со сходством самок с птенцами (Alatalo et al., 1989). Половые различия в степени наследуемости морфологических характеристик птиц часто используются в качестве оценки уровня внебрачного отцовства (например, см. Alatalo et al., 1984; Møller, Birkhead, 1992). Мы оценивали сходство RMR птенцов только с BMR их отцов, поэтому неизвестно, насколько сильно отличались бы значения  $h^2$ , полученные при оценке сходства птенцов с самками. Возможно, что из-за EPC полученная нами величина наследуемости RMR несколько занижена.

Обычно значение наследуемости из анализа sibсов значительно выше значения, вычисленного при помощи регрессии птенец-родитель (Falconer, Mackay, 1997; Larsson, 1993; Merilä, Gustafsson, 1993). Это связано с тем, что анализ sibсов оценивает сходство между птенцами в выводке, а это сходство существует не только за счет аддитивной генетической компоненты, но и за счет влияния общей среды. Кроме того, возможно, что из-за действия отбора на родителей аддитивная генетическая вариация среди взрослых птиц ниже по сравнению с птенцами. Поэтому считается, что значение наследуемости, вычисленное при помощи анализа sibсов, дает представление только о верхней границе наследуемости. В нашем случае значения наследуемости RMR птенцов из анализа sibсов также превышают значения наследуемости RMR из регрессионного анализа, хотя и не намного (на 44% для контрольных и на 19% для экспериментальных выводков). На слабый вклад родительского эффекта указывает тот факт, что вычисленная путем регрессии наследуемость RMR у птенцов из контрольных выводков практически не превышает таковую у птенцов из экспериментальных выводков ( $h^2=0.48\pm 0.17$  и  $h^2=0.43\pm 0.17$ , соответственно).

По сравнению с длиной цевки точно оценить наследуемость уровня метаболизма покоя птенцов гораздо труднее. Во многом эта сложность существует из-за изменчивости BMR. Кроме BMR в состав RMR входят затраты энергии на рост тела, которые тоже чрезвычайно переменчивы (Starck, Ricklefs, 1998). Наши исследования 2000-2002 годов показали, что на RMR птенцов мухоловки-пеструшки влияет гораздо больше разных факторов окружающей



среды, чем на BMR взрослых птиц. Еще одна трудность заключается в сильной изменчивости BMR взрослых птиц (см. обзор в McKechnie, 2008). Неоднократно демонстрировалось, что период размножения вызывает сильные временные изменения в BMR птиц (см. ссылки в Rønning et al., 2005; Vézina, Williams, 2002, 2003). Изменения могут быть настолько сильными, что BMR характеризуется повторяемостью только до периода размножения и после него. Мы обнаружили, что летом у самцов мухоловки-пеструшки наблюдается значительный подъем BMR по сравнению с периодом реклимирования в апреле. Поэтому не ясно, с каким именно BMR родителей сравнивать уровень метаболизма птенцов: с весенним или с летним.

Существуют многочисленные исследования, демонстрирующие, что морфологические характеристики птиц наследуются значительно хуже при неблагоприятных условиях (Price, 1985; van Noordwijk et al., 1988; Larsson, 1993; Gebhardt-Henrich, van Noordwijk, 1991, 1994; Merilä, 1997; Merilä, Fry, 1998; Larsson et al., 1997; Charmantier et al., 2004). Это происходит оттого, что в неблагоприятных условиях (например, в искусственно увеличенных выводках или в неблагоприятные по погодным условиям годы) сильно возрастает фенотипическая вариация признака или уменьшается аддитивная генетическая вариация. В нашем случае величина наследуемости RMR, вычисленная при помощи анализа полных sibсов, в крупных выводках была на 51% меньше по сравнению с маленькими выводками.

У взрослых птиц тоже существуют сложности в измерении BMR: его можно измерять только до начала линьки птицы, но энергетическая подготовка к линьке начинается за несколько дней до её начала, что вызывает увеличение в уровне метаболизма, а внешне никак не проявляется (Дольник, 1995). Другая сложность в оценке уровня энергетике связана с неточностью измерения: RMR и BMR животных измеряется только во время их сна. Если птица просыпается, но не совершает активных движений (или они продолжаются короткое время), а находится в состоянии «настороже» (alert), то уровень ее дыхания не превышает уровень дыхания птиц с высоким BMR и заметить это невозможно. Глубина сна животных периодически меняется, что также отражается на кривой потребления кислорода. Поэтому оценка BMR животных очень сильно зависит от продолжительности измерения. Часто для оценки BMR используют минимальный зафиксированный уровень потребления кислорода, что тоже не может отражать реальный BMR животного.

Все вышеперечисленные факторы увеличивают вариацию уровня метаболизма (включающую и ошибку его измерения), что приводит к занижению значения наследуемости и увеличению его стандартной ошибки.

Предположительно, наследуемость RMR отражает наследуемость BMR. Полученные значения повторяемости BMR взрослых самцов ( $R=0.24-0.85$ ) и наследуемости RMR ( $h^2=0.43$ ) указывают, что величина наследуемости BMR лежит в районе 0.2-0.4. Такое значение является довольно типичным для физиологических признаков. Выраженная наследуемость RMR означает, что уровень метаболизма способен меняться в череде поколений птиц в ответ на действие естественного отбора. Из-за существования сильных генетических корреляций между массой тела и BMR (Rønning et al., 2007), отбор на уровень метаболизма будет сильно зависеть от отбора на массу тела. Хотя средовые изменения и могут привести к направленному отбору на некоторые признаки, большинство из них должно находиться под влиянием стабилизирующего отбора (Hansen, 1997). Следовательно, потенциальная сила направленного отбора во многом определена той частью генетической вариации, которая не сдерживается стабилизирующим отбором на генетически скоррелированные признаки. Поэтому здесь очень важно подчеркнуть, что значительная часть наследуемой генетической вариации BMR была независима от генетической вариации массы тела. Это означает, что у мухоловок-пеструшек существует независимая от массы возможность адаптации BMR. Аддитивная генетическая вариация метаболизма может поддерживаться за счет разных причин, выяснение которых требует отдельных масштабных экспериментов. Например,

направление действующего на BMR естественного отбора может периодически меняться в зависимости от условий или оно может быть разным в разных популяциях.

## **ВЫВОДЫ**

1. У полиморфной по брачному наряду мухоловки-пеструшки уровень метаболизма покоя (RMR) птенцов независимым образом связан с темпами их роста и типом окраски отца.
2. RMR взрослых птиц и птенцов сходным образом меняется в зависимости от типа окраски.
3. RMR птенцов является наследуемой характеристикой, причем он наследуется независимо от типа окраски оперения отцов и пола птенцов. Уровень базального метаболизма взрослых птиц характеризуется высокой повторяемостью на значительном временном интервале.
4. Выжившие птенцы из выводков, в которых происходила гибель от голода, обладают повышенным уровнем RMR по сравнению с птенцами из благополучных выводков. Это объясняется их более высокими энергозатратами на базальный метаболизм, а не на рост тела. В условиях дефицита корма птенцы с высоким уровнем базального метаболизма в большей степени страдают от внутривыводковой конкуренции.
5. Среди птенцов мухоловки-пеструшки самцы имеют более высокий RMR по сравнению с самками. Половые отличия в энергетике птенцов проявляются только в выводках старых самцов и детерминированы со стадии, предшествующей вылуплению птенцов.
6. Через темпы роста на RMR птенцов оказывают влияние температура воздуха, характер местообитания, сроки рождения, размер выводка, возраст отца и другие факторы.

## **БЛАГОДАРНОСТИ**

Я выражаю глубочайшую благодарность своему научному руководителю канд. биол. наук А.Б. Керимову за предложенную тему исследования, детальное обсуждение результатов исследования и ценные советы в ходе написания данной работы. Я искренне признателен канд. биол. наук Е.В. Иванкиной и канд. биол. наук Т.А. Ильиной за всестороннюю помощь в период сбора материала. Хочется поблагодарить проф. Нидерландского института экологии М.Е. Виссера (M.E. Visser) за консультации и помощь в поиске необходимой литературы, а Е.В. Вострецову за проверку текста работы. Я очень благодарен своим родителям за безграничное терпение и поддержку. За создание хорошего настроения во время заключительного этапа работы над диссертацией я очень признателен своим друзьям: К.О. Ефремовой, Т.Г. Оганесову, Н.А. Пояркову, Д.Д. Васюкову, Е.В. Брагиной и В.В. Федорову. Я благодарю своих коллег по кафедре зоологии позвоночных биологического факультета МГУ, особенно сотрудников лаборатории экологии, за ценные замечания во время обсуждения материалов диссертации. Полевая работа и участие в зарубежных конференциях были поддержаны грантами Российского Фонда Фундаментальных Исследований № 03-04-49136-а, № 06-04-49082-а, № 07-04-08434-з, NWO-РФФИ № 047.009.001 и № 047.017.009.

### **Публикации по теме диссертации**

1. Бушуев А.В., Иванкина Е.В., Керимов А.Б., 2001. Факторы, влияющие на уровень метаболизма покоя гомойотермных птенцов мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca* Pallas) // Роль биостанций в сохранении биологического разнообразия России: Мат-лы конф., посвященной 250-летию МГУ им. М.В. Ломоносова и 90-летию ЗБС им. С.Н. Скадовского. Москва: Oikos. С. 24-26.
2. Bushuev A.V., Ivankina E.V., Kerimov A.B., 2003. Factors influencing resting metabolic rate of Pied Flycatcher fledglings (*Ficedula hypoleuca* Pallas) // Vogelwarte (Abstract Volume 4<sup>th</sup> Conference of the European Ornithologists' Union. Chemnitz, Germany 16-21 August 2003). V. 42. № 1-2. P. 124.

3. Bushuev A.V., Ivankina E.V., Kerimov A.B., 2005. Similarity between resting metabolic rates of parents and offspring in Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca*): heritable or environmental variation? // *Alauda* (Abstract Volume 5<sup>th</sup> Conference of the European Ornithologists' Union. Strasbourg, France 20-23 August 2005). V. 73. № 3. P. 226-227.
4. Бушуев А.В., 2006. Оценка наследуемости уровня метаболизма покоя у птенцов мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) // Тезисы докладов XIII международной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов-2006» (Москва, 12-15 апреля 2006 г.). Москва: Макс-Пресс. С. 31-32.
5. Керимов А.Б., Иванкина Е.В., Ильина Т.А., Бушуев А.В., 2006. Энергетическая разнокачественность полиморфной популяции мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* в брачный период // в кн. Популяционная экология животных. Ред. Н.С. Москвитина. (Материалы международной конференции "Проблемы популяционной экологии животных", посвященной памяти академика И.А. Шилова. Томск, 19-22 сентября 2006). Томск: изд. ТГУ. С. 35-36.
6. Bushuev A.V., Ivankina E.V., Kerimov A.B., 2006. Sex differences in resting metabolic rate in Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) // *Journal of Ornithology* (Abstract Volume of 24<sup>th</sup> International Ornithological Congress. Hamburg, Germany 13-19 August 2006). V. 147. № 5. P. 101.
7. Kerimov A.B., Ivankina E.V., Ilyina T.A., Bushuev A.V., 2006. Different responses of conspicuous and pale male Pied Flycatcher to falls in temperature // *Journal of Ornithology* (Abstract Volume of 24<sup>th</sup> International Ornithological Congress. Hamburg, Germany 13-19 August 2006). V. 147. № 5. P. 193.
8. Иванкина Е.В., Керимов А.Б., Гриньков В.Г., Бушуев А.В., 2007. Структурные и функциональные аспекты изменчивости орнаментации брачного наряда самцов мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* (*Aves: Passeriformes*) // *Журнал общей биологии*. Т. 68. № 4. С. 278-295.
9. Керимов А.Б., Иванкина Е.В., Бушуев А.В., Ильина Т.А., 2007. Социальные и фенотипические корреляты уровня базального метаболизма у птиц // Тезисы докладов XX Съезда Физиологического общества имени И.П. Павлова. Москва 04-08 июля 2007. Москва: «Русский врач». С. 46.
10. Bushuev A.V., Ivankina E.V., Kerimov A.B., 2007. The influence of ambient temperature on resting metabolic rate in Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) fledglings // *Abstract Volume 6<sup>th</sup> Conference of the European Ornithologists' Union*. Vienna, Austria 24-28 August 2007. P. 59-60.
11. Bushuev A.V., Ivankina E.V., Kerimov A.B., 2007. The influence of within-brood competition on resting metabolic rate in Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) fledglings // *Abstract Volume "Hole using: adaptations and constraints", Hole-breeding Passerines Meeting*. Białowieża, Poland 7-12 September 2007. P. 12.
12. Ivankina E.V., Ilyina T.A., Grinkov V.G., Bushuev A.V., Kerimov A.B., 2007. Ambient temperature in spring influences the phenotypic structure of Pied Flycatcher populations *Ficedula hypoleuca* // *Abstract Volume "Hole using: adaptations and constraints", Hole-breeding Passerines Meeting*. Białowieża, Poland 7-12 September 2007. P. 15.
13. Ivankina E.V., Kerimov A.B., Bushuev A.V., 2007. The influence of social factors and ambient temperature on sexual asymmetry in energetics of Great Tits // *Abstract Volume 6<sup>th</sup> Conference of the European Ornithologists' Union*. Vienna, Austria 24-28 August 2007. P. 97.
14. Kerimov A.B., Ilyina T.A., Ivankina E.V., Bushuev A.V., 2007. Basal metabolic rate as an indicator of mating cost in Pied Flycatcher males // *Abstract Volume 6<sup>th</sup> Conference of the European Ornithologists' Union*. Vienna, Austria 24-28 August 2007. P. 74.