

УДК 591.514:598.813

## ЭНЕРГЕТИЧЕСКАЯ ЦЕНА РЕКЛАМНОГО ПОВЕДЕНИЯ У САМЦОВ МУХОЛОВКИ-ПЕСТРУШКИ (*FICEDULA HYPOLEUCA*) С РАЗЛИЧНОЙ ОКРАСКОЙ БРАЧНОГО НАРЯДА

© 2004 г. Т. А. Ильина

Московский государственный университет, Биологический факультет, Москва 119992

e-mail: [ilyina@soil.msu.ru](mailto:ilyina@soil.msu.ru)

Поступила в редакцию 21.10.2003 г.

Наблюдения в естественных условиях за поведением 101 самца мухоловки-пеструшки с различной окраской брачного наряда проводили на Звенигородской биостанции МГУ в 1994–2003 гг. с конца апреля по середину июня. Средний уровень песенной активности, оцененный по числу песен в течение 1 ч, у самцов разных фенотипов не имел достоверных различий. Для 56 самцов в течение 178 ч было проведено многомоментное хронометрирование поведения и на его основе при помощи универсальных коэффициентов пересчета (Дольник, 1980) для каждой особи рассчитана его энергетическая цена в светлое время суток (без учета затрат на терморегуляцию). У самцов светлых фенотипов (V–VII типы окраски оперения по шкале Дроста) эта цена была существенно выше, чем у темных (II–III типы) – соответственно, 2.5 BMR ( $SD = 0.4$ ,  $n = 27$ ) и 2.1 BMR ( $SD = 0.3$ ,  $n = 17$ ), главным образом, благодаря большей доле времени, затраченного на полетные активности: 12% у светлых против 7.8% у темных. У самцов с типом окраски IV все эти значения носили промежуточный характер. Различия в поведении самцов разных фенотипов были максимальными в начале предгнездового периода. Более энергетически дорогой стиль рекламного поведения светлых самцов, вероятно, служит для компенсации их менее эффективной, чем у самцов темных фенотипов, внешности.

Проблема изучения внутривидовой разнокачественности прямо связана с проблемой устойчивости популяции в целом (Шилов, 1977, 1997). Выбор модельных видов для изучения гетерогенности их популяций зачастую связан с наличием естественных маркеров качества особей. Один из таких видов – мухоловка-пеструшка (*Ficedula hypoleuca*), ставшая своего рода “орнитологической дрозофилой”. Ее уникальная особенность – внутривидовая изменчивость брачного наряда самцов. Окраска оперения может варьировать от яркой черно-белой до криптической светло-бурой, практически такой же, как у самок этого вида (Drost, 1936). Во всех возрастных группах могут быть представлены особи всех типов, но среди годовалых самцов доля особей с криптической светлой окраской выше. Заметное потемнение окраски происходит ко второму году жизни (Jarvi et al., 1987; Slagsvold, Lifjeld, 1988), после чего она чаще всего остается стабильной, хотя иногда возможны изменения и в сторону потемнения, и наоборот (Керимов и др., 1994; Гриньков, 2000). Окраска оперения самцов мухоловки-пеструшки сопряжена с рядом других морфологических и физиологических характеристик (Гаврилов и др., 1993, 1996; Roskaft et al., 1986; Jarvi et al., 1987; и др.), а также с некоторыми особенностями биологии (Иванкина и др., 1996; Гриньков, Керимов, 1998; Ivankina et al., 2001). Обнаружено, что самцы темных и светлых фенотипов имеют свои особенности рекламного поведения: темные самцы в большей степени предпочитают петь на открытых местах и в непосредственной близости от дупла. Песенная активность криптически окрашенных, светлых самцов более равномерно распределена по участку и не так приурочена к открытым местам (Иванкина и др., 1995). Найдены также различия в акустических характеристиках песен самцов разных цветовых групп (Lampe, Espmark, 1994). По данным ряда исследователей, самцы темных фенотипов более привлекательны для самок. Обладая более качественными территориальными ресурсами (Alatalo et al., 1986) и более эффективной внешностью (Lifjeld, Slagsvold, 1988), они быстрее образуют пару. Вместе с тем, во многих популяциях среди птиц, приступивших к размножению, довольно высока доля самцов светлых фенотипов (Гриньков, 2000; Roskaft et al., 1986a). Основной целью нашего исследования было сравнение энергетической цены рекламного поведения самцов разных фенотипов в предгнездовой период.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа проведена на Звенигородской биологической станции Московского государственного университета, в 70 км к западу от Москвы (55°44' с.ш., 36°51' в.д.). Площадь Биостанции (около 700 га) покрыта хвойными и смешанными

Доля времени (%), затраченного самцами разных фенотипов на разные формы поведения, и коэффициенты пересчета бюджета времени в бюджет энергии ( $\times BMR$ )

Форма поведения	Коэффициент, $\times BMR$	Тип окраски самца по шкале Дроста		
		II–III, темные	IV, промежуточные	V–VII, светлые
Сидение на месте, дневной отдых	1.12	52.6	52.5	52.3
Настороженное сидение, поза готовности к действию, чистка оперения, заглатывание пищи и т.п.	1.3	22.2	17.9	19.5
Прыжки	1.6	0.1	0.2	0.2
Пение	2	17.3	19.4	16
Перепархивание, снижающийся полет	6	1.5	2.1	2.5
Полет (>3 м)	12	3.5	4.2	5
Короткий полет (1–3 м)	12	1.9	2.9	3.2
Зависание в воздухе, взлет вверх	16	0.9	0.8	1.3
Общее число регистраций		7364	7032	14389

леса. В 1987–1990 гг. в богатом смешанном лесу в древней долине р. Москвы на площади 35 га было развешано 200 дуплянок. В популяции были представлены самцы с брачной окраской от 2 до 7 баллов по 7-балльной шкале Дроста (Drost, 1936). Средний балл варьировал в разные годы от 4.1 до 4.4 (Керимов и др., 1994; Гаврилов и др., 1996). Самцов с баллами окраски 2–3 мы относили к группе темных, с баллами 5–7 – к группе светлых (криптически окрашенных). Группа самцов с баллом окраски 4 носила промежуточный характер.

Наблюдения в естественных условиях за поведением 101 самца мухоловки-пеструшки проводили в 1994–2003 гг. с конца апреля, т.е. с момента прилета с зимовок, по середине июня (соответственно, с 12 по 17 декады с начала года). Большинство самцов были индивидуально помечены цветными кольцами и театральным гримом. Серия наблюдений за одним самцом, как правило, состояла из 4 сеансов длительностью по одному часу, лежащих в следующих промежутках времени: 1-й сеанс – с 6 до 10 ч, 2-й – с 10 до 14 ч, 3-й – с 14 до 17 ч и 4-й с 17 до 21 ч. В качестве оценки песенной активности подсчитывали число песен, спетых в течение часа. Для 56 самцов был проведен подробный хронометраж их поведения методом многомоментных наблюдений (Бардин, Ильина, 1986; Wiens et al., 1970) при помощи метронома, подающего звуковые сигналы через каждые 6 с. Среди этих самцов было 14 годовалых, 30 – в возрасте двух и более лет, 12 – с неизвестным возрастом. Общая продолжительность наблюдений составила 423 ч, в том числе 178 ч хронометрирования, во время которых было осуществлено более 28 тыс. регистраций поведения, выделенные нами формы которого приведены в таблице. По данным хронометрирования была определена структура расхода времени и на ее основе для

каждого самца вычислен энергетический коэффициент ( $C_{adv}$ ), который показывает, во сколько раз расход энергии на поведение в светлое время суток (без учета затрат на терморегуляцию) превышает расход энергии на базальный метаболизм ( $BMR$ ):

$$C_{adv} = \sum C_i \times P_i,$$

где  $C_{adv}$  – цена поведения, состоящего из разных форм активности ( $\times BMR$ );

$C_i$  – коэффициент пересчета для активности  $i$ ;

$P_i$  – доля времени, затраченного на активность  $i$ .

Коэффициенты пересчета для всех форм активности, кроме пения, заимствованы из работ Дольника (1980, 1982). При расчете затрат энергии на пение мы приняли во внимание новые данные, полученные на воробьиных птицах (Ильина, 1998; Oberweger, Goller, 2001). Все коэффициенты пересчета бюджета времени в бюджет энергии приведены в таблице. На некоторых видах птиц показано, что энергетическая цена коротких полетов, по сравнению с продолжительными горизонтальными, очень высока. Например, по данным измерений в лабораторных условиях, у зарянок (*Erithacus rubecula*) она может превышать величину  $BMR$  в 23 раза (Tatner, Bryant, 1986), а у зебровых амадин (*Taeniopygia guttata*) – в 28.8 раз (Nudds, Bryant, 2000). В то же время есть исследования, в которых цена короткого полета соизмерима с ценой длинного горизонтального: у пухляка (*Parus montanus*), первая равна 11.7  $BMR$  (Carlson, Moreno, 1992). Следует отметить, что в естественных условиях пухляк, по сравнению с зарядкой, тратит на короткие полеты больше времени, что согласуется с закономерностью, обнаруженной С. Броди: энергетическая цена активности

и доля времени, затрачиваемого на нее, имеют обратную зависимость (Brody, 1945). Мы в своих расчетах условно приняли равными цены короткого и длинного полетов. Вместе с тем при хронометрировании короткие полеты (длиной 1–3 м) были выделены в отдельный тип активности (таблица).

При визуальных наблюдениях за птицами, особенно в лесу, практически невозможно держать объект в поле зрения все время: хозяева гнездовых участков, во-первых, иногда покидают их и улетают на довольно большое расстояние, полностью выходя из-под контроля наблюдателя (Высоцкий, 2000; Hanski, Naila, 1988), во-вторых, даже находясь на контролируемой территории, периодически исчезают из поля зрения. В связи с этим без применения телеметрии и других методик, позволяющих проводить реконструкцию полного суточного бюджета времени, хронометраж поведения возможен лишь для тех периодов времени, когда птица ведет себя не скрытно. Чаще всего это имеет место, когда большая часть активностей сопровождается вокализацией. В силу этих особенностей мы сравнивали поведение самцов только во время рекламирования территории, т.е. вели наблюдения только за теми особями, за которыми в течение большей части времени наблюдений был возможен, как минимум, акустический контроль. Собственно рекламное поведение – демонстрацию дуплянки, пение, патрулирование территории – хронометрировали не в “чистом” виде, а вместе со всеми другими формами активности, которые происходили в это же самое время и зачастую были трудно отделимы, например, от таких, как кормежка, тревога и т.п. Как правило, без контроля птицы оставались тогда, когда они молча кормились или отдыхали высоко в кронах деревьев.

Для обработки данных (на основе программы Statistica) использованы непараметрический тест Крускала-Уоллеса и дисперсионный анализ (ANOVA). Соответствующие ссылки на них приведены при описании результатов.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Время, в течение которого самца было не видно и не слышно, составляло в среднем 19.3 мин/ч и было сходным у самцов разных цветовых групп (критерий Крускала-Уоллеса:  $H_{(2, N=137)} = 0.33, p > 0.05$ ), что свидетельствует об их одинаковой доступности для визуальных наблюдений.

Среднее число песен, спетых самцом в течение часа, было сходным у особей с различной окраской оперения (критерий Крускала-Уоллеса:  $H_{(2, 111)} = 0.61, p > 0.05$ ). Вместе с тем обнаружены различия в манере поведения самцов разных цветовых групп. Анализ числа перемещений по рек-

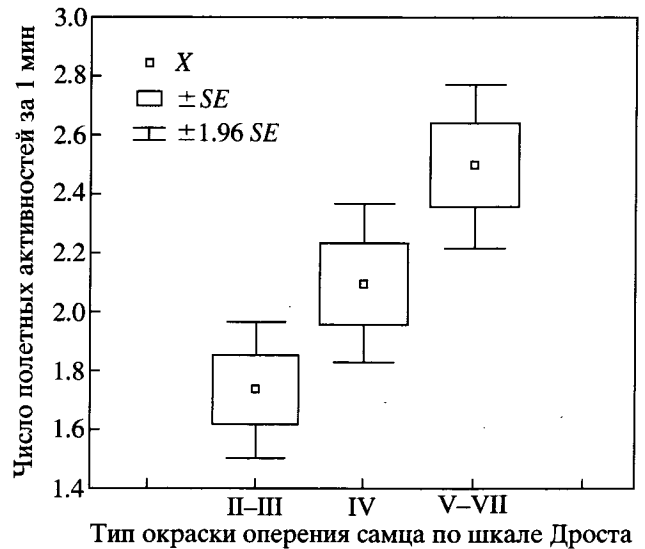


Рис. 1. Интенсивность перемещений по участку самцов мухоловки-пеструшки разных типов окраски оперения.

ламируемому участку показал, что светлые самцы наиболее подвижны. Они относительно чаще меняли свои песенные посты в противоположность темным особям (критерий Крускала-Уоллеса:  $H_{(2, N=121)} = 11.46, p < 0.01$ ) (рис. 1). Эта особенность нашла свое отражение в структуре расхода времени (таблица). Доля времени, затраченного на все полетные активности – самые энергетически дорогие формы поведения, – была наиболее высокой у светлых самцов (12%). У особей с промежуточным типом окраски она составляла 10, а у темных – 7.8%. Различия между этими величинами, определенные по правилам работы с малыми долями, через преобразование в арксинусы (Плохинский, 1970), статистически достоверны ( $p < 0.001$ ). Энергетическая цена поведения самцов разных групп, рассчитанная на основе структуры расхода времени, также достоверно различалась (критерий Крускала-Уоллеса:  $H_{(2, N=56)} = 9.04, p < 0.05$ ) (рис. 2). Среди светлых самцов доля первогодков выше, чем в группе темных особей. В выборке птиц с известным возрастом мы сравнили поведение первогодков и птиц в возрасте двух лет и старше. Оказалось, что энергетическая цена поведения первых (коэффициент  $C_{adv}$ ) несколько выше, чем у более старших особей, но эта разница не достоверна (критерий Крускала-Уоллеса:  $H_{(1, N=44)} = 3.38, p = 0.07$ ). В связи с тем, что уровень значимости оказался очень близким к пороговому значению, мы провели анализ выборки, в которой данные по каждому самцу были представлены за каждый час наблюдений в отдельности. Это дало возможность рассмотреть результаты более подробно. При ограничении выборки

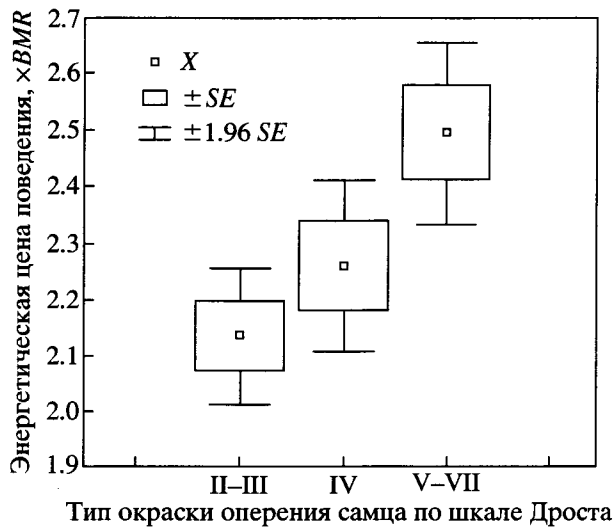


Рис. 2. Энергетическая цена поведения ( $C_{adv}$ ) самцов мухоловки-пеструшки разных типов окраски оперения.

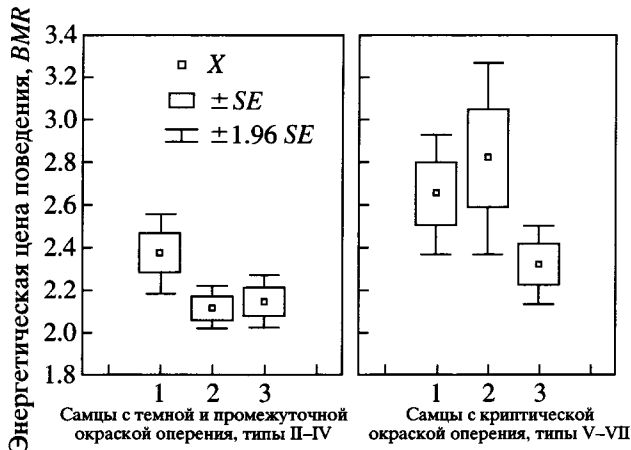


Рис. 3. Энергетическая цена поведения ( $C_{adv}$ ) самцов мухоловки-пеструшки двух цветовых групп на территориях, расположенных в фрагментированных участках леса (1), на опушках (2) и в относительно однородном лесу (3).

только самцами в возрасте двух лет и старше, т.е. особями со стабилизировавшейся окраской брачного наряда, различия в энергетической цене рекламного поведения оказались достоверными (критерий Крускала-Уоллеса:  $H_{(2, N=98)} = 8.66, p < 0.05$ ). Вместе с тем не было обнаружено достоверных возрастных различий среди самцов одной цветовой группы (критерий Крускала-Уоллеса для светлых самцов:  $H_{(1, N=75)} = 1.85, p > 0.05$ ; для объединенной группы птиц с темной и промежуточной окраской:  $H_{(1, N=71)} = 2.02, p > 0.05$ ). Следовательно, обнаруженные нами количественные особенности поведения связаны непосредственно с типом окраски оперения.

Возникает вопрос, связаны ли обнаруженные различия с собственными свойствами самцов или они опосредованы внешними факторами?

Прежде всего естественно было бы предположить, что на поведение птиц могут влиять особенности гнездового участка, в первую очередь такие, как структура растительности. Ранее нами было показано, что самцы разных фенотипов тяготеют к участкам с различной архитектурой древесно-кустарникового покрова. Светлые самцы, в противоположность темным, имеют тенденцию занимать дуплянки с большей степенью замаскированности (Иванкина и др., 1995, 1996). Принимая во внимание структурные характеристики микроместообитаний, мы разделили рекламируемые самцами территории на три типа:

- 1) территории, расположенные во фрагментированных участках леса;
- 2) территории на опушке леса;
- 3) территории, размещенные в относительно однородном лесу.

Оказалось, что энергетическая цена поведения связана с типом территории (критерий Крускала-Уоллеса:  $H_{(2, N=56)} = 8.43, p < 0.05$ ). В то же время поведение светлых самцов было наиболее энергетически дорогим на участках всех типов (рис. 3). Мы ввели в расчеты тип территории в качестве ковариаты. Результат, касающийся различий в энергетической цене поведения самцов разных фенотипов, не изменился (ANOVA:  $F = 4.35, df = 52, p < 0.05$ ).

Очень нагляден случай почти одновременного хронометрирования двух различно окрашенных самцов. В течение более чем двух часов они пели буквально "бок-о-бок" и по очереди рекламировали одни и те же дуплянки, расположенные неподалеку одна от другой. Темный самец вел себя довольно спокойно, а светлый был очень подвижен. Структура затрат времени на их полетные активности приведена на рис. 4.

Мы проанализировали динамику поведения самцов на протяжении всего предгнездового периода и обнаружили, что его энергетическая цена не была постоянной. У самцов всех фенотипов она была наибольшей в начале сезона, а именно, с конца апреля до середины мая, т.е. с момента прилета с зимовок до начала массового строительства гнезд в популяции (рис. 5). Различия между самцами с различной окраской оперения в этот период времени были максимальными, постепенно нивелируясь к концу мая.

Энергетическая цена поведения была связана со сроками независимо от температуры окружающей среды (ANOVA,  $F = 2.32, df = 45, p < 0.05$ , температура введена в качестве ковариаты).

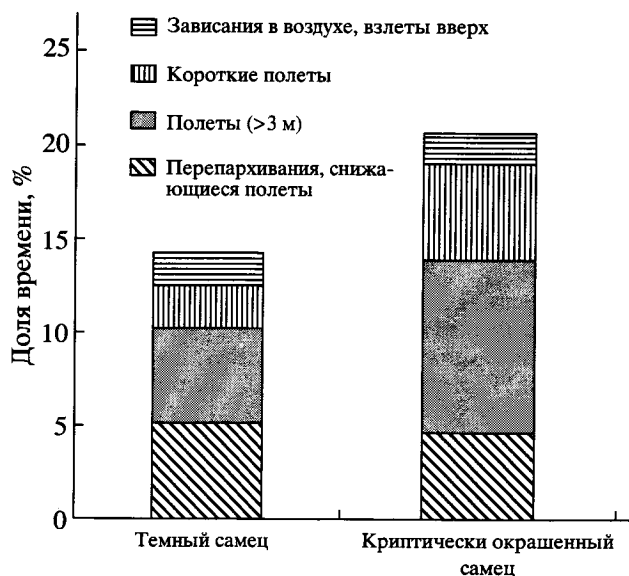


Рис. 4. Пример расхода времени на разные формы полетной активности у темного ( $C_{adv} = 2.59$ ) и криптически окрашенного ( $C_{adv} = 3.38$ ) самцов при одновременном наблюдении за ними.

## ОБСУЖДЕНИЕ

В результате наших исследований было обнаружено, что несмотря на то, что поведение самцов во время рекламирования территории и привлечения самок существенно зависит от типа местообитания и изменяется в течение сезона, действие внешних факторов проявляется на фоне индивидуальных особенностей, различающихся у самцов разных фенотипов. У криптически окрашенных светлых особей, независимо от возраста, энергетическая цена рекламного поведения выше, чем у темных. Важно подчеркнуть, что тенденция к снижению этой цены у самцов старшей возрастной группы, т.е. более опытных и лучше знакомых с данной территорией (Соколов, 1991), менее выражена, чем собственно фенотипические различия.

Различия в рекламном поведении самцов разных цветовых групп наиболее велики на ранних этапах предгнездового периода. Не исключено, что эти различия в действительности еще более выражены, чем мы продемонстрировали, т.к. при вычислении энергетической цены поведения мы, как было сказано выше, условно приняли равными цены коротких и длинных полетов, т.е. взяли в расчет самую низкую из известных цену коротких полетов, что, возможно, несколько занизило величины  $C_{adv}$ , особенно у светлых самцов.

Важно отметить, что в данной работе мы рассматривали энергетическую цену поведения без учета затрат на терморегуляцию. Необходимо подчеркнуть, что период, когда цена рекламного поведения максимальна, совпадает со временем

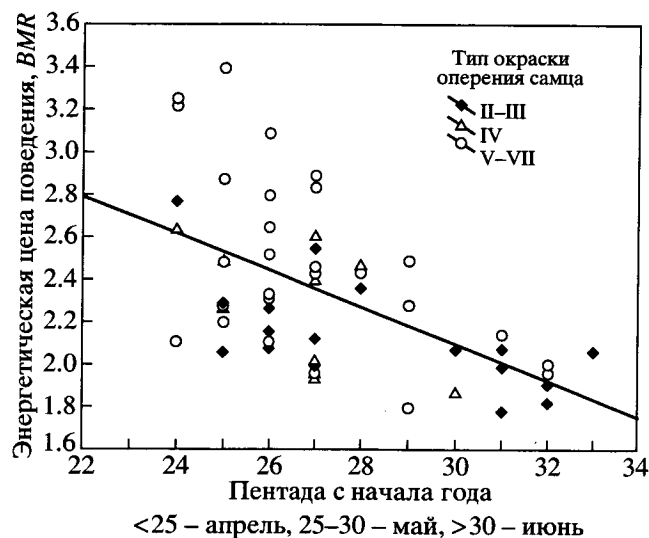


Рис. 5. Сезонная динамика энергетической цены поведения.

относительно низких температур окружающей среды. Последние увеличивают специальные затраты на терморегуляцию и, следовательно, суммарный суточный расход энергии особи. В этой ситуации относительно “дешевая” манера поведения самцов темных фенотипов представляется более выигрышной. Ранее нами было показано, что рекламное поведение светлых, т.е. криптически окрашенных, самцов более чувствительно к низким температурам окружающей среды (Пуина, Ivankina 2001; Ivankina et al., 2002), что связано с особенностями их физиологии (Гаврилов и др., 1993; Гаврилов и др., 1996). Если уровень песенной активности темных самцов был относительно слабо подвержен влиянию последней, то у светлых он существенно снижался со снижением окружающих температур. Это различие было наиболее сильно выражено в выборке самцов в возрасте двух лет и старше, т.е. среди птиц со стабилизировавшейся окраской оперения (Пуина, Ivankina, 2001). Кроме того, в холодную погоду темные самцы реже, чем светлые, вообще прекращали проявлять рекламное поведение (пение и инспектирование дупел) (Ivankina et al., 2002). Снижение уровня песенной активности самца снижает эффективность привлечения самки (Eriksson, Wallin, 1986; Gottlander, 1987; Alatalo et al., 1990), полное прекращение рекламного поведения – тем более.

Таким образом, цена рекламного поведения у светлых самцов относительно выше, чем у темных, во-первых, из-за более энергетически дорогого стиля поведения в предгнездовой период, во-вторых, вследствие их большей чувствительности к пониженным температурам окружающей среды. Соответственно, можно ожидать, что повышение температуры в предгнездовой период мо-

жет благоприятствовать светлым самцам в большей мере, чем темным.

Возможно, этим отчасти можно объяснить тот факт, что в последнее десятилетие в условиях стабильного потепления последней декады апреля, т.е. начальных сроков предгнездового сезона, отмечено увеличение доли светлых птиц среди самцов в возрасте двух лет и старше, отловленных во время демонстрации дуплянок, хотя "посветления" самцов, отловленных на гнездах с птенцами, при этом не произошло (Ivankina et al., 2003).

## БЛАГОДАРНОСТИ

Отлов и мечение самцов были проведены моими коллегами по работе В.Г. Гриньковым, Е.В. Иванкиной и А.Б. Керимовым, за что выражаю им свою признательность.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (03-04-49136), Нидерландского Фонда поддержки научных исследований (NWO) (047.009.001) и программы "Университеты России".

## 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. Тез. докл. IX Всес. орнитол. конф. 16–20 дек. 1986 г. Ч. 1. Л.: Изд. Зоологического ин-та АН СССР. С. 60–62.
- Высоцкий В.Г., 2000. Структура локальной популяции у птиц на примере мухоловки-пеструшки // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. С.-Петербург: ЗИН РАН. 25 с.
- Гаврилов В.М., Керимов А.Б., Александров Л.И., Голубева Т.Б., Иванкина Е.В., Ильина Т.А., Шишкин В.С., 1996. Энергетика, морфофизиологическая разнокачественность особей и структура популяций у птиц. II. Энергетика, морфофизиологическая разнокачественность особей и структура популяций у мухоловки-пеструшки // Орнитол. М.: Изд-во Московского университета. Вып. 27. С. 74–97.
- Гаврилов В.М., Керимов А.Б., Иванкина Е.В., 1993. Популяционно-географические вариации окраски оперения и метаболизм самцов разных цветовых морф у мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) // Докл. АН. Общ. биол. Т. 333. № 6. С. 807–810.
- Гриньков В.Г., 2000. Условия стабильного поддержания фенотипической структуры популяции на примере изменчивости окраски брачного наряда у самцов мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca* Pall.) // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ. 24 с.
- Гриньков В.Г., Керимов А.Б., 1998. Стратегии размножения и полиморфизм по окраске брачного наряда у самцов мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*, Passeriformes, Muscicapidae). Возможные механизмы поддержания фенотипической структуры популяции // Зоол. журн. Т. 77. Вып. 7. С. 825–837.
- Дольник В.Р., 1980. Коэффициенты для расчета расхода энергии свободноживущими птицами по данным хронометрирования их активности // Орнитол. М.: Изд-во Московского университета. Вып. 15. С. 63–72. – 1982. Методы изучения бюджетов времени и энергии у птиц // Бюджеты времени и энергии у птиц в природе. Тр. ЗИН АН СССР. Т. 113. С. 3–37.
- Иванкина Е.В., Ильина Т.А., Керимов А.Б., 1995. Изменчивость брачного наряда и стратегия привлечения самки: оценка пространственной организации рекламного поведения ярких и криптически окрашенных самцов мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*, Passeriformes; Aves) // Журн. общ. биол. Т. 56. № 6. С. 762–775. – 1996. Микроместообитания самцов мухоловки-пеструшки различной окраски в сезон размножения // Орнитол. М.: Изд-во Московского университета. Вып. 27. С. 168–175.
- Ильина Т.А., 1998. Оценка расхода энергии на вокализацию птиц // Орнитол. М.: Издательство Московского университета. Вып. 28. С. 240–241.
- Керимов А.Б., Иванкина Е.В., Шишкин В.С., 1994. Неустойчивый половой диморфизм и параметры размножения мухоловки-пеструшки // Орнитол. М.: Изд-во Московского университета. Вып. 26. С. 13–27.
- Плохинский Н.А., 1970. Биометрия. М.: Изд-во Московского университета. 368 с.
- Соколов Л.В., 1991. Филопатрия и дисперсия птиц / Ред. Паевский В.А. Л.: Изд-во Зоологического института АН СССР. 232 с. (Труды Зоол. ин-та АН СССР, т. 230).
- Шилов И.А., 1977. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд-во Московского университета. 262 с.
- Шилов И.А., 1997. Экология. М.: Высшая школа. 512 с.
- Alatalo R.V., Glynn C., Lundberg A., 1990. Singing rate and female attraction in the pied flycatcher: an experiment // Anim. Behav. V. 39. P. 601–603.
- Alatalo R.V., Lundberg A., Glynn C., 1986. Female pied flycatchers choose territory quality and not male characteristics // Nature. V. 323. P. 152–153.
- Brody S., 1945. Bioenergetics and growth. N. Y.: Reinhold. 1023 p.
- Carlson A., Moreno J., 1992. Cost of short flights in the willow tit measured with doubly labelled water // The Auk. V. 109. P. 389–393.
- Drost R., 1936. Uber das Brutkleid mannlicher Trauerfliegenfanger, *Muscicapa hypoleuca* // Der Vogelzug. B. 6. S. 179–186.
- Eriksson D., Wallin L., 1986. Male bird song attracts females – a field experiment // Behav. Ecol. Sociobiol. V. 19. P. 297–299.
- Gottlander K., 1987. Variation in the song rate of the male Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*: causes and consequences // Anim. Behav. V. 38. № 6. P. 1037–1043.
- Hanski I., Haila Y., 1988. Singing territories and home ranges of breeding Chaffinches: visual observation vs. radio-tracking // Ornis fennica. V. 65. № 3. P. 97–103.
- Ilyina T.A., Ivankina E.V., 2001. Seasonal variation of singing activity and relative effect of advertising behaviour of males with different plumage colour in the Pied Fly-

- catcher *Ficedula hypoleuca* // Acta Ornithologica. V. 36. № 1. P. 85–89.
- Ivankina E.V., Grinkov V.G., Kerimov A.B., 2001. Male colour type and lifetime breeding success in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* // Acta Ornithologica. V. 36. № 1. P. 91–96.
- Ivankina E.V., Ilyina T.A., Kerimov A.B., 2002. Temperature-dependent patterns in the energetics and advertising behaviour of differently coloured pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) males in the Moscow region // 23<sup>rd</sup> Int. Ornith. Congr. Abstract Volume. Beijing, China. August 11–17, 2002. P. 233.
- Ivankina E.V., Kerimov A.B., Grinkov V.G., 2003. Life-time effects of spring weather on phenotypic structure of a pied flycatcher population in the Moscow region // Die Vogelwarte. Bd. 42. H. 1–2. S. 89. (Abstract Volume 4<sup>th</sup> Conference of the European Ornithologists' Union. Chemnitz, Germany 16–21 August 2003).
- Jarvi J.T., Roskaft E., Bakken M., Zumsteg B., 1987. Evolution of variation in male secondary sexual characteristics. A test of eight hypotheses to pied flycatchers // Behav. Ecol. Sociobiol. 20: 161–169.
- Lampe H.M., Espmark Y.O., 1994. Song structure reflects male quality in pied flycatchers, *Ficedula hypoleuca* // Anim. Behav. V. 47. P. 869–876.
- Liffeld J.T., Slagsvold T., 1988. Female pied flycatchers, *Ficedula hypoleuca*, choose male characteristics in homogeneous habitats // Behav. Ecol. Sociobiol. V. 22. P. 27–36.
- Nudds R.L., Bryant D.M., 2000. The energetic cost of short flights in birds // J. Experim. Biology. V. 203. P. 1561–1572.
- Oberweger K., Goller F., 2001. The metabolic cost of bird-song production // J. Experim. Biology. V. 204. P. 3379–3388.
- Roskaft E., Jarvi T., Bakken M., Bech C., Reinertsen R.E., 1986. The relationship between social status and resting metabolic rate in great tits (*Parus major*) and pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca*) // Anim. Behav. V. 34. № 3. P. 838–842.
- Roskaft E., Jarvi T., Nyholm N.E.I., Virolainen M., Winkel W., Zang H., 1986a. Geographic variation in secondary sexual plumage colour characteristics of the male pied flycatcher // Ornis Scandinavica. V. 17. P. 293–298.
- Slagsvold T., Liffeld J.T., 1988. Plumage colour and sexual selection in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* // Anim. Behav. V. 36. P. 395–407.
- Tatner P., Bryant D.M., 1986. Flight cost of a small Passerine measured using doubly labelled water: implications for energetics studies // The Auk. V. 103. P. 169–180.
- Wiens J.A., Martin C.G., Holthaus W.R., Iwen F.A., 1970. Metronome timing in behavioural ecology studies // Ecology. V. 51. № 2. P. 350–352.

## ENERGY COST OF ADVERTISING BEHAVIOR IN MALES OF THE PIED FLYCATCHER (*FICEDULA HYPOLEUCA*) WITH DIFFERENT PLUMAGE COLOR

T. A. Il'ina

Faculty of Biology, Moscow State University, Moscow 119992, Russia

e-mail: iliyina@soil.msu.ru

The average level of singing activity in males of different *Ficedula hypoleuca* phenotypes ( $n = 101$ ) was similar. At the same time, their behavioral pattern was different. The metronome timing of 56 bachelor males (178 hours) was carried out. The average level of energy expenditures for each male in the daytime (without cost of thermoregulation) was calculated from the time budget using converting coefficients (Dolnik, 1980). The rate of energy expenditure was found to be higher in cryptically colored males (V–VII grades by Drost's scale) than in conspicuous ones (II–III grades) ( $2.5 \times BMR$  and  $2.1 \times BMR$ , correspondingly) mainly due to the heavier time expenses for flight activities (12% against 7.8% in conspicuous males). The pattern of behavior in males with the color type IV was intermediate. The more expensive style of advertising behavior in cryptically colored birds compensate their less attractive appearance than that in dark-colored males.