УДК 598.288.7:57.017.55

К ВОПРОСУ О ПЕРВИЧНОМ СООТНОШЕНИИ ПОЛОВ У МУХОЛОВКИ-ПЕСТРУШКИ (*FICEDULA HYPOLEUCA*)

© 2024 г. А. В. Артемьев^а, * В. Н. Вепринцев^б, Н. А. Карпеченко^с

^аИнститут биологии – обособленное подразделение ФГБУН ФИЦ “Карельский научный центр РАН”,
Россия, 185610, Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11

^бФилиал ФБУ “Российский центр защиты леса” – “Центр защиты леса Воронежской области”,
Россия, 394087, Воронеж, ул. Ломоносова, д. 105

^сФГБНУ “Всероссийский научно-исследовательский институт сахарной свеклы и сахара им. А.Л. Мазлумова”,
Россия, 396030, Воронежская обл., Рамонский район, пос. ВНИИСС

*e-mail: ficedul@gmail.com

Поступила в редакцию 12.05.2023 г.

После доработки 22.11.2023 г.

Принята к публикации 27.11.2023 г.

Дана оценка первичного соотношения полов в локальной популяции мухоловки-пеструшки в Южной Карелии (Россия) и проанализированы его вариации в выводках в зависимости от особенностей гнездования и характеристик родителей. В 30 обследованных в 2012 г. кладках доля самцов не отличалась от доли самок и составляла 50.8% от общего числа отложенных яиц ($n = 199$), хотя в отдельных гнездах она варьировала от 14.3% до 85.7%. Выявлена слабая положительная корреляция доли самцов в гнезде со сроками гнездования и орнаментацией перьев, формирующих белое пятно на крыле самца (первого третьестепенного махового и 5–6-го больших верхних кроющих второстепенных маховых), и отрицательная – с длиной крыла и третьего первостепенного махового пера самки. Анализ с использованием общих линейных моделей показал значимую связь первичного соотношения полов в выводке только с длиной третьего первостепенного махового пера самки. Обсуждены возможные механизмы изменения соотношения полов в выводках.

Ключевые слова: первичное соотношение полов, мухоловка-пеструшка, *Ficedula hypoleuca*

DOI: 10.31857/S0367059724020041 **EDN:** DKSISO

Проблема соотношения полов в популяциях птиц издавна привлекает внимание исследователей [1, 2]. К настоящему времени накоплен большой фактический материал по вторичному и третичному соотношению полов в популяциях представителей разных систематических групп, но данные по их первичному соотношению ограничены значительно меньшим числом видов, на что неоднократно обращали внимание авторы обзоров по этой теме [3–8]. Э. Майр [1] в свое время отмечал, что первичное соотношение полов у диких птиц легко оценить, поскольку оно равняется вторичному соотношению полов в тех выводках, где птенцы вылупились из всех яиц. Но даже в последние десятилетия накопление таких сведений идет медленно, несмотря на то, что с появлением молекулярно-генетических методов определения пола сбор материала стал более простым и неинвазивным [4, 7, 9]. Мухоловка-пеструшка является одним из наиболее популярных объектов популяционно-экологических исследований, однако дан-

ных по первичному соотношению полов у этого вида до настоящего времени не получено, хотя у близкородственного вида мухоловки-белошейки (*Ficedula albicollis*) его вариации исследовали в четырех европейских популяциях [10–13].

Интерес к этой проблеме связан с дискуссией о способности птиц регулировать первичное соотношение полов. С появлением обзора Э. Майра [1], обратившего внимание на сильные перекосы в первичном соотношении полов у разных видов птиц, ведутся углубленные исследования в этом направлении. К настоящему времени очерчен довольно широкий круг факторов, оказывающих влияние на соотношение полов при оплодотворении. К их числу относятся: сроки размножения, величина кладки и очередность откладки яиц, качество местообитания и кормовая база, концентрация стероидных гормонов в крови самки во время овуляции, а также ее физическое состояние и возраст; характеристики партнера, в первую очередь связанные с его привлекатель-

ностью для самки [3–7, 9, 14–20]. Авторы большинства обзоров отмечают, что действие этих факторов установлено на ограниченном числе видов, а полученные результаты нередко существенно различаются не только между видами, но и между популяциями одного вида. Пока не выяснены механизмы действия этих факторов и не раскрыта их иерархия, нет единого мнения и относительно способности самки регулировать пол потомков на стадии формирования ооцитов.

Цель настоящей работы – оценка первичного соотношения полов у мухоловки-пеструшки и проверка его связей с рядом факторов, действие которых обнаружено на других видах птиц.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собран в 2012 г. на стационаре Маячино ИБ КарНЦ РАН, расположенном на юге Республики Карелия, на побережье Ладожского озера (60°46' с. ш., 32°48' в. д.). На стационаре с 1979 г. по настоящее время ведется мониторинг населения мухоловки-пеструшки с использованием искусственных гнездовий (ИГ), вывешенных в типичных для региона таежных лесах. Подробное описание района проведения работ, сведения по экологии обследованной популяции и основные методы исследований опубликованы ранее [21]. В 2012 г. в 337 ИГ контролировали 83 гнезда мухоловки-пеструшки. Для анализа первичного соотношения полов были выбраны 36 гнезд, в которых птенцы вылупились из всех отложенных яиц и дожили до оперения. В каждом гнезде были точно установлены: дата начала и величина кладки, дата вылупления птенцов, а также отловлены и обследованы оба родителя.

Птенцов на 12-й день после вылупления метили стандартными кольцами, взвешивали, измеряли длину крыла, 3-го первостепенного махового пера (ПМ 3) и цевки. Для определения пола птиц использовали ДНК, полученную из очина растущего наружного рулевого пера. Перо вырывали пинцетом у птенцов в возрасте 8–14 дней, место изъятия обрабатывали раствором перекиси водорода. До выделения ДНК перья хранили в морозилке в этикетированных герметичных Zip lock пакетах при температуре от –18° до –24°С. Выделение ДНК осуществляли модифицированным ЦТАБ-методом [22, 23]. Выделенную ДНК использовали в качестве матрицы в ПЦР с двумя парами праймеров P2+P8 и 1237L+1272H, специфичных к гену хромохеликазы [24]. ПЦР проводили в амплификаторе “Терцик” в течение 2 ч

в смеси следующего состава: 2.5 мкл 10× ПЦР буфера (100 мМ Трис-НСl; рН 8.8; 500 мМ КСl), 25 мМ MgCl₂, смесь 10 мМ нуклеотидтрифосфатов, 10 мМ праймера, 1 ед. Таq ДНК-полимераза и 1 мкл ДНК (20 нг/мкл). Визуализацию и фотофиксацию продуктов амплификации осуществляли на трансиллюминаторе после электрофореза в трис-ацетатном буфере (ТАЕ) в 2%-ном агарозном геле, окрашенном бромистым этидием. Пол птенцов определяли по количеству полос в агарозном геле, ориентируясь по маркеру масс Thermo Scientific #SM0321. В качестве положительного контроля в анализе был использован генетический материал, отобранный у взрослых особей с установленным полом, в качестве отрицательного контроля – реакционная смесь для ПЦР без ДНК.

В 30 гнездах пол был определен у всех 199 птенцов: 101 – самцы и 98 – самки. Еще в 6 выводках из 41 птенца были идентифицированы только 10 самцов и 22 самки. Эти выводки не включили в основной анализ, но морфометрические характеристики птенцов использовали при оценке полового диморфизма слетков. Точность определения пола птенцов генетическим методом была подтверждена отловом 2 самцов и 2 самок из этой выборки, вернувшихся на гнездование в район рождения в 2013 г.

В качестве показателя соотношения полов использовали процентную долю самцов в выводке [25]. В ходе исследования были протестированы связи первичного соотношения полов с качеством гнездовой территории, сроками гнездования, величиной кладки и характеристиками родителей (возраст, длина крыла, ПМ 3, цевки, масса тела, особенности окраски оперения самца). Качество территории оценивали по частоте заселения ИГ птицами. Его рассчитывали по отношению числа сезонов, в которые ИГ было заселено мухоловкой-пеструшкой, к суммарному числу сезонов, когда оно было пригодно для заселения и не занято другими видами [26].

Для характеристики родителей использовали возраст птиц, массу тела и стандартные промеры, взятые на разных стадиях гнездового цикла [21]. Возрастные классы птиц “1 год” и “2 года или старше” определены по особенностям оперения [27], а более старшие классы выделены на основе повторных отловов особей, помеченных в предшествующие сезоны. Известно, что масса птиц варьирует во время гнездования и стабилизируется во второй половине периода выкармли-

вания птенцов [28]. Поэтому при анализе массы родителей были использованы данные по 25 самцам и 17 самкам, взвешенным во время выкармливания 10–14-дневных птенцов, ряды данных по другим показателям взрослых птиц, приведенные в табл. 1, насчитывали по 30 значений.

Для характеристики окраски оперения самцов использовали несколько показателей: по шкале Р. Дроста [29] оценивали степень меланизации оперения, по промерам рассчитывали площадь белого лобного пятна, а по фотографии сложенного крыла на фоне линейки – площадь белого пятна на крыле. По балльной системе Е.В. Иванкиной с соавт. [30] оценивали орнамент на сменившихся во время предбрачной линьки третьестепенных маховых перьях (ТМ 1–3) и внутренних больших верхних кроющих второстепенных маховых (БВКВМ 4–9) – порядковый номер балла отражал площадь белого пятна на опахале.

Родителями птенцов считали самца, участвующего в выкармливании выводка, и самку, насиживавшую кладку. Не исключено, что часть

птенцов были внебрачными потомками этих самцов или вылупились из яиц, подложенных посторонними самками. В исследовании по точному установлению отцовства и материнства у птенцов этого вида, выполненном в двух поселениях птиц в Томской области [31], было показано, что доля потомков, выращенных негенетическими матерями, варьирует от 3.4 до 8.5%, а негенетическими отцами – от 1.9 до 11.8%, и этот показатель зависит от плотности населения и характера местообитания. Мы не проводили генотипирование птенцов, но не исключаем наличие таких потомков в исследованной выборке, что, несомненно, “размывает” оценку влияния качеств родителей на первичное соотношение полов в выводке.

Для дополнительной характеристики отдельных показателей в работе приведены оригинальные, частично опубликованные материалы, собранные в ходе мониторинга локальной популяции в 1979–2022 гг. [21]

Связь переменных оценивали по величине коэффициента корреляции Спирмена (r), значения

Таблица 1. Корреляционные связи доли самцов в выводках мухоловки-пеструшки с некоторыми параметрами гнездования и характеристиками родителей ($n=30$)

Показатель	Изменчивость показателя		Связь с долей самцов в выводке	
	пределы	среднее (медиана)	r	p
Частота заселения ИГ, %	20.6–100	51.9	0.02	0.46
Дата начала кладки	18 мая – 19 июня	26 мая	0.28	0.07
Число яиц в кладке	5 – 8	6.6	0.1	0.31
Самка: возраст, годы	1 – 5	1.9	0.01	0.5
длина крыла, мм	76.5 – 81	78.7	–0.29	0.06
длина ПМ 3, мм	56.5 – 61	59.4	–0.35*	0.03
длина цевки, мм	16.8 – 18.5	17.7	–0.11	0.28
масса тела, г	11.9 – 14.7	13	0.23	0.19
Самец: возраст, годы	1 – 6	2.2	0.01	0.5
длина крыла, мм	77 – 84	80.9	–0.23	0.11
длина ПМ 3, мм	58 – 64.5	61.4	–0.07	0.35
длина цевки, мм	16.7 – 18.5	17.5	–0.13	0.24
масса тела, г	11.5 – 13.7	12.5	0.27	0.1
балл окраски оперения	2 – 7	4**	0.01	0.5
площадь белого пятна на лбу, мм ²	2 – 56	19	0.04	0.43
площадь белого пятна на крыле, мм ²	90 – 290	185	–0.19	0.15
балл окраски ТМ 1	2 – 4	3**	0.38	0.02
балл окраски БВКВМ 5	1 – 3	2**	0.33	0.04
балл окраски БВКВМ 6	1 – 4	2**	0.35	0.03

* Значимые коэффициенты корреляции выделены полужирным шрифтом.

** Для балльных оценок приведена медиана.

средних величин сравнивали с помощью критерия Стьюдента (T), а для сравнения признаков, выраженных в долях и процентах, использовали угловое преобразование Фишера [32]. Для выявления наиболее значимых переменных, влияющих на анализируемые признаки, использован многомерный анализ с построением обобщенных линейных моделей (стандартный GLM) [2]. В расчетах оперировали абсолютными значениями анализируемых признаков без их предварительного преобразования. При расчетах использован пакет Statgraphics Centurion 19 - X64.

Следует отметить, что анализируемая выборка из 30 гнезд была сформирована предвзято, поскольку включала кладки со 100%-ной успешностью насиживания. Однако средние величины (или медианы) всех приведенных в табл. 1 показателей этой выборки значимо не отличались от аналогичных значений, рассчитанных для всех гнезд сезона 2012 г. Поэтому есть все основания полагать, что полученная на ее основе оценка первичного соотношения полов потомства объективно отражала значение этого показателя в локальной популяции.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Полные кладки в 30 обследованных гнездах мухоловки-пеструшки в сумме содержали 199 яиц. Среди вылупившихся из них птенцов доли самцов (50.75%) и самок (49.25%) значимо не отличались, и первичное соотношение полов в локальной популяции было близким к паритету. Распределение частот встречаемости самцов в кладках соответствовало нормальному (тест Шапиро-Уилка: $W = 0.95$, $p = 0.26$). В отдельных гнездах этот показатель варьировал от 14.3% до 85.7%, а его среднее значение для кладки составило $51 \pm 3.8\%$ (здесь и далее указана ошибка средней). В выводках паритетное соотношение полов встречалось редко, и даже в кладках с четным числом яиц было отмечено только в 2 случаях из 9. В большинстве обследованных гнезд наблюдалось существенное преобладание птенцов одного пола: в 9 выводках доля самцов была менее 38%, а еще в 9 – более 67%.

Результаты корреляционного анализа связей соотношения полов в выводке с показателями гнездования и свойствами родителей приведены в табл. 1.

Качество территории, оцененное по частоте заселения ИГ, на первичном соотношении по-

лов не отражалось. В гнездовых, редко и часто заселяемых птицами (использованных в течение 20–40% и 60–100% сезонов), средние доли самцов на один выводок значимо не отличались и составляли соответственно $49.2 \pm 6.7\%$ ($n = 11$) и $53.2 \pm 4.9\%$ ($n = 12$).

Доля самцов в выводках варьировала в зависимости от сроков гнездования. Уровень значимости коэффициента корреляции этого показателя с датами начала кладки немного превышал допустимый верхний порог (см. табл. 1), но у птиц, начавших размножение в разные сроки, первичное соотношение полов значимо различалось. Среди птенцов, вылупившихся из кладок, начатых в первой половине гнездового сезона, – с 18 мая по 23 мая (дата медианы начала кладки в популяции в 2012 г.), преобладали самки, а в поздних гнездах (1-е яйцо отложено с 24 мая по 19 июня) – самцы. В первой группе гнезд средняя доля самцов в выводке составляла $44.9 \pm 4.5\%$ ($n = 20$), а во второй – $63.4 \pm 5.2\%$ ($n = 10$); ($T = 2.7$, $p < 0.05$).

В кладках разной величины соотношение полов варьировало, но в его динамике выраженного тренда не было. Среднее значение доли самцов для кладок из 5 яиц составляло 73.3% ($n = 3$), из 6 – 38.1% ($n = 7$), из 7 – 53.2% ($n = 18$), а в двух кладках из 8 яиц на долю самцов приходилось 37.5 и 50% птенцов.

Из всех исследованных переменных, характеризующих птиц родителей, доля самцов в выводке значимо коррелировала только с длиной ПМ 3 у самки и орнаментацией перьев, образующих белое пятно на крыле самца. Самки с увеличением длины ПМ 3 чаще продуцировали потомков своего пола. Дистальные концы опахал ПМ 3 и ПМ 4 у мухоловки-пеструшки формируют вершину сложенного крыла птицы, и размеры этих перьев отражаются на длине крыла. У обследованных самок значения длины крыла и ПМ 3 тесно коррелировали ($r = 0.87$, $p < 0.001$), поэтому соотношение полов в выводке было связано и с длиной крыла самки. Уровень значимости коэффициента корреляции этих показателей был чуть выше допустимого верхнего порога (см. табл. 1), но в потомстве самок с крылом короче 79 мм (среднее значение для выборки) преобладали самцы, а у птиц с длиной крыла 79 мм и более – самки. Средние показатели доли самцов в выводках самок с коротким и длинным крылом составляли соответственно $62.1 \pm 4.5\%$ ($n = 12$) и $43.7 \pm 4.9\%$ ($n = 18$) и значимо отличались ($T = 2.8$, $p < 0.01$).

Из всех характеристик самцов на первичном соотношении полов в выводке отражалась только орнаментация ТМ 1 и БВКВМ 5–6: доля самцов в их выводках позитивно коррелировала с размером белых пятен на этих перьях. Примечательно, что соотношение полов потомства не было связано ни с площадью белых пятен на крыле или на лбу самцов, ни со степенью меланизации оперения головы и спины, ни с орнаментацией ТМ 2–3 или БВКВМ 4 и 7–9.

Первичное соотношение полов не было связано и с возрастом родителей. В выводках самок трех возрастных категорий (первогодков, особей 2 лет или старше и птиц старше 3 лет) средние доли самцов значимо не отличались и составляли соответственно $53.8 \pm 4.3\%$ ($n = 12$), $47.4 \pm 6.5\%$ ($n = 13$) и $54.1 \pm 6.5\%$ ($n = 5$). В потомстве самцов сходных возрастных групп распределение полов также значимо не отличалось: на долю самцов в их выводках в среднем приходилось $50.1 \pm 5.9\%$ ($n = 8$), $56.4 \pm 5\%$ ($n = 16$) и $37.9 \pm 9.9\%$ ($n = 6$) птенцов.

Форма брачных отношений, по-видимому, не отражалась на соотношении полов потомства. Среднее значение доли самцов в выводках многогамных птиц составляло $50.3 \pm 2.8\%$ ($n = 28$). В первых гнездах двух полигинных самцов соотношение полов было диаметрально противоположным: у первого доля потомков-самцов составляла 37.5% из 8 птенцов, а у второго – 85.7% из 7 птенцов. Их самки начали кладки одновременно – 22 мая, они не отличались по длине ПМ 3, но первая была первогодком, а вторая – 5-летней птицей. Самцы были сходных размеров, но отличались по возрасту (1 и 3 года), степени меланизации оперения (7 и 3 балла) и размерам белых пятен на ТМ 1 (2 и 3 балла) и БВКВМ 6 (2 и 4 балла).

Перечисленные выше факторы, с которыми прослеживались слабые (иногда незначимые) связи первичного соотношения полов, были протестированы в ходе GLM анализа. Доля самцов в выводке выступала в качестве зависимой

переменной, баллы окраски ТМ 1 и БВКВМ 6 самца были использованы как категориальные (categorical) переменные, а дата начала кладки и длина ПМ 3 самки – как количественные (quantitative). В анализ не включили длину крыла самки и балл окраски БВКВМ 5 самца, так как у самок исключенная переменная коррелировала с длиной ПМ 3, а у самцов – с баллами окраски ТМ 1 и БВКВМ 6.

Анализ полной модели с четырьмя независимыми переменными показал, что ни одна из них не вносила значимого вклада в динамику первичного соотношения полов (см. табл. 2). Не обнаружено значимых связей и при проверке совместного влияния этих переменных на функцию путем поочередного введения в модель их различных комбинаций. Дальнейшая оптимизация модели путем пошаговой отбраковки наименее значимых переменных показала, что доля самцов в выводке была связана только с длиной ПМ 3 самки ($F = 4.21$, $p = 0.049$), хотя коэффициент детерминации итоговой модели был небольшим и составлял 13.1%.

На ряде видов птиц показано [7], что вариации соотношения полов потомства могут быть связаны со степенью выраженности полового диморфизма птенцов. Поэтому мы сравнили морфометрические показатели 12-дневных птенцов разного пола. Перед вылетом из гнезда самцы и самки имели сходную массу тела (13.64 ± 0.1 г; $n = 104$ и 13.78 ± 0.07 г; $n = 112$), длину крыла (41.71 ± 0.28 и 41.63 ± 0.25 мм) и ПМ 3 (23.36 ± 0.28 и 23.79 ± 0.23 мм) и отличались только размерами цевки, более короткой у самцов (17.23 ± 0.07 мм против 17.46 ± 0.05 мм).

Поскольку на росте и развитии птенцов могут отражаться условия выкармливания в гнезде, мы оценили связи их весовых и размерных характеристик с полом птенца и характеристиками гнезда в ходе GLM анализа. Масса тела или один из промеров птенца выступали как функция, пол птенца (число Z хромосом) использован как категориальная переменная, а дата начала кладки и

Таблица 2. Результаты GLM анализа связи первичного соотношения полов у мухоловки-пеструшки со сроками гнездования и характеристиками родителей (по 30 кладкам)

Показатель	<i>Estimate</i>	<i>SE</i>	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Дата начала кладки	0.366	0.447	1, 22	0.67	0.42
Самка, длина ПМ 3	-4.864	3.39	1, 22	2.41	0.13
Самец, балл окраски ТМ 1	-8.378	8.151	2, 22	1.25	0.31
Самец, балл окраски БВКВМ 6	-27.163	15.176	3, 22	1.78	0.18

число птенцов в выводке — как количественные переменные. В ходе анализа установлено, что с полом птенцов значимо были связаны только вариации длины цевки, в то время как вариации массы тела, длины крыла и ПМ 3 не зависели от пола и были связаны с величиной выводка или сроками начала гнездования (табл. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Для объяснения распределения полов в потомстве птиц и млекопитающих обычно используют две гипотезы: Фишера [33], теоретически обосновавшего идею Ч. Дарвина о том, что естественный отбор поддерживает сбалансированное соотношение полов в потомстве при условии, что затраты родителей на производство и репродуктивная ценность самцов и самок равны, и Трайверса—Уилларда [34], предполагающую, что самки способны регулировать соотношение полов в потомстве в зависимости от своего состояния и условий среды обитания. Многие авторы современных обзоров отмечают, что справедливость гипотезы Трайверса—Уилларда подтверждена на ограниченном числе видов птиц. Для большинства исследованных видов птиц не доказана способность самок регулировать первичное соотношение полов, и вполне возможно, что его вариации у многих из них являются пассивным следствием влияния на самку экологической обстановки в период формирования ооцитов [3, 5, 7, 14, 18].

В популяциях большинства видов птиц, не имеющих выраженного полового диморфизма в размерах, соотношение самцов и самок в потомстве обычно приближается к равному [7]. К числу таких птиц со слабо выраженным половым диморфизмом в размерах взрослых и молодых относится и мухоловка-пеструшка [28]. У птенцов перед вылетом из гнезд он проявлялся только в размерах цевки, более длинной у самок [35, наши данные]. Подобное явление, связанное с разной скоростью формирования цевки у птенцов разного пола, отмечено и у мухоловки-белошейки [36]. Сходная масса тела и степень развития оперения у самцов и самок перед вылетом из гнезд свидетельствуют о том, что родители расходуют одинаковое количество энергии на их воспитание. Равная стоимость производства потомков разного пола соответствует одному из положений гипотезы Фишера, но соблюдается ли ее второе условие относительно репродуктивной ценности самцов и самок, объективно оценить сложно. Выявленные нами ранее особенности рекрутирования птенцов в состав местного населения не позволяют провести корректное сравнение репродуктивной ценности потомков разного пола. Более низкий, чем у самцов, уровень филопатрии и большая дальность natalной дисперсии самок указывают на их меньший вклад в воспроизводство локальной популяции, однако более раннее вступление в размножение свидетельствует в пользу их большей репродуктивной ценности [21].

Таблица 3. Результаты GLM анализа связей массы тела и размеров 12-дневных птенцов мухоловки-пеструшки с их полом, сроками начала кладки и величиной выводка (по промерам 216 птенцов)

Показатель	<i>Estimate</i>	<i>SE</i>	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Масса тела					
Пол птенца	0.049	0.056	1, 212	1.46	0.228
Дата начала кладки	-0.058	0.011	1, 212	10.85*	0.001
Величина выводка	-0.472	0.109	1, 212	18.89	0.000
Длина крыла					
Пол птенца	-0.043	0.184	1, 212	0.04	0.84
Дата начала кладки	-0.057	0.035	1, 212	0.81	0.37
Величина выводка	-1.224	0.354	1, 212	11.94	0.001
Длина ПМ 3					
Пол птенца	0.189	0.176	1, 212	1.52	0.22
Дата начала кладки	-0.096	0.034	1, 212	1.09	0.3
Величина выводка	-1.049	0.338	1, 212	9.62	0.002
Длина цевки					
Пол птенца	0.107	0.045	1, 212	6.64	0.01
Дата начала кладки	-0.022	0.008	1, 212	2.18	0.14
Величина выводка	-0.191	0.086	1, 212	4.96	0.03

* Значимые величины *F*-критерия выделены полужирным шрифтом.

Равное первичное соотношение полов в обследованной популяции укладывается в рамки гипотезы Фишера, но вариации доли самцов в отдельных выводках, связанные с характеристиками родителей и сроками гнездования, требуют объяснения. В печати нет материалов по значению этого показателя для других частей ареала мухоловки-пеструшки, но вторичное соотношение полов в популяциях из Швеции и Норвегии также значимо не отличалось от равного: доля самцов в выводках составляла 52% ($n = 102$) и 55.6% ($n = 45$) соответственно [37, 38]. У близкородственного вида – мухоловки-белошейки – первичное соотношение полов в популяциях Швеции и Чехии также было близким к паритету: доли самцов в них составляли 52% и 51.8% [11, 12].

У птиц гетерогаметны самки, поэтому первичное соотношение полов потомства связывают с состоянием матери в период формирования ооцитов. Пол птенцов определяется в течение короткого промежутка времени перед овуляцией и оплодотворением при первом делении мейоза, когда одна из половых хромосом сохраняется в ооците, а вторая попадает в неоплодотворяемое полярное тело [7]. Механизм детерминации пола потомков не выяснен, предполагают, что он связан с эндокринным статусом самки во время овуляции, а посредниками между организмом птицы и внешними условиями могут выступать стероидные гормоны [14–16, 19, 25].

Выявленное в обследованной популяции сезонное изменение первичного соотношения полов, скорее всего, отражает сезонный спад репродуктивной активности самок и снижение концентрации гормонов, связанных с размножением у особей, гнездящихся в поздние сроки. Увеличение доли самок в ранних выводках возможно имеет и адаптивное значение, так как самки, выращенные в начале гнездового сезона, начинали размножение в более раннем возрасте, чем особи, появившиеся на свет в поздние сроки. Возраст первой регистрации на контролируемой территории на гнездовании самок, помеченных здесь птенцами, варьировал от 1 года до 6 лет и был прямо связан с датой их вылупления ($r = 0.29$, $p < 0.001$). Самки, появившиеся на свет в первой половине гнездового сезона, начинали размножение в более раннем возрасте (1.28 ± 0.07 года, $n = 78$), чем особи, появившиеся на свет после даты медианы вылупления птенцов в популяции (1.65 ± 0.17 года, $n = 49$); ($T = 2.01$, $p < 0.05$). У самцов подобного не наблюдалось. Воз-

раст первой регистрации на гнездовании у них варьировал от 1 года до 4 лет, не коррелировал с датой вылупления ($r = 0.08$, $p = 0.13$) и был сходным у особей из ранних (1.59 ± 0.06 года, $n = 133$) и поздних (1.64 ± 0.1 года, $n = 56$) выводков.

Сведений о первичном соотношении полов у мухоловки-пеструшки в других частях ареала до настоящего времени не опубликовано. Поэтому для сравнения мы использовали данные по близкородственному виду – мухоловке-белошейке, полученные в ходе исследований первичного или вторичного соотношения полов в ее четырех европейских популяциях: на о. Готланд (Швеция) [11, 25], в Неполомицкой пуше (Польша) [10], в природном парке Велки Косирж (Чехия) [12] и в горах Пилис (Венгрия) [13, 39].

При изучении связи сроков размножения и соотношения полов в выводках этого вида были получены противоречивые результаты. Сходное с нашим смещение соотношения полов в сторону самцов в поздних выводках было зарегистрировано в 2002 г. в венгерской популяции [39]. В более позднем исследовании этой популяции на объединенных материалах 2005, 2007 и 2010 гг. выявлена обратная тенденция, но авторы призывали интерпретировать ее осторожно, поскольку проанализированный ряд данных охватил лишь небольшую часть периода начала кладок [13]. На уменьшение доли самцов в выводках в ходе сезона размножения указывали исследователи чешской популяции мухоловки-белошейки, но уровень значимости выявленной связи немного превышал допустимый верхний порог ($p = 0.056$) [10]. Еще в двух популяциях, польской и шведской, этот параметр варьировал независимо от сроков гнездования [10, 11, 25].

Первичное соотношение полов в нашей популяции не было связано с величиной кладки. К сходным выводам об отсутствии связи между величиной кладки и соотношением полов в выводке пришли и исследователи мухоловки-белошейки в Швеции, Чехии и Венгрии [12, 25, 39].

В нашем исследовании на первичном соотношении полов не отражались ни возраст, ни масса тела родителей, ни большинство их размерных характеристик. Среди всех рассмотренных параметров только длина ПМ 3 и крыла самки слабо коррелировали с долей самцов в выводке. Известно, что у птиц этого вида длина крыла несколько увеличивается с возрастом [28]. В контролируемой популяции у 927 самок, обследованных в 2011–

2022 г., длина ПМ 3 менялась с возрастом, и эти показатели слабо коррелировали ($r = 0.24$, $p < 0.001$). Наш анализ не выявил связи соотношения полов потомства с возрастом самки, и, возможно, длина ПМ 3 отражала не только возрастные, но и другие особенности птиц.

В нескольких публикациях по мухоловке-белошейке были исследованы связи возраста, массы тела и длины цевки самцов и самок с соотношением полов потомства, но длину ПМ 3 или крыла птиц авторы не тестировали. Как и в нашем исследовании, у мухоловки-белошейки не выявлено связей возраста или массы родителей с долей самцов в их выводках [11, 12, 25, 39]. В шведской популяции и у птиц Венгрии соотношение полов в выводках не было связано с длиной цевки самки [11, 39]. При исследовании венгерской популяции было обнаружено, что данный параметр был связан с длиной цевки самца [13], хотя подобного не прослеживалось ни в более раннем анализе материалов по этой популяции [39], ни в двух исследованиях птиц Швеции [11, 25].

Из нескольких проанализированных нами особенностей окраски оперения самцов соотношение полов в выводках коррелировало только с обилием белого цвета на ключевых перьях, формирующих белое пятно на крыле. На сложенном крыле самца видимая часть пятна сформирована участками белого цвета на ТМ перьях и внутренних БВКВМ, меняющихся в ходе предбрачной линьки. У всех обследованных нами самцов на зимовках сменились ТМ 1–3 и БВКВМ 5–9, а у 47% особей – БВКВМ 4. Проксимальную часть белого пятна формируют ТМ, причем наиболее крупный участок белого цвета расположен на ТМ 1. Дистальную часть белого пятна у большинства особей образуют БВКВМ 5 и 6: площадь и яркость данного участка белого цвета связаны с орнаментацией этих перьев. Вероятно, на состояние самки влияла не общая площадь белого пятна на крыле партнера, а ключевые участки белого оперения, которыми выступали ТМ 1 и БВКВМ 5–6. Эти перья формируют периферийные части белого пятна и, очевидно, вносят наиболее существенный вклад в вариацию его формы и площади. Известно, что птицы воспринимают ультрафиолетовую часть спектра, и, возможно, на состояние самки влияли не форма или площадь белых пятен на перьях самцов, а степень отражения ими ультрафиолетового излучения, варьирующая у особей с разной орнаментацией перьев [40], но для проверки этого предположения требуется специальное исследование.

Изучение связей соотношения полов в потомстве мухоловки-белошейки с особенностями окраски самцов дали противоречивые результаты. В шведской популяции на материалах 1994 г. была обнаружена прямая связь доли самцов в потомстве с площадью белого лобного пятна родителя [25], однако анализ данных за 2004–2006 гг. такой связи не выявил. Более того, авторы выяснили, что из всех рассмотренных факторов на первичное соотношение полов значимо влияла только доступность гнездовых территорий в ближайших окрестностях [11]. В чешской популяции первичное соотношение полов было связано с площадью белого пятна на крыле самца [12]. В двух исследованиях венгерской популяции подобного не отмечено [13, 39], но там первичное соотношение полов было связано с уровнем агрессивности самца [13].

Противоречивые результаты, полученные при исследовании соотношения полов в потомстве мухоловки-белошейки, подтверждают, что этот параметр определяется сложным взаимодействием комплекса факторов, влияющих на состояние самки в предгнездовой период, среди которых пока невозможно выделить наиболее значимые. Результаты нашего анализа показывают, что подобное наблюдается и у мухоловки-пеструшки. Изменения первичного соотношения полов в исследованных выводках, по-видимому, были связаны с несколькими факторами – как рассмотренными выше, так и не включенными в анализ. Оценка выявленных связей методами элементарной статистики показала, что их сила была небольшой, а уровень значимости близким к допустимому верхнему порогу. В ходе GLM анализа установлено, что доля самцов в гнезде была связана только с длиной ПМ 3 самки. Но и в этом случае уровень значимости выявленной связи был близок к допустимому верхнему порогу, что не дает оснований для однозначного заключения о ведущих факторах, влияющих на первичное соотношение полов. Не исключено, что такие результаты связаны как с небольшим размером выборки, так и с ограниченным набором включенных в анализ факторов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ходе исследования установлено первичное соотношение полов в локальной популяции: 50.8% самцов и 49.2% самок. Полученные результаты авторы склонны трактовать в пользу гипотезы Фишера о сбалансированном соотношении полов у птиц обследованного вида. В поддержку

этой гипотезы свидетельствует отсутствие выраженного полового диморфизма у птенцов, а следовательно, и сходная стоимость выращивания потомков разного пола; близкая репродуктивная ценность самцов и самок; слабое влияние параметров гнездования и характеристик родителей на первичное соотношение полов в выводке.

В ходе предварительного анализа выявлен ряд факторов, с которыми могли быть связаны вариации первичного соотношения полов в модельных выводках. В число этих факторов входили сроки гнездования, длина крыла и ПМ 3 самки и особенности орнаментации перьев, формирующих периферийные части белого пятна на крыле самца. Однако GLM анализ связей первичного соотношения полов с перечисленными факторами показал, что этот параметр был значимо связан лишь с длиной ПМ 3 самки. Ограниченность выборки, использованной для GLM анализа, 30 гнездами не дает оснований для окончательных выводов о перечне факторов, влияющих на первичное соотношение полов у данного вида. Поэтому полученные результаты мы оцениваем как предварительные, способные послужить отправной точкой для дальнейших исследований в этом направлении.

Анализ имеющихся материалов по мухоловке-пеструшке и данных литературы по мухоловке-белошейке показывает, что параметры гнездования и характеристики птиц родителей, отражающиеся на первичном соотношении полов у этих видов, являются частью сложного комплекса факторов, действующих на самку в период формирования ооцитов. Вероятно, они влияют на эндокринный статус самки и опосредованно отражаются на соотношении полов потомства, но для выяснения этого необходимы углубленные комплексные исследования механизма детерминации пола птенцов с привлечением физиологов, эндокринологов и генетиков.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась из средств государственного задания Института биологии Карельского научного центра РАН № FMEN-2022-0003.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Обследование птиц было прижизненным и проводилось без их изъятия из природы. Все процедуры на птицах были одобрены независи-

мым Комитетом по биоэтике Института биологии Карельского научного центра РАН (протокол № 10 от 03 октября 2016 г.) в соответствии с Директивой 2010/63/ЕС Европейского парламента.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны В.А. Илюхе за помощь в статистической обработке материалов и анонимным рецензентам за конструктивные замечания по тексту рукописи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Mayr E.* The sex ratio in wild birds // *American Naturalist*. 1939. V. 73. № 745. P. 156–179. doi:10.1086/280824
2. *Hardy I.C.W.* (ed.). *Sex Ratios: Concepts and research methods*. New York, US: Cambridge University Press, 2002. 424 p.
3. *Komdeur J., Pen I.* Adaptive sex allocation in birds: the complexities of linking theory and practice // *The Royal Society*. 2002. V. 357. Iss. 1419. P. 373–380. <https://doi.org/10.1098/rstb.2001.0927>
4. *West S.A., Sheldon B.C.* Constraints in the evolution of sex ratio adjustment // *Science* (New York). 2002. V. 295. Iss. 5560. P. 1685–1688. doi: 10.1126/science.1069043
5. *Ewen J.G., Cassey P., Møller A.P.* Facultative primary sex ratio variation: a lack of evidence in birds? // *Proc. Biological Sciences*. 2004. V. 271. № 1545. P. 1277–1282. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2735>
6. *Donald P.F.* Adult sex ratios in wild bird populations // *Ibis*. 2007. V. 149. Iss. 4. P. 671–692. doi: 10.1111/j.1474-919X.2007.00724.x
7. *Navara K.J.* Choosing sexes. Mechanisms and adaptive patterns of sex allocation in vertebrates. Cham: Springer, 2018. 240 p. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-71271-0>
8. *Паевский В.А.* Половая структура и полоспецифическая выживаемость в популяциях птиц (обзор) // *Журн. общей биол.* 2020. Т. 81. № 4. С. 272–284. doi: 10.31857/S0044459620040077
9. *Clutton-Brock T.H.* Sex ratio variation in birds // *Ibis*. 2008. V. 128. Iss. 3. P. 317–329. doi:10.1111/j.1474-919x.1986.tb02682.x
10. *Wilk T., Dubiec A., Cichoń M.* Seasonal decline in cell-mediated immunity of collared flycatcher *Ficedula albicollis* nest lings: Does the sex of offspring matter? // *J. Ornithologie*. 2007. V. 148. Iss. 2. P. 199–205. <https://doi.org/10.1007/s10336-006-0121-1>

11. Hjernquist M.B., Thuman Hjernquist K.A., Forsman J.T., Gustafsson L. Sex allocation in response to local resource competition over breeding territories // Behavioral Ecology. 2009. V. 20. Iss. 2. P. 335–339. <https://doi.org/10.1093/beheco/arp002>
12. Bowers E.K., Munclinger P., Bureš S. et al. Cross-fostering eggs reveals that female collared flycatchers adjust clutch sex ratios according to parental ability to invest in offspring // Molecular Ecology. 2013. V. 22. № 1. P. 215–228. <https://doi.org/10.1111/mec.12106>
13. Szász E., Jablonszky M., Krenhardt K. et al. Aggressive behavior of the male parent predicts brood sex ratio in a songbird // Naturwissenschaften. 2014. V. 101. № 8. P. 653–660. doi: 10.1007/s00114-014-1204-0
14. Alonso-Alvarez C. Manipulation of primary sex-ratio: an updated review // Avian and Poultry Biology Reviews. 2006. V. 17. № 1. P. 1–20. doi: 10.3184/147020606783437930
15. Groothuis T.G.G., Schwabl H. Hormone-mediated maternal effects in birds: mechanisms matter but what do we know of them? // Philos. Trans. R. Soc. Lond. Ser. B. Biol. Sci. 2008. V. 363. № 1497. P. 1647–1661. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.0007>
16. Rutkowska J., Badyaev A.V. Meiotic drive and sex determination: molecular and cytological mechanisms of sex ratio adjustment in birds // Philos. Trans. R. Soc. Lond. Ser. B. Biol. Sci. 2008. V. 363. № 1497. P. 1675–1686. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.0006>
17. Нестеренко О.Н. Возможность манипулирования соотношением полов потомства птиц // Научные исследования в зоологических парках. 2019. № 34. С. 82–93
18. Bookmythe I., Mautz B., Davis J. et al. Facultative adjustment of the offspring sex ratio and male attractiveness: a systematic review and meta-analysis // Biological Reviews. 2015. V. 92. Iss. 1. P. 108–134. doi:10.1111/brv.12220
19. Wrobel E.R., Molina E., Khan N.Y. et al. Androgen and mineralocorticoid receptors are present on the germinal disc region in laying hens: Potential mediators of sex ratio adjustment in birds? // General and Comparative Endocrinology. 2020. V. 287. 113353. doi: 10.1016/j.ygcen.2019.113353
20. Szász E., Sarkadi F., Szöllösi E. et al. Are brood sex ratios adaptive? – The effect of experimentally altered brood sex ratio on nestling growth, mortality and recruitment // J. Evolutionary Biology. 2023. V. 36. № 1. P. 156–168. <https://doi.org/10.1111/jeb.14118>
21. Артемьев А.В. Популяционная экология мухоловки-пеструшки в северной зоне ареала. М.: Наука, 2008. 268 с.
22. Poms R.E., Glössl J., Foissy H. Increased sensitivity for detection of specific target DNA in milk by concentration in milk fat // European Food Research and Technology. 2001. V. 213. № 4. P. 361–365. doi: 10.1007/s002170100383
23. Калаев В.Н., Землянухина О.А., Карпеченко И.Ю. и др. Разработка метода получения препарата суммарной ДНК высокого качества из растений рода *Rhododendron* // Фундаментальные исследования. 2012. № 5. Ч. 1. С. 148–152
24. Dubiec A., Zagalska-Neubauer M. Molecular techniques for sex identification in birds // Biological Letters. 2006. V. 43. № 1. P. 3–12.
25. Ellegren H., Gustafsson L., Sheldon B.C. Sex ratio adjustment in relation to paternal attractiveness in a wild bird population // PNAS. 1996. V. 93. № 21. P. 11723–11728. <https://doi.org/10.1073/pnas.93.21.11723>
26. Canal D., Jovani R., Potti J. Multiple mating opportunities boost protandry in a Pied flycatcher population // Behavioral Ecology and Sociobiology. 2012. V. 66. Iss. 1. P. 67–76. <https://doi.org/10.1007/s00265-011-1253-8>.
27. Высоцкий В.Г. Определение возраста мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) в период размножения // Труды Зоол. ин-та АН СССР. Л., 1989. Т. 197. С. 49–52
28. Lundberg A., Alatalo R.V. The pied flycatcher. London: T. and A.D. Poyser, 1992. 267 p.
29. Drost R. Über das Brutkleid männlicher Trauerfliegenfänger, *Muscicapa hypoleuca* // Vogelzug. 1936. V. 6. Hft. 3. S. 179–186.
30. Иванкина Е.В., Керимов А.Б., Гриньков В.Г., Бушуев А.В. Структурные и функциональные аспекты изменчивости орнаментации брачного наряда самцов мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* (Aves: Passeriformes) // Журн. общ. биол. 2007. Т. 68. № 4. С. 278–295.
31. Grinkov V.G., Bauer A., Gashkov S.I. et al. Diversity of social-genetic relationships in the socially monogamous pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) breeding in Western Siberia // PeerJ. 2018. V. 6. e6059. doi: 10.7717/peerj.6059
32. Ивантер Э.В., Коросов А.В. Введение в количественную биометрию. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2011. 302 с.
33. Fisher R.A. The genetical theory of natural selection. Oxford: Oxford Univ. Press, 1930. 273 p.
34. Trivers R.L., Willard D.E. Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring // Science (New York). 1973. V. 179. Iss. 4068. P. 90–92. <https://doi.org/10.1126/science.179.4068.90>
35. Potti J., Merino S. Parasites and the ontogeny of sexual size dimorphism in a passerine bird // Proceedings of the Royal Society B. 1996. V. 263. № 1366. P. 9–12. doi: 10.1098/rspb.1996.0002
36. Rosvall B., Szöllösi E., Hasselquist D., Török J. Males are sensitive – sex-dependent effect of rearing con-

- ditions on nestling growth // Behavioral Ecology and Sociobiology. 2010. V. 64. Iss. 10. P. 1555–1562. doi: 10.1007/s00265-010-0969-1
37. *Silverin B.* Reproductive organs and breeding behaviour of the male pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* (Pallas) // *Ornis Scandinavica*. 1975. V. 6. № 1. P. 15–26. doi: 10.2307/3676275
38. *Slagsvold T., Røskoft E., Engen S.* Sex ratio, differential cost of rearing young, and differential mortality between the sexes during the period of parental care: Fisher's theory applied to birds // *Ornis Scandinavica*. 1986. V. 17. № 2. P. 117–125. doi: 10.2307/3676860
39. *Rosivall B., Török J., Hasselquist D., Bensch S.* Brood sex ratio adjustment in collared flycatchers (*Ficedula albicollis*): results differ between populations // Behavioral Ecology and Sociobiology. 2004. V. 56. Iss. 4. P. 346–351. <https://doi.org/10.1007/s00265-004-0796-3>
40. *Laaksonen T., Sirkiä P.M., Calhim S.* et al. Sympatric divergence and clinal variation in multiple coloration traits of *Ficedula* flycatchers // *J. Evolutionary Biology*. 2015. V. 28. № 4. 779–790. doi: 10.1111/jeb.12604

ON THE ISSUE OF THE PRIMARY SEX RATIO IN THE PIED FLYCATCHER (*FICEDULA HYPOLEUCA*)

A. V. Artemyev^{1, *}, V. N. Veprintsev², N. A. Karpechenko³

¹*Institute of Biology of Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, 185610, Russia*

²*Russian Center of Forest Health, Forest Protection Center of the Voronezh Region, Voronezh, 394087, Russia*

³*All-Russian Research Institute of Sugar Beets and Sugar, Russian Academy of Agricultural Sciences, Voronezh region, Ramonsky district, pos. VNIISS, 396030, Russia*

*e-mail: ficedul@gmail.com

Abstract — An assessment of the primary sex ratio in the local pied flycatcher population in South Karelia (Russia) is given and its variations in broods depending on breeding characteristics and characteristics of the parents are analyzed. The proportion of males in 30 clutches examined in 2012 did not differ from the proportion of females and amounted to 50.8% of the total number of eggs laid ($n = 199$), although it varied from 14.3% to 85.7% in individual nests. A weak positive correlation between the proportion of males in the brood and the timing of breeding and the ornamentation of the feathers that form the white spot on the male's wing (the first tertiary and the 5–6th upper greater coverts of the secondary feathers), and a negative correlation with the length of the wing and the third primary feather of the female were shown. Analysis using generalized linear models showed a significant relationship of primary sex ratio in the brood only with the length of the female's third primary feather. Possible mechanisms of changes in the sex ratio in broods are discussed.

Keywords: primary sex ratio, pied flycatcher, *Ficedula hypoleuca*