

УДК 574.36+591.16+598.288+504.5:661(470.5)

ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЕ ОЦЕНКИ РЕПРОДУКТИВНЫХ ЗАТРАТ МУХОЛОВКИ-ПЕСТРУШКИ *FICEDULA HYPOLEUCA* PALL. В УСЛОВИЯХ ПРОМЫШЛЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ СРЕДЫ

© 2012 г. Е. А. Бельский, В. С. Безель

Институт экологии растений и животных УрО РАН

620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

e-mail: belskii@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 05.05.2011 г.

По данным 20-летних наблюдений (1989–2008 гг.) проведен расчет затрат энергии на воспроизводство в локальных поселениях мухоловки-пеструшки в окрестностях Среднеуральского медеплавильного завода (г. Ревда, Свердловская обл.). Показано, что в условиях загрязнения общие затраты энергии на одного слетка мухоловки-пеструшки за гнездовой период увеличиваются в 1.2 раза по сравнению с фоновой территорией, что обусловлено ростом энергетических потерь (в 4.1 раза) в результате гибели части потомства (яиц, птенцов). Вариабельность средней энергетической “стоимости” слетка в зоне сильного загрязнения больше, чем на фоновой территории. Средние затраты энергии на слетка возрастают в годы с холодной погодой и при увеличении размера кладки.

Ключевые слова: репродукция, стоимость размножения, популяции, мухоловка-пеструшка, промышленное загрязнение, тяжелые металлы, Средний Урал.

Энергетика птиц бурно развивается в последние десятилетия. Современные инструментальные методы, а также расчет бюджетов времени и энергии позволяют успешно проводить энергетические исследования в природных условиях. Для ряда видов определена энергия, расходуемая на разные формы репродуктивного поведения и на разных стадиях гнездового цикла. Получены аллометрические зависимости, связывающие расход репродуктивной энергии с массой тела (Дольник, 1992, 1995, 1996; Kendeigh, 1970; Kendeigh et al., 1977). Энергетический подход к оценке репродуктивных затрат имеет преимущество перед традиционным учетом количества потомков. Репродуктивные показатели на разных стадиях гнездования разнородны (гнезда, яйца, птенцы), также неодинаковы усилия родителей на разных этапах цикла. Используя только количество индивидуумов, трудно сравнивать потери на отдельных стадиях гнездования (оставление кладок, гибель эмбрионов, птенцов), затраты у разных пар и локальных популяций, обитающих в разнообразных условиях среды. Такое сравнение становится возможным при использовании энергии – универсального эквивалента биологических процессов (Риклефс, 1979).

Данные по энергетическим затратам на воспроизводство позволяют анализировать стратегии размножения разных видов птиц и разных популяций одного вида (Дольник, 1995). Энергети-

ческая стоимость потомства определена для зяблика *Fringilla coelebs* (Популяционная экология зяблика, 1982), ряда водоплавающих и околоводных видов (Дольник, 1995; Накул, 2006). Однако затраты репродуктивной энергии, оцененные для отдельных пар, в полной мере не отражают затрат популяции на воспроизводство, поскольку не учитывают неуспешные попытки размножения. Кроме того, популяционная изменчивость затрат на воспроизводство остается малоисследованной (Дольник, 1995; Sanz et al., 1998). Вместе с тем местные условия (погодные, биотопические, кормовые) влияют на демографические характеристики (в том числе эффективность размножения) разных популяций. Увеличение смертности в локальных популяциях вследствие дефицита ресурсов характерно для пессимальных местообитаний (Паевский, 1985). К ним можно отнести территории, подверженные промышленному загрязнению. Здесь отмечено упрощение структуры фитоценозов, снижение биологической продуктивности на всех трофических уровнях и уменьшение экологической емкости местообитаний для большинства видов (Воробейчик и др., 1994; Черненкоова, 2002; Kozlov et al., 2009). У птиц, обитающих в подобных условиях, отмечены значительные репродуктивные потери: уменьшение величины кладки, увеличение доли брошенных кладок, смертности яиц и птенцов (Бельский и др., 1995а, б, 2005; Nyholm,

1994; Eeva, Lehtikoinen, 1995, 1996). Это должно выражаться в повышенных энергетических затратах локальной группировки на воспроизводство.

Цель настоящей работы – оценить вызванное промышленным загрязнением изменение энергетических затрат на выращивание одного слетка в локальных группировках мухоловки-пеструшки на Среднем Урале. В расчетах использованы собственные данные по изменению показателей воспроизводства и смертности этого вида в градиенте загрязнения среды, а также опубликованные оценки энергетических затрат на разных стадиях гнездового цикла (Дольник, 1995; Дольник, Дольник, 1981; Moreno, Carlson, 1989; Moreno, Sanz, 1994; Moreno et al., 1997). В природных условиях традиционный расчет затрат на размножающуюся пару затруднен, так как не все пары, оставившие гнездо по разным причинам, делают новое. При этом невозможно определить, является ли гнездо повторным у старой пары или же первым гнездом у поздно размножающейся новой пары. Использованный нами расчет средней для локальной группировки “стоимости” слетка позволяет обойти неопределенность, связанную с невозможностью учесть точное количество птиц, принимавших участие в размножении.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Многолетние наблюдения за размножением мухоловки-пеструшки в искусственных гнездовьях были проведены в Нижнесергинском, Первоуральском и Ревдинском районах Свердловской области. В окрестностях г. Ревды расположен Среднеуральский медеплавильный завод (СУМЗ) – мощный источник загрязнения среды полиметаллической пылью и диоксидом серы. Здесь наблюдается весь спектр переходных стадий от почти ненарушенных лесных сообществ до крайней степени их деградации на техногенной пустоши (Воробейчик и др., 1994). Вдоль градиента загрязнения выделены три зоны токсической нагрузки: импактная (сильное загрязнение, до 3 км от завода), буферная (умеренное загрязнение, 3–15 км) и фоновая (загрязнение на уровне регионального фона, дальше 15 км в западном направлении, противоположном преобладающим ветрам). При зонировании использованы состояние лесных фитоценозов, а также содержание тяжелых металлов в почве (горизонт А1, экстракция 5%-ной HNO_3). Концентрация Cu (среднее \pm SE, мкг/г воздушно-сухой массы почвы) составила 86.9 ± 7.6 ($n = 32$) в фоновой зоне, 862.4 ± 63.9 ($n = 42$) – в буферной и 3769.6 ± 151.9 ($n = 47$) – в импактной; Pb – 67.3 ± 4.9 , 283.2 ± 14.1 и 639.1 ± 43.2 мкг/г соответственно (Бельский и др., 2005).

В каждой зоне заложено по 3–4 площадки с искусственными гнездовьями (всего 11), заселяв-

шимися в основном мухоловкой-пеструшкой. Этот вид – перелетный, на местах гнездования на Среднем Урале появляется в начале мая, имеет один цикл размножения за сезон. Начало откладки яиц приходится на вторую половину мая. Массовый вылет птенцов происходит в третьей декаде июня, в поздних гнездах – вплоть до середины июля. После вылета из гнезда выводки начинают кочевать, покидая гнездовые участки.

Ежегодно в 1989–2008 гг. при регулярных проверках занятых гнездовий регистрировали размер кладки, количество птенцов после вылупления и перед вылетом. В случае отхода птенцов определяли возраст их гибели. Для определения массы гнездового материала часть гнезд ($n = 129$) была взвешена после завершения гнездования (без фекалий и остатков корма).

Энергетические затраты животных могут быть выражены как в абсолютных величинах (кДж/сут), так и в относительных – единицах базального метаболизма (БМ) (Дольник, 1995). Базальный метаболизм – это энергия фундаментальных физиологических процессов самоподдержания организма в неактивном состоянии (в темноте), при отсутствии переваривания пищи, без затрат на терморегуляцию и продукцию (рост, размножение, линька). Представление затрат в единицах БМ удобно в случаях экстраполяции с одних видов на другие, поскольку однотипные формы активности (полет, бег и др.) находятся в одинаковой зависимости от величины БМ у всех птиц (Дольник, 1995). Величина единицы БМ (BMR) у мухоловки-пеструшки в природных условиях рассчитана исходя из потребления кислорода $2.92 \text{ мл O}_2/(\text{г массы тела} \cdot \text{ч})$, определенно-го методом дважды меченной воды (Moreno, Carlson, 1989; Moreno, Sanz, 1994). Поскольку потребление 1 л O_2 сопровождается выделением 20 кДж энергии (Schmidt-Nielsen, 1990), то при средней массе тела самок и самцов мухоловки-пеструшки на Среднем Урале в 13.45 г и 12.59 г величина одной единицы БМ равна соответственно 18.85 и 17.64 кДж/сут (в среднем для обоих полов 18.25 кДж/сут). Интенсивность метаболизма птиц, по-видимому, не зависит от уровня загрязнения местообитаний (Eeva et al., 2003). Поэтому мы использовали одну и ту же величину БМ для птиц из всех зон токсической нагрузки. Есть и другие оценки величины БМ (Гаврилов и др., 1996; Бушуев, 2009), однако эти авторы не измеряли другие интересующие нас показатели.

В расчетах использованы гнезда мухоловки-пеструшки, где было отложено хотя бы одно яйцо, включая брошенные кладки. Для каждого гнезда рассчитали энергию, направленную на выращивание потомства, которая включает строительство гнезда, синтез и инкубацию яиц, а также выкармливание птенцов. Первые три статьи рас-

хода — это затраты только самки, последняя — обоих родителей. Суммарные затраты локальной группировки (все гнезда конкретной зоны загряз-

нения) разделили на общее количество слетков. В результате получили среднюю энергетическую “стоимость” одного слетка (кДж):

$$C_{fl} = \frac{\sum PE_{nest} + \sum PE_{egg} N_{egg} + \sum PE_{inc} + \sum PE_{fl} N_{fl} + \sum PE_d N_d}{\sum N_{fl}},$$

где C_{fl} — общие затраты продуктивной энергии на одного слетка в конкретной локальной группировке; PE_{nest} — продуктивная энергия строительства гнезда; PE_{egg} — продуктивная энергия синтеза яйца; N_{egg} — количество яиц в кладке; PE_{inc} — продуктивная энергия инкубации кладки; PE_{fl} — продуктивная энергия выкармливания птенца до вылета из гнезда; N_{fl} — количество слетков в гнезде; PE_d — продуктивная энергия выкармливания птенца до дня гибели; N_d — количество погибших птенцов.

Расчет продуктивной энергии размножения у мухоловки-пеструшки проведен в следующей последовательности:

1. Постройка гнезда. Масса гнезда (M_{nest}) мухоловки-пеструшки составила (среднее \pm SE) 44.3 ± 1.8 г ($n = 46$) в фоновой, 27.3 ± 2.2 г (20) — в буферной и 35.7 ± 1.7 г (63) — в импактной зонах. Затраты энергии на постройку 1 г гнезда у воробьиных в среднем равны 0.09 БМ (Дольник, 1995), т.е. у мухоловки-пеструшки в нашем районе 1.64 кДж. Следовательно, общая продуктивная энергия строительства гнезда $PE_{nest} = 1.64 \times M_{nest}$.

2. Синтез яиц. Количество энергии в яйце мухоловки-пеструшки рассчитали как произведение его массы на удельное содержание энергии, равное 4.98 кДж/г сырой массы, включая скорлупу (Ojanen, 1983). Исходя из среднего объема яиц в каждой зоне загрязнения (Бельский и др., 1995a) и их плотности со скорлупой, равной 1.06 г/см³ (Rahn, Paganelli, 1989), определили среднюю массу яйца: 1.71 ± 0.01 г — в фоновой, 1.76 ± 0.02 г — буферной и 1.66 ± 0.02 г — импактной зонах. Так как эффективность синтеза яйца составляет 70% (King, 1973), то продуктивная энергия формирования одного яйца PE_{egg} равна в среднем 12.16 ± 0.04 кДж в фоновой, 12.49 ± 0.11 кДж — буферной и 11.80 ± 0.12 кДж — импактной зонах.

3. Инкубация яиц. Затраты на инкубацию кладки и самоподдержание (DEE_{inc} , кДж/сут) у самок мухоловки-пеструшки, измеренные методом дважды меченной воды, составляют:

$$DEE_{inc} = 15.38 + 9.32 \times N_{egg} \text{ (Moreno, Sanz, 1994).}$$

Затраты на самоподдержание во время инкубации у самок мухоловок (на примере *Empidonax minimus* и *E. trailii*, Tyrannidae) в среднем равны 1.74 БМ (Дольник, 1995), в нашем случае — 32.7 кДж/сут. Поскольку нас интересует только

энергия инкубации, мы вычли энергию самоподдержания из DEE_{inc} . Общая продуктивная энергия инкубации кладки PE_{inc} рассчитана исходя из средней длительности насиживания, равной 14 сут.

4. Выкармливание птенцов. Измерения энергетической стоимости выкармливания птенцов мухоловки-пеструшки были выполнены в Испании методом дважды меченной воды (Moreno et al., 1997). В выводках (4.2–4.6 птенца) в возрасте 13 дней на выкармливание птенца со средней массой 12.83 г родители расходуют 14.73 кДж/сут (без затрат на самоподдержание), или 0.87 БМ (для испанской популяции мухоловки-пеструшки 1 БМ = 16.95 кДж/сут; Moreno et al., 1997). Соответственно затраты на выкармливание одного птенца на Среднем Урале для нашего случая составляют 15.86 кДж/сут. Расходы энергии на выкармливание у разных видов зависят от возраста птенцов у пустельги *Falco tinnunculus* (Deerenberg et al., 1995) и скворца *Sturnus vulgaris* (Ricklefs, Williams, 1984), но не зависят у большой синицы (Sanz, Tinbergen, 1999), обыкновенной каменки *Oenanthe oenanthe* (Moreno, 1989) и мухоловки-пеструшки (Moreno et al., 1997). При средней продолжительности пребывания птенцов в гнезде 15 дней затраты родителей на выкармливание одного птенца до вылета из гнезда PE_{fl} равны 237.8 кДж. Затраты на погибших птенцов PE_d равны произведению 15.86 кДж/сут на возраст их гибели.

При расчете распределения потерь по стадиям гнездового цикла учитывали, что в результате гибели яиц оказываются напрасными не только затраты на их инкубацию, но и их синтез, а в случае гибели всей кладки также и затраты на постройку гнезда. Аналогично в потери на стадии выкармливания включены не только затраты на кормление птенцов до дня их гибели, но и затраты на синтез и инкубацию яиц, из которых они вылупились.

Значимость различий между зонами загрязнения оценивали с помощью критериев Краскела-Уоллиса и Манна-Уитни. Распределения затрат энергии по стадиям гнездования в разных зонах сравнивали с использованием критерия χ^2 . Для выявления связи между переменными применяли линейную корреляцию Пирсона. Учетной единицей служили средние показатели для определенного года в конкретной зоне загрязнения. Зависимость затрат энергии от ряда переменных

Затраты продуктивной энергии на одного слетка в локальных группировках мухоловки-пеструшки из разных зон загрязнения на Среднем Урале, распределение общих затрат и энергетических потерь по стадиям гнездового цикла (среднее \pm SE)

Показатель, стадия гнездового цикла	Зона загрязнения (количество лет наблюдений)		
	фоновая (20)	буферная (18)	импактная (19)
Затраты продуктивной энергии на одного слетка, кДж/сезон			
Общие затраты	384.1 \pm 5.5	395.8 \pm 9.0	465.0 \pm 21.3**
Энергетические потери	28.5 \pm 5.2	46.2 \pm 8.7*	116.7 \pm 20.1**
Распределение общих затрат по стадиям гнездового цикла, %			
Строительство гнезда	3.7 \pm 0.1	2.7 \pm 0.1	7.2 \pm 1.0
Синтез яиц	3.8 \pm 0.1	4.2 \pm 0.1	5.5 \pm 0.5
Инкубация яиц	28.2 \pm 0.3	29.8 \pm 0.6	28.8 \pm 0.9
Выкармливание птенцов	64.3 \pm 0.5	63.3 \pm 0.7	58.5 \pm 0.9
Распределение энергетических потерь по стадиям гнездового цикла, %			
Строительство гнезд и откладка яиц	5.6 \pm 1.4	2.3 \pm 0.8	10.5 \pm 3.3
Инкубация яиц	42.6 \pm 3.3	51.2 \pm 6.1	51.0 \pm 4.9
Выкармливание птенцов	51.8 \pm 3.7	46.5 \pm 6.2	38.5 \pm 5.8

Примечание. * – отличия от фонового показателя значимы при $p < 0.05$ (тест Манна-Уитни); ** – $p < 0.001$.

оценили с помощью пошаговой линейной регрессии.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Мы рассматривали два показателя: 1) общие затраты энергии локальной группировкой на одного слетка (объединяя траты на выжившее и погибшее потомство); 2) энергетические потери группировки в расчете на слетка в результате гибели части потомства (брошенные гнезда с кладками, синтез и инкубация яиц с погибшими эмбрионами, выкармливание птенцов, не доживших до вылета).

Расчеты показали значимое изменение общих затрат продуктивной энергии на одного слетка мухоловки-пеструшки в градиенте загрязнения (см. таблицу, тест Краскела-Уоллиса $H = 24.66$, $df = 2$, $n = 57$, $p < 0.001$). В зоне сильного загрязнения общие затраты на каждого слетка возрастают в 1.2 раза по сравнению с фоновой (тест Манна-Уитни $U = 29$, $df = 38$, $p < 0.001$) и буферной ($U = 48$, $df = 36$, $p < 0.001$) зонами. Эти показатели в буферной и фоновой зонах не различаются ($U = 128$, $df = 37$, $p = 0.13$). Влияние промышленного загрязнения среды более четко проявляется в энергетических потерях. Общая величина потерь на слетка значимо различается в разных зонах загрязнения ($H = 31.41$, $df = 2$, $n = 57$, $p < 0.001$). Потери в буферной зоне в 1.6 раза, а в импактной – в 4.1 раза больше, чем в фоновой (см. таблицу, соответственно $U = 100$, $df = 37$, $p = 0.019$ и $U = 12$, $df = 38$, $p < 0.001$). Различие

между буферной и импактной зонами составляет 2.5 раза ($U = 36$, $df = 36$, $p < 0.001$).

Анализ распределения затрат продуктивной энергии по стадиям гнездового цикла показал, что наибольшие траты связаны с выкармливанием птенцов (см. таблицу). Примерно вдвое меньше энергии расходуется на инкубацию кладки. Наименьшей энергии требуют синтез яиц и строительство гнезд. В условиях сильного загрязнения по сравнению с контролем возрастают относительные затраты на постройку гнезд (в 1.9 раза) и синтез яиц (в 1.4 раза). Доля энергии, расходуемой на выкармливание птенцов, уменьшается незначительно (в 1.1 раза). Тем не менее распределение затрат энергии по стадиям гнездования в фоновой и импактной зонах не различались: $\chi^2 = 2.77$, $df = 3$, $p = 0.43$.

Распределение энергетических потерь по стадиям гнездового цикла отличается от распределения общих затрат (см. таблицу): в фоновой зоне – $\chi^2 = 10.27$, $df = 2$, $p = 0.006$, в буферной – $\chi^2 = 22.97$, $p < 0.001$, в импактной – $\chi^2 = 24.09$, $p < 0.001$. В то время как общие затраты на инкубацию составляют не более 30 % энергии на выращивание потомства, потери на этой стадии достигают 40–50% общих потерь. На фоновой территории потери на стадии выкармливания птенцов больше, чем в период инкубации, в буферной зоне они примерно равны. В импактной зоне энергия, теряемая за счет отхода яиц, относительно больше, чем вследствие гибели птенцов. Потери, обусловленные оставлением самками гнезд на стадии откладки яиц, в импактной зоне также больше, чем на остальных участках (см. таблицу).



Межгодовая изменчивость средних энергетических затрат на слетка мухоловки-пеструшки в фоновой (1), буферной (2) и импактной (3) зонах загрязнения.

Изменение структуры потерь в градиенте загрязнения статистически значимо ($\chi^2 = 8.24$, $df = 2$, $p = 0.016$).

Если структуру потерь рассчитать по погибшим индивидуумам (яйцам, птенцам), то она будет отличаться от приведенной выше. В фоновой зоне на стадиях откладки приходится 19.7% потерь, инкубации — 50.7%, выкармливания птенцов — 29.6%. В то же время относительные потери энергии наиболее велики на последней стадии (см. таблицу). На других участках доля энергетических потерь за счет гибели птенцов также больше, чем при расчете по количеству потомков.

Анализ межгодовой изменчивости общих энергетических затрат на слетка за 20 лет наблюдений показал значительное увеличение их амплитуды в зоне сильного загрязнения по сравнению с остальными участками (см. рисунок). Максимальные величины затрат достигали 804.6 кДж/сезон в импактной, 524.9 кДж/сезон — в буферной и 476.2 кДж/сезон — в фоновой зонах при сходном на всех участках нижнем их пределе (348–387 кДж/сезон). Коэффициент вариации ($\pm SE$) этого показателя в импактной зоне ($20.0 \pm 3.5\%$) также больше, чем в буферной ($9.6 \pm 1.7\%$) и фоновой ($6.3 \pm 1.0\%$). Межгодовая динамика общих затрат была сходной в фоновой и буферной зонах: коэффициент линейной корреляции $r = 0.83 \pm 0.14$, $p < 0.001$. Не связаны друг с другом затраты в импактной и буферной зонах ($r = 0.03 \pm 0.26$), а также в импактной и фоновой ($r = -0.004 \pm 0.243$). Цикличность в динамике энергетических затрат птиц не проявляется (см. рисунок).

По многолетним данным для каждой зоны загрязнения была проанализирована зависимость общих энергетических затрат и потерь на слетка мухоловки-пеструшки от 1) величины кладки,

2) сроков размножения (медианы даты начала кладки) и 3) средней температуры мая и июня — периода массового гнездования. Учетной единицей служили средние показатели для конкретного года в каждой зоне загрязнения. Поскольку величина кладки тесно связана с датой ее начала (коэффициент линейной корреляции $r = -0.65$, $n = 56$, $p < 0.001$), сроки размножения были исключены из модели. Множественный регрессионный анализ с пошаговым включением переменных показал, что в фоновой зоне величина общих затрат энергии на слетка отрицательно зависела от температуры мая и июня (стандартизованный коэффициент регрессии $\beta = -0.48 \pm 0.21$, $p = 0.03$), а также (на уровне тенденции) от величины кладки ($\beta = 0.44 \pm 0.21$, $p = 0.053$). Эти факторы объясняли соответственно 24% и 21% дисперсии зависимой переменной (квадрат частной корреляции). В буферной зоне затраты птиц на уровне тенденции связаны только с температурой гнездового сезона ($\beta = -0.44 \pm 0.22$, $p = 0.067$, 19% дисперсии). В импактной зоне на затраты птиц также влияла средняя температура мая и июня ($\beta = 0.49 \pm 0.21$, $p = 0.033$, 26% дисперсии). Величина энергетических потерь в фоновой зоне отрицательно зависела от температуры мая и июня ($\beta = -0.48 \pm 0.21$, $p = 0.036$, 23% дисперсии), а также на уровне тенденции от величины кладки ($\beta = 0.41 \pm 0.21$, $p = 0.069$). В импактной зоне величина потерь положительно связана с температурой сезона ($\beta = 0.49 \pm 0.21$, $p = 0.033$, 25% дисперсии).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Распределение затрат продуктивной энергии по стадиям гнездового цикла характеризуется наибольшим расходом энергии родителями в период выкармливания птенцов (см. таблицу). Это объясняется максимальной двигательной активностью взрослых птиц в данный период. Относительное уменьшение затрат на выкармливание птенцов в импактной зоне по сравнению с фоновой связано с сокращением количества птенцов в гнезде. Напротив, расходы на синтез яиц и особенно на постройку гнезд в зоне сильного загрязнения больше, чем в фоновой. Такое перераспределение затрат энергии — результат увеличения доли брошенных незаконченных кладок с $5.2 \pm 0.7\%$ ($n = 911$ гнезд) на фоновой территории до $18.5 \pm 2.3\%$ ($n = 276$) в импактной (Бельский, 2010). Этот факт объясняет изменение структуры энергетических потерь в условиях загрязнения за счет увеличения затрат на строительство гнезд и синтез яиц.

Общие энергетические затраты на слетка мухоловки-пеструшки растут с увеличением загрязнения, что связано с возрастанием величины энергетических потерь. Важно, что если не учи-

тывать гибель гнезд, яиц и птенцов, то затраты на слетка оказываются сходными на всех сравниваемых участках: 345–353 кДж/сезон. По-видимому, эта величина, приблизительно равная 19 БМ, соответствует видоспецифичному нижнему пределу “стоимости” одного слетка в условиях Среднего Урала. Полученная величина больше, чем “стоимость” потомка у зяблика, равная 9.1 БМ (Дольник, 1992). Отличия между видами, очевидно, связаны с особенностями их экологии. Виды, добывающие подвижную добычу, в том числе в полете (мухоловки), расходуют на кормежку больше энергии, чем собиратели (зяблик).

Вывод об увеличении затрат энергии на воспроизводство птиц в зоне техногенного воздействия не был неожиданным и согласуется с полученными ранее данными о смертности потомства в условиях химического загрязнения среды (Nyholm, 1994; Eeva et al., 1995, 1996; Бельский и др., 1995а, б, 2005). Использованный нами перевод разнородных показателей в энергетический эквивалент обеспечил корректное сравнение репродуктивных усилий и позволил выявить тонкие различия между локальными группировками. Так, средние репродуктивные показатели (величины кладки и выводка) мухоловки-пеструшки (Бельский и др., 1995а, б, 2005) и средние затраты на слетка в буферной зоне не отличаются от фоновых. Однако величина энергетических потерь в буферной зоне значимо больше, чем в фоновой. Это наглядно иллюстрирует увеличение смертности потомства мухоловки-пеструшки при рассмотренных нами промежуточных уровнях токсической нагрузки.

Новизна предлагаемого подхода заключается и в более корректном сравнении потерь на разных стадиях гнездования. По традиции орнитологи, выражая отход яиц и птенцов в единицах или процентах от количества отложенных яиц (Паевский, 1985), невольно уравнивают затраты родителей на заботу о яйцах и птенцах. Использованный нами подход направлен на учет всей энергии, вкладываемой в потомка с начала гнездования. Для яйца с погибшим эмбрионом это затраты на синтез и инкубацию, для погибшего птенца — дополнительно затраты на выкармливание до дня гибели. Таким образом, учет прогрессирующего увеличения “стоимости” потомка по мере его развития позволяет более адекватно отразить динамику репродуктивных потерь в течение всего гнездового цикла.

Увеличение вариабельности энергетической “стоимости” слетка в зоне сильного загрязнения может свидетельствовать о дестабилизации условий среды в условиях техногенного воздействия. Возрастание средней величины и изменчивости затрат на воспроизводство позволяет характеризовать импактные территории как пессимальные для ряда видов птиц.

Анализ связи затрат на размножение мухоловки-пеструшки с рядом переменных показал, что основное влияние на энергетическую “стоимость” слетка оказывает погода. Отрицательная корреляция средних затрат с температурой гнездового периода на фоновой территории отражает влияние температуры воздуха на физиологические процессы в организме птиц и состояние кормовой базы. С понижением температуры и вызванным им снижением активности беспозвоночных (кормовых объектов) увеличиваются затраты на кормодобывание. Это приводит к возрастанию затрат и потерь энергии при размножении в холодные годы. Противоположная связь в импактной зоне (увеличение затрат и потерь в теплые сезоны), по-видимому, отражает локальную специфику фенологических явлений. С одной стороны, для загрязненных участков характерны более ранние по сравнению с фоновой территорией сход снега весной и начало вегетации (Kozlov et al., 2007). Раннее начало вегетации должно приводить к сдвигам фенологии насекомых-фитофагов, составляющих основу рациона мухоловки-пеструшки. В то же время сроки начала размножения мухоловки-пеструшки в импактной зоне отстают от контрольных — в разные годы разность составляла от 1 до 12 дней, в среднем 5.8 ± 0.7 дня (Бельский, 2010). В естественных условиях период максимальной потребности насекомоядных птиц в корме приурочен к пику численности фитофагов. Видимо, на загрязненной территории период размножения мухоловки-пеструшки запаздывает по отношению к пику обилия корма. В теплые годы развитие личинок фитофагов ускоряется, и временной разрыв между потребностями птиц в корме и его доступностью увеличивается. В результате репродуктивные потери мухоловки-пеструшки в зоне сильного загрязнения возрастают. Подобное нарушение синхронности развития кормовой базы и сроков размножения перелетных птиц в условиях потепления климата привело к снижению успеха размножения и численности некоторых видов воробьиных в Западной Европе (Visser et al., 2006; Both et al., 2010).

Положительная связь репродуктивных затрат с величиной кладки в фоновой зоне согласуется с известным фактом, что наиболее продуктивными (по числу слетков) у птиц обычно оказываются кладки не максимального, а модального (или несколько большего) размера. С увеличением величины кладки выше оптимального уровня повышается смертность птенцов, особенно при неблагоприятных условиях среды (Klomp, 1970; Паевский, 1985; Зимин, 1988).

Таким образом, повышенная энергетическая “стоимость” потомства у мухоловки-пеструшки на загрязненных территориях отражает общие неблагоприятные условия существования и ограни-

чивает возможности самоподдержания локальных группировок этого вида. Низкая эффективность воспроизводства мухоловки-пеструшки в импактных зонах (Бельский и др., 1995б, 2005) свидетельствует о том, что длительное существование поселений этого вида в нарушенных местообитаниях невозможно без постоянного пополнения извне.

Авторы благодарят Е.Л. Воробейчика и рецензентов за внимательное прочтение рукописи и ценные замечания. Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 10-04-00146), Программы развития ведущих научных школ (НШ-5325.2012.4) и Президиума УрО РАН (12-М-23457-2041).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бельский Е.А. Экология птиц импактных регионов: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. ИЭРиЖ УрО РАН. Екатеринбург, 2010.
- Бельский Е.А., Безель В.С., Поленц Э.А. Ранние стадии гнездового периода птиц-дуплогнездящих в условиях техногенного загрязнения // Экология. 1995а. № 1. С. 46–52. [Belskii E.A., Bezel V.S., Polents E.A. Early stages of the nesting period of hollow-nesting birds under conditions of industrial pollution // Rus. J. of Ecology. 1995а. V. 26. № 1. P. 38–43].
- Бельский Е.А., Безель В.С., Ляхов А.Г. Характеристика репродуктивных показателей птиц-дуплогнездящих в условиях техногенного загрязнения // Экология. 1995б. № 2. С. 146–152. [Belskii E.A., Bezel V.S., Lyakhov A.G. Characteristics of the reproductive indices of birds nesting in tree hollows under conditions of technogenic pollution // Rus. J. of Ecology. 1995b. V. 26. № 2. P. 126–131].
- Бельский Е.А., Лугаськова Н.В., Карфидова А.А. Репродуктивные показатели мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* Pall. и морфофизиологические характеристики ее птенцов в условиях техногенного загрязнения местообитаний // Экология. 2005. № 5. С. 362–369. [Belskii E.A., Lugas'kova N.V., Karfidova A.A. Reproductive Parameters of Adult Birds and Morphophysiological Characteristics of Chicks in the Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca* Pall.) in Technogenically Polluted Habitats // Rus. J. of Ecology. 2005. V. 36. № 5. P. 329–335].
- Бушуев А.В. Факторы вариации уровня метаболизма покоя птенцов мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. МГУ. М., 2009.
- Воробейчик Е.Л., Садыков О.Ф., Фарафонов М.Г. Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем. Екатеринбург: Наука, 1994. 280 с.
- Гаврилов В.М., Керимов А.Б., Александров Л.И. и др. Энергетика, морфофизиологическая разнокачественность особей и структура популяций у птиц. II. Энергетика, морфофизиологическая разнокачественность особей и структура популяций у мухоловки-пеструшки // Орнитология. М.: Изд-во МГУ, 1996. Вып. 27. С. 74–97.
- Дольник В.Р. Полные затраты продуктивной энергии на размножение у птиц // Экология. 1992. № 3. С. 58–65.
- Дольник В.Р. Ресурсы времени и энергии у птиц в природе. СПб.: Наука, 1995. 360 с.
- Дольник В.Р. Воробьиные птицы как энергетический феномен // Журн. общ. биол. 1996. Т. 57. № 5. С. 533–557.
- Дольник Т.В., Дольник В.Р. Зависимость массы яйца, кладки, продукции и продуктивной энергии самок воробьиных птиц от массы их тела // Экология. 1981. № 5. С. 45–51.
- Зимин В.Б. Экология воробьиных птиц Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1988. 184 с.
- Накул Г.Л. Размещение и экология чайковых птиц в Малоземельской тундре: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2006.
- Паевский В.А. Демография птиц. Л.: Наука, 1985. 285 с.
- Популяционная экология зяблика. Л.: Наука, 1982. 302 с.
- Риклефс Р. Основы общей экологии. М.: Мир, 1979. 424 с.
- Черненко Т.В. Реакция лесной растительности на промышленное загрязнение. М.: Наука, 2002. 191 с.
- Both C., Van Turnhout C.A.M., Bijlsma R.G. et al. Avian population consequences of climate change are most severe for long-distance migrants in seasonal habitats // Proc. R. Soc. B. 2010. V. 277. P. 1259–1266.
- Deerenberg C., Penn I., Dijkstra C. et al. Parental energy expenditure in relation to manipulated brood size in the European kestrel *Falco tinnunculus* // Zoology, Analysis of Complex Systems. 1995. V. 99. P. 33–47.
- Eeva T., Lehikoinen E. Egg shell quality, clutch size and hatching success of the great tit (*Parus major*) and the pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) in an air pollution gradient // Oecologia. 1995. V. 102. P. 312–323.
- Eeva T., Lehikoinen E. Growth and mortality of nestling great tits (*Parus major*) and pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca*) in a heavy metal pollution gradient // Oecologia. 1996. V. 108. P. 631–639.
- Eeva T., Lehikoinen E., Nikinmaa M. Pollution-induced nutritional stress in nestling birds: an experimental study of direct and indirect effects // Ecological Applications. 2003. V. 13. P. 1242–1249.
- Kendeigh S.C. Energy requirements for existence in relation to size of bird // Condor. 1970. V. 72. № 1. P. 60–65.
- Kendeigh S.C., Dolnik V.R., Gavrilov V.M. Avian energetics // Granivorous birds in ecosystems. Eds J. Pinnowski, S.C. Kendeigh. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1977. P. 127–204.
- King J.R. Energetics of reproduction in birds // Breeding biology of birds. Ed. D.S. Farner. Washington: DC. Natn. Acad. Sci., 1973. P. 78–107.
- Klomp H. The determination of clutch-size in birds. A review // Ardea. 1970. № 1–2. P. 1–124.
- Kozlov M.V., Eränen J.K., Zverev V.E. Budburst phenology of white birch in industrially polluted areas // Environmental Pollution. 2007. V. 148. P. 125–131.
- Kozlov M.V., Zvereva E.L., Zverev V.E. Impacts of point polluters on terrestrial biota. Dordrecht–Heidelberg–London–New York: Springer, 2009. 466 p.
- Moreno J. Variation in daily energy expenditure in nesting Northern Wheatears *Oenanthe oenanthe* // Auk. 1989. V. 106. P. 18–25.

- Moreno J., Carlson A.* Clutch size and the cost of incubation in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* // *Ornis Scandinavica*. 1989. V. 20. P. 123–128.
- Moreno J., Potti J., Merino S.* Parental energy expenditure and offspring size in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* // *Oikos*. 1997. V. 79. P. 559–567.
- Moreno J., Sanz J.J.* The relationship between the energy expenditure during incubation and clutch size in the Pied Flycatcher // *J. of Avian Biology*. 1994. V. 25. P. 125–130.
- Nyholm N.E.I.* Heavy metals tissue levels, impact on breeding and nestling development in natural populations of pied flycatcher (Aves) in the pollution gradient from a smelter // *Ecotoxicology of soil organisms*. Lewis Publishers, 1994. P. 373–382.
- Ojanen M.* Composition of the eggs of great tit *Parus major* and pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* // *Ann. Zool. Fennici*. 1983. V. 20. P. 57–63.
- Rahn H., Paganelli C.V.* The initial density of avian eggs derived from the tables of Schönwetter // *J. für Ornithologie*. 1989. Bd. 130. № 2. S. 207–216.
- Ricklefs R.F., Williams J.B.* Daily energy expenditure and water turnover rate of adult European starlings (*Sturnus vulgaris*) during the nesting cycle // *Auk*. 1984. V. 101. P. 707–716.
- Sanz J.J., Tinbergen J.M.* Energy expenditure, nestling age, and brood size: an experimental study of parental behavior in the great tit *Parus major* // *Behavioral Ecology*. 1999. V. 10. № 5. P. 598–606.
- Sanz J.J., Tinbergen J.M., Orell M., Rytönen S.* Daily energy expenditure during brood rearing of great tits *Parus major* in northern Finland // *Ardea*. 1998. V. 86. P. 101–107.
- Schmidt-Nielsen K.* Animal physiology: adaptation and environment. New York: Cambridge Univ. Press, 1990. 581 p.
- Visser M.E., Holleman L.J.M., Gienapp P.* Shifts in caterpillar biomass phenology due to climate change and its impact on the breeding biology of an insectivorous bird // *Oecologia*. 2006. V. 147. P. 167–172.