

УДК 598.842.3:591.568:577.3

© 1991 г.

Т.А. ИЛЬИНА

**СУТОЧНЫЕ БЮДЖЕТЫ ВРЕМЕНИ И ЭНЕРГИИ ПАРНЫХ
И ОДИНОЧНЫХ ПЕНОЧЕК-ВЕСНИЧЕК (*PHYLLOSCOPUS TROCHILUS*)
В ПЕРИОД ВЫКАРМЛИВАНИЯ ПТЕНЦОВ**

Поведение пеночек-весничек в период выкармливания 6–12-дневных птенцов хронометрировали методом многомоментных наблюдений (Wiens et al., 1970; Бардин, Ильина, 1986). По результатам хронометрирования составлены суточные бюджеты времени и по ним рассчитаны бюджеты энергии (*DEB*) (Дольник, 1980) родителей, выкармливающих птенцов вдвоем (8 пар) и родителей, выкармливающих в одиночку (5 особей). Среднее число птенцов в гнездах первых было 5,1, а в гнездах вторых – 4,8. Одиночки приносили корм к гнезду почти с такой же интенсивностью, как оба члена пары, взятые вместе (соответственно $17,9 \pm 1,6$ и $19,1 \pm 1,0$ прилетов в час). В то же время, несмотря на повышенную нагрузку, *DEB* особей-одиночек ($57,5$ кДж/сут) лишь незначительно превышал *DEB* парных самцов и самок (соответственно $56,7$ и $54,7$ кДж/сут). Продуктивные затраты на сбор и транспортировку корма для одного птенца у одиночек составил $3,0$ кДж/сут, а у парных особей (усредненно для самца и самки) – $3,6$ кДж/сут.

Общеизвестно, что у воробьиных птиц, как правило, птенцов выкармливают оба родителя. Вместе с тем могут существовать ситуации, когда один из партнеров, чаще всего самец, участвует в этом процессе менее интенсивно, чем другой, или даже не участвует вовсе. Нередко такими особями оказываются самцы-бигамы: основное внимание они уделяют птенцам из гнезд первых самок и совсем (или почти совсем) не кормят птенцов из гнезд вторых самок, причем последние оказываются в состоянии успешно вырастить потомство в одиночку (Ильина, 1977, 1982; Saemann, 1979; Alatalo et al., 1982; Post, Greenlaw, 1982; Лапшин, 1983; Temrin et al., 1984; Westneat, 1988 и др.). Возможны также случаи, когда один из партнеров погибает. Так или иначе, особь, оставшаяся без помощи партнера, несет двойную нагрузку по сравнению с особью, выкармливающей потомство вдвоем с партнером. Мы проанализировали расход времени и энергии в этой ситуации у одного из массовых видов мелких воробьиных птиц – пеночки-веснички.

Исследование проведено в 1986–1988 гг. на Куршской косе Балтийского моря, в районе полевого стационара "Фрингила" Биологической станции Зоологического института АН СССР¹. В 50 гнездах пеночек-весничек было выявлено, кто из родителей участвует в выкармливании птенцов. Для того чтобы безошибочно различать самцов и самок, мы заранее окрашивали пойманных в стационарные ловушки местных птиц пикриновой кислотой (самцов) или родамином

¹ Автор выражает признательность студентам Т.И. Грачевой и Е.О. Литвиновой, принявшим участие в наблюдениях.

(самок). То же проделывали с отловленными на гнездах пеночками. Возле 5 гнезд с птенцами в возрасте 6–12 дней, т.е. имеющих наибольшие пищевые потребности, хронометрировали поведение четырех самок и одного самца, выкармливающих в одиночку. Возле 8 гнезд хронометрировали поведение самцов и самок, выкармливающих вместе. Хронометраж осуществляли методом дискретных наблюдений (Wiens et al., 1970; Бардин, Ильина, 1986; Ильина, Грачева, 1988). Активность, которую в данное мгновение проявляет птица (перечень приведен в табл. 3 и 4), регистрировали при помощи метронома, подающего звуковые сигналы через 2 с, и лабораторного счетчика "СЛ-1". Этот метод позволяет определить, сколько времени в течение суток птицы расходуют на каждый тип активности, не прибегая к измерению длительности отдельных поведенческих актов. Последние у пеночек часто бывают столь кратковременны, что хронометрирование при помощи секундомера невозможно.

Бюджет времени птиц-родителей составляли из двух блоков: 1) поведение в зоне, прилегающей к гнезду и полностью просматриваемой наблюдателем из установленного поблизости укрытия; 2) поведение в периферических частях гнездового участка, где птица часто ускользала из поля зрения наблюдателя и где о всей ее деятельности можно было судить только по отрывочным наблюдениям. Длительность непрерывного визирования объекта во время последних варьировала от 0,5 до 15 мин. Сеансы наблюдений равномерно охватывали всю светлую часть суток. Их общая продолжительность составила 274 ч.

На основе полученных бюджетов времени по методике Дольника (1980, 1982) рассчитывали суточные бюджеты энергии (DEB):

$$DEB = BM/24 \cdot \sum (K_i \cdot t_i) + h \cdot (30^\circ - T_A) \cdot (24 - t_f),$$

где BM — скорость базального метаболизма, которая у пеночки-веснички в летний период равна 16,7 кДж/сут (Gavrilov, Dolnik, 1985); 24 — число часов в сутках; K_i — коэффициент, показывающий, во сколько раз расход энергии при данной активности выше, чем при BM (коэффициенты для всех форм активности приведены в табл. 4); t_i — время (ч), затраченное в течение суток на каждую форму активности; h — удельная теплопроводность при обычном существовании, равная у пеночки-веснички 1,59 кДж/°/сут/особь (Gavrilov, Dolnik, 1985); 30° — температура условной термонейтральной зоны; T_A — среднесуточная температура окружающей среды, определяемая нами по показаниям термомографа; t_f — время (ч), проведенное в полетных активностях.

T_A во время наблюдений за кормящими парами составила в среднем $14,9^\circ$, а во время наблюдений за особями-одиночками — $16,0^\circ$.

Было установлено, что доля не выкармливающих родителей у пеночки-веснички существенна: из 50 гнезд, находившихся под наблюдением до дня вылета из них птенцов, в 37 гнездах оба партнера принимали участие в выкармливании со дня вылупления и до вылета. В 11 гнездах кормили одинокие самки, а в 2 — самцы с 7- и с 10-дневными птенцами остались без помощи самки и успешно закончили выкармливание потомства в одиночку. Точно известно, что одна из двух пропавших самок не погибла, так как через 2 дня после исчезновения с гнездового участка была поймана в стационарную ловушку, находившуюся в 250 м от гнезда. Не исключено, что без самки могут оставаться и гнезда с птенцами младшего возраста, но они обречены на гибель от переохлаждения, так как у самцов нет реакции обогрева птенцов. По крайней мере для некоторых самок выкармливание птенцов в одиночку тривиально. Так, у одной из самок-одиночек гнездо с шестью 8-дневными птенцами было разорено сойкой. Самка приступила к строительству нового гнезда и уже через 5 дней после

Таблица 1

Число прилетов с кормом к гнезду в течение часа

Возраст птенцов, сутки	Особь, кормящие в паре		Особь-одиночка
	самец	самка	
1-3	4,4 ± 0,6	4,0 ± 0,5	4,3 ± 0,3
4-6	6,8 ± 0,6	6,6 ± 0,7	7,9 ± 0,6
7-9	7,9 ± 0,8	11,2 ± 1,0	16,0 ± 1,9
10-12	6,7 ± 0,8	12,0 ± 1,3	22,2 ± 2,4

Таблица 2

Продолжительность обогрева (мин/ч) птенцов разного возраста

Возраст птенцов, сутки	Птенцы из гнезд, выкармливаемых	
	парами	одинокими самками
1-3	39,9 ± 2,1	35,3 ± 4,9
4-6	32,3 ± 2,4	22,4 ± 4,4
7-9	15,1 ± 2,4	7,3 ± 3,1
10-12	0,5 ± 0,3	0,2 ± 0,2

разорения отложила в него первое яйцо. Она успешно выкормила всех четырех птенцов, причем самец и у этого гнезда не появлялся ни разу.

Среднее число птенцов в гнездах обычных пар выше, чем в гнездах самок-одиночек: $5,6 \pm 0,24$ и $4,7 \pm 0,34$ соответственно (различия статистически достоверны, $p < 0,05$). В гнездах, возле которых мы вели хронометраж поведения птиц-родителей, различия в среднем числе птенцов не было ($5,1$ против $4,8$, $p > 0,05$). Интенсивность прилетов к гнезду с кормом у птенцов, выкармливаемых вдвоем с партнером, в среднем ниже, чем у особей, кормящих в одиночку (табл. 1). У последних интенсивность кормления резко возрастает после достижения птенцами 6-7-дневного возраста. К этому времени резко снижается продолжительность обогрева птенцов (табл. 2). Среднее число прилетов с кормом в течение часа к гнезду с птенцами в возрасте 7-12 дней составляет $17,9 \pm 1,6$. Это близко к суммарному числу прилетов к птенцам того же возраста членов пары — $19,1 \pm 1,0$. Иными словами, на пике процесса выкармливания одинокая особь по числу прилетов компенсирует отсутствующего партнера. Судя по тому, что ни в одном из гнезд, находившихся под наблюдением, мы не отметили ни одного случая ослабления и гибели птенцов по причине недокорма, можно предположить, что увеличение интенсивности прилетов у особей-одиночек происходит без катастрофического уменьшения или ухудшения качества приносимых порций корма.

Сроки вылупления птенцов в гнездах птенцов-весничек сильно растянуты. В годы, когда мы проводили исследования, дата самого раннего вылупления — 6 июня, а самого позднего — 20 июля. При этом имеется тенденция к гнездованию самок, воспитывающих потомство без помощи самцов, в более поздние сроки: средняя дата вылупления птенцов в гнездах нормальных пар — 19 июня, а в гнездах одиноких самок — 26 июня. Вместе с тем эта тенденция не столь существенна, чтобы рассматривать суточные бюджеты времени членов пар и одиночных особей при разных фотопериодах. Средняя продолжительность

Таблица 3

Расход времени (ч/сут) у пеночек-весничек, выкармливающих птенцов
в возрасте 6–12 суток

Формы поведения	Особи, имеющие партнера		Особь-одиночка
	самец	самка	
Ночной сон	7,00	7,00	7,00
Дневной отдых	1,28	1,55	0,68
Чистка оперения	1,14	1,30	0,06
Пение	1,44	—	—*
Обогрев птенцов	—	2,10	—*
Прочие активности, не связанные с кормежкой**			
Поза готовности к действию	2,60	1,49	3,04*
Прыжки	0,23	0,21	0,49
Перепархивание	0,07	0,08	0,13
Полет	0,29	0,26	0,36
Кормление птенцов	0,22	0,38	0,84
Сбор корма			
Поза готовности к действию	5,75	6,06	6,43
Прыжки	1,97	1,64	2,35
Перепархивание	0,98	1,05	1,37
Полет	0,49	0,57	0,81
Зависание в воздухе	0,54	0,31	0,44

*Затраты времени у самок на обогрев птенцов и у самца на пение включены в одну графу.

**Полет и другие перемещения к месту сбора корма и обратно включены сюда.

светлой части суток и для тех и для этих принята нами равной 17 ч, а продолжительность ночного отдыха, соответственно, — 7 ч.

В изучаемый период поведение самцов пеночек-весничек во всем сходно с поведением самок, кроме того, что самцы, во-первых, поют, а, во-вторых, не обогревают птенцов (табл. 3). Затраты времени самки на обогрев птенцов сопоставимы с затратами самца на пение и различные ориентировочные реакции, тревогу и т.п., включенные нами в графу "поза готовности к действию" в период, не связанный с добычей корма. Суточные затраты энергии партнеров, как и у многих других воробьиных в эту фазу гнездового цикла (Walsberg, 1977, 1978; Дольник, Ильина, 1982; Biedenweg, 1983; Finch, 1984), тоже сходны (табл. 4). Сходна также и структура этих затрат. Так, например, затраты времени на сбор корма, несмотря на некоторую разницу в числе прилетов к гнезду, у самца и самки составляют соответственно 9,73 и 9,63 ч, а чистые затраты энергии — 14,2 и 12,7 кДж/сут. (Последние представляют собой расход энергии на все формы поведения во время сбора корма за вычетом затрат на базальный метаболизм за это же время.)

Одиночная особь прилетает к гнезду с кормом, как было отмечено выше, в среднем в 1,9 раза чаще, чем особь, имеющая партнера. Расход времени и энергии на сбор корма и его транспортировку к гнезду также возрастает. Это происходит главным образом за счет уменьшения затрат на поведение комфорта (дневной отдых, чистка оперения), а также за счет сокращения продолжительности обогрева птенцов (у самок) и пения (у самцов) (табл. 3 и 4).

Таблица 4

Расход энергии (кДж/сут) у пеночек-весничек, выкармливающих птенцов в возрасте 6–12 суток

Статьи расхода	Коэффициент пересчета DTB в DEB	Особь, имеющие партнера		Особь-одиночка
		самец	самка	
Ночной сон	1,0	4,9	4,9	4,9
Дневной отдых	1,12	1,0	1,3	0,5
Чистка оперения	1,3	1,1	1,2	0,1
Пение	1,3	1,4	—	—*
Обогрев птенцов***	1,12	—	2,7	—*
Прочие активности, не связанные с кормежкой**				
Поза готовности к действию	1,3	2,4	1,4	2,7*
Прыжки	1,6	0,3	0,2	0,5
Перепархивание	5,2	0,3	0,3	0,5
Полет	12,0	2,5	2,3	3,0
Кормление птенцов	1,3	0,2	0,3	0,8
Сбор корма				
в позе готовности	1,3	5,2	5,5	5,8
в прыжках	1,6	2,2	1,9	2,6
в перепархивании	5,2	3,6	3,8	5,0
в полете	12,0	4,1	4,8	6,8
в зависании в воздухе	16,0	6,0	3,5	4,9
Сумма		35,2	33,1	38,1
Терморегуляция		21,5	21,6	19,4
Полный суточный бюджет энергии		56,7	54,7	57,5

* и **То же, что и в табл. 3.

***Для обогрева птенцов коэффициент взят такой же, как и для дневного отдыха, так как, судя по литературным данным (Каменский, Болотников, 1973; Дольник, 1982а), собственная теплопродукция птенцов этого возраста уже такова, что для их обогрева достаточно побочного тепла самки.

Рассмотрим, каковы затраты энергии родителей на себя и на птенцов в разных случаях. С этой целью затраты на сбор пищи разделим пропорционально соотношению пищевых потребностей родителя и потребностей выкармливаемой им части выводка. По результатам расчетов, приведенным в публикации Т.В. Дольник (1986), максимально достигаемая птенцами энергия существования (EM_2), может быть определена следующим образом:

$$EM_2, \text{кДж/сут} = 4,66 m_2^{0,816},$$

где m_2 — масса тела птенца в исследуемый период, которая в свою очередь зависит от дефинитивной массы вида (m_3):

$$m_2/m_3, \% = 104 m_3^{-0,072}.$$

Масса тела пеночки-веснички в среднем равна 8,6 г (Виноградова и др., 1976), следовательно, в соответствии с изложенными методиками, EM_2 птенца равна 24,6 кДж/сут, а метаболизированная энергия всех птенцов, выкармливаемых одним родителем, составят в выводках, принадлежащих парам, 62,7, а в выводках одиночных особей — 118,1 кДж/сут. При условии неизменной массы тела метаболизированная родителем энергия будет равна полному суточному расходу энергии, приведенному в табл. 4. Таким образом, во время сбора кор-

ма затраты времени и энергии на себя и на птенцов соотносятся у членов пары, как 1:1,12, а у одиночных особей — 1:2,06. В соответствии с этими соотношениями каждый член пары тратит на себя 6,3 кДж/сут и на птенцов — 7,1 кДж/сут; одиночная особь затрачивает соответственно 5,6 и 11,5 кДж/сут. Чистые затраты энергии на сбор корма для одного птенца у парной особи составляют 2,8 кДж/сут, а у одиночной — 2,4; затраты на транспортировку корма соответственно равны 0,8 и 0,6 кДж/сут, т.е. при выкармливании птенцов в одиночку происходит снижение затрат продуктивной энергии родителя на каждого из них. При одиночном кормлении число птенцов, приходящихся на одного родителя, увеличилось вдвое (точнее, на 88% из-за разницы в средних размерах выводков). Число же прилетов с кормом возросло на 87%, затраты энергии на сбор корма для птенцов — на 62% и затраты на его транспортировку — на 31%. Суточный бюджет энергии родителя (в условной термонейтральной зоне) возрос лишь на 11%, а его полный суточный бюджет — всего на 3%. (Экономия затрат на терморегуляцию получилась, во-первых, из-за того, что средняя температура в дни наблюдений за одиночными особями была на 1,1° выше, во-вторых, полетные активности занимали больше времени, а в полете нет специального расхода энергии на терморегуляцию.)

Снижение расхода продуктивной энергии при увеличении размера выводка у воробьиных птиц известно. Так, у скворца (*Sturnus vulgaris*) при увеличении выводка от 3 до 7 птенцов не обнаружено зависимости суточного расхода энергии родителей от числа выкармливаемых ими детей (Ricklefs, Williams, 1984). Вместе с тем у шелковистой мухоловки (*Phainopepla nitens*), в отличие от скворца, такая зависимость существует у особей, выкармливающих выводок из трех птенцов; расход энергии у каждого партнера был в среднем на 7% выше, чем у особей с выводками из двух птенцов (Walsberg, 1978). У двух видов ласточек — деревенской (*Hirundo rustica*) и береговушки (*Riparia riparia*) — обнаружена сложная закономерность: при хороших погодных условиях нет зависимости между размером выводка и суточным расходом энергии (*DEE*) родителя, как и у скворца в работе Риклефса с соавторами. Плохие погодные условия могут вызывать резкое возрастание затрат времени и энергии на добычу корма и соответствующее увеличение *DEE* родителей и тем самым жестко лимитировать количество птенцов, которое в состоянии обеспечить кормом родители (Turner, 1983).

При маленькой разнице в суточном расходе энергии парных и одиночных птеночек-весничек можно было бы предположить, что последние, стремясь к снижению расходов на сбор корма, сами едят меньше, чем особи, кормящие в паре, и более экономно расходуют энергетические резервы своего организма. Потерю резервов у самок установить не просто, так как после появления в гнезде птенцов у них происходит "усыхание" наседного пятна и редукция воды в теле (Блюменталь, 1971). Косвенно предположению о потере резервов противоречит упомянутый выше факт повторного размножения одной из находившихся под наблюдением одиночных самок: истощенная особь не в состоянии приступить к повторной откладке яиц за столь короткий срок, так как их продуцирование сопряжено с большим расходом энергии. Разумеется, при наступлении неблагоприятных погодных условий в течение продолжительного времени одинокие особи оказываются наиболее уязвимыми. С понижением T_A повышается расход энергии на терморегуляцию как у взрослых особей, так и у птенцов и это влечет за собой необходимость добывать дополнительное количество корма. Энергетическая цена кормежки у пеночки-веснички в период выкармливания птенцов, по нашим данным, в среднем равна 3,0 *BM*, а у упомянутых выше видов ласточек — 4–6 *BM* (Turner, 1983), поэтому при увеличении продолжительности кормежки расход энергии на нее у птеночек будет возрастать медленнее, чем у ласточек. Вместе с тем, как уже было отмечено,

у одиноких пеночек в значительной степени исчерпан резерв времени, который в случае необходимости можно потратить на кормежку.

На основе всех приведенных выше сведений можно сделать следующее обобщение. У воробьиных птиц нет обязательной прямой связи между числом выкармливаемых птенцов и величиной *DEE* родителей. Существует некоторый диапазон условий, при которых увеличение числа выкармливаемых птенцов (вплоть до удвоения) не приводит к существенному росту *DEE* родителя. Увеличение размера выводка ведет не к пропорциональному росту расхода времени и энергии на кормодобывающую деятельность, а к снижению продуктивных затрат на каждого птенца. Причина этого в том, что увеличение добычи корма осуществляется главным образом за счет сокращения затрат времени и энергии на пассивное и активное ничегонеделание (отдых, поза готовности к действию и т.п.). И лишь в пессимальных условиях, когда этот резерв уже исчерпан, усиление кормодобывающей деятельности идет путем существенного повышения затрат времени на энергетически дорогие полетные активности, что влечет за собой соответствующий рост *DEE*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бардин А.В., Ильина Т.А., 1986. Метод случайных многомоментных наблюдений в изучении бюджетов времени у птиц / Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование. Тезисы докл. I съезда Всес. орнитол. о-ва и IX Всес. орнитол. конф. 16–20 дек. 1986 г., ч. I, Л., 60–62.
- Блюменталь Т.И., 1971. Формирование осеннего миграционного состояния в природе у некоторых воробьиных птиц (биоэнергетический аспект) // Экологические и физиологические аспекты перелетов птиц. Л.: Наука, 111–182.
- Виноградова Н.В., Дольник В.Р., Ефремов В.Д., Паевский В.А., 1976. Определение пола и возраста воробьиных птиц фауны СССР. Справочник. М.: Наука, 1–189.
- Дольник В.Р., 1980. Коэффициенты для расчета расхода энергии свободноживущими птицами по данным хронометрирования их активности // Орнитология, 15, 63–72. – 1982. Метод изучения бюджетов времени и энергии у птиц // Бюджеты времени и энергии у птиц в природе // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 113, 3–37. – 1982а. Продуктивная энергия и продукция взрослых зябликов // Популяционная экология зяблика. Л.: Наука, 64–86.
- Дольник Т.В., 1986. Расчет энергетических потребностей растущих птенцов // Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование. Тезисы докл. I съезда Всес. орнитол. о-ва и IX Всес. орнитол. конф. 16–20 дек. 1986 г., ч. I, Л., 205–206.
- Дольник В.Р., Ильина Т.А., 1982. Бюджет энергии свободноживущих зябликов в гнездовой период // Популяционная экология зяблика. Л.: Наука, 229–239.
- Ильина Т.А., 1977. Элементы полигамии в гнездовом поведении зяблика // Тезисы докл. VII Всес. орнитол. конф., ч. 2. Киев: Наукова думка, 18–19. – 1982. Бюджет времени и поведение зяблика в гнездовой период // Популяционная экология зяблика. Л.: Наука, 191–214.
- Ильина Т.А., Грачева Т.И., 1988. Структура затрат времени и энергии на кормодобывающую деятельность у пеночки-веснички в периоды размножения и осенней миграции // Тезисы докл. XII Прибалтийск. орнитол. конф. Вильнюс, 87–88.
- Камеленский Ю.Н., Болотников А.М., 1973. Газообмен в период эмбрионального развития птиц // Уч. зап. Пермск. ун-та, 113, 15–28.
- Ланшин Н.В., 1983. Факультативная полигамия у веснички *Phylloscopus trochilus* (L.) в условиях таежного северо-запада РСФСР // Фауна и экология птиц и млекопитающих северо-запада СССР. Петрозаводск, 37–41.
- Alatalo R.V., Lundberg A., Stahlbrandt K., 1982. Why do pied flycatcher females mate with already-mated males? // *Animal Behav.*, 30, 2, 583–593.
- Biedenweg D.W., 1983. Time and energy budgets of the mockingbird (*Mimus polyglottos*) during the breeding season // *Auk*, 100, 1, 149–160.
- Finch D.M., 1984. Parental expenditure of time and energy in the Abert's towhee (*Pipilo aberti*) // *Auk*, 101, 3, 473–485.
- Gavrilov V.M., Dolnik V.R., 1985. Basal metabolic rate, thermoregulation and existence energy in birds: world date // XVIII Congr. Intern. Ornithol., ACTA, 1, 421–466.
- Post W., Greenlaw J.S., 1982. Comparative costs of promiscuity and monogamy: a test of reproductive effort theory // *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 10, 101–107.

- Ricklefs R.E., Williams J.B., 1984. Daily energy expenditure and water turnover rate of adult European stirlings (*Sturnus vulgaris*) during the nestling cycle // *Auk*, 101, 4, 707-716.
- Saemann D., 1979. Polygamie beim Wadlaubsänger *Phylloscopus sibilatrix* // *Beitr. Vogelk.*, 25, 3-4, 253.
- Temrin H., Mallner Y., Winden M., 1984. Observations on polyterritoriality and singing behaviour in the wood warbler *Phylloscopus sibilatrix* // *Ornis scand.*, 15, 1, 67-72.
- Turner A.K., 1983. Time and energy constrains on the sand martins, *Riparia riparia* // *Oecologia*, 59, 2-3, 331-338.
- Walsberg G.E., 1977. Ecology and energetics of contrasting social systems in *Phainopepla nitens* (Aves: Ptilonotidae) // *Univ. Calif. Publ. Zool.*, 108, 1-63. - 1978. Brood size and the use of time and energy by the *Phainopepla* // *Ecology*, 59, 1, 147-153.
- Westneat D.F., 1988. The relationships among polygyny, male parental care, and female breeding success in the Indigo Bynting // *Auk*, 105, 2, 372-374.
- Wiens J.A., Martin S.C., Holthaus W.R., Iwen F.A., 1970. Metronome timing in behavioral ecology studies // *Ecology*, 51, 2, 350-353.

Биологический факультет МГУ

Поступила в редакцию
9 октября 1989 г.

DAILY TIME AND ENERGY BUDGETS OF PAIRED
AND SINGLE WILLOW WARBLERS (*PHYLLOSCOPUS TROCHILUS*)
IN THE PERIOD OF FEEDING OF NESTLINGS

T.A. ILYINA

Biological Faculty, State University of Moscow

Summary

Time budgets of willow warblers in the period of parental care were studied by metronomic timing (Wiens et al., 1970; Bardin, Ilyina, 1986). Daily energy budgets (DEB) of paired male and female and DEB of single birds were calculated from time budgets. Average number of nestlings in the nests of paired and single parents were 5,1 ($n = 8$) and 4,8 ($n = 5$), respectively. Single birds fed the 6 to 12 day nestlings as intensively as both of the paired birds ($17,9 \pm 1,6$ and $19,1 \pm 1,0$ visits per h, respectively). In spite of that DEB of single parent (57,5 kJ/day) was not essentially larger than that of the paired male (56,7 kJ/day) and female (54,7 kJ/day). The productive energy for feeding one nestling was in a single bird 3,0 kJ/day and the same in the paired birds (male and female on the average) was 3,6 kJ/day.