

УДК: 598.271.8:636.082.46:575.18

Повторяемость размера кладки и соотношения полов в потомстве волнистых попугайчиков *Melopsittacus undulatus*

О.А.Маркова

Харьковский национальный университет имени В.Н.Каразина (Харьков, Украина)

Выявлены значимые коэффициенты повторяемости: размера кладки волнистого попугайчика по данным трёх сезонов размножения ($R=0,425-0,478$, $p<0,001$), среднего размера кладки по данным однолетних и двулетних самок ($R=0,624$, $p<0,001$), и двулетних и трёхлетних самок ($R=0,468$, $p<0,05$), доли самцов в потомстве первых и вторых кладок в сезоне размножения по данным однолетних и двулетних птиц ($R=0,264$, $p<0,05$ и $R=0,307$, $p<0,05$ соответственно).

Ключевые слова: волнистый попугайчик, *Melopsittacus undulatus*, коэффициент повторяемости, размер кладки, соотношение полов, возраст.

Повторюваність розміру кладки і співвідношення статей в потомстві хвилястих папужок *Melopsittacus undulatus*

О.О.Маркова

Виявлені вірогідні коефіцієнти повторюваності: розміру кладки хвилястого папужки за даними трьох сезонів розмноження ($R=0,425-0,478$, $p<0,001$), середнього розміру кладки за даними однорічних і дворічних самок ($R=0,624$, $p<0,001$) та дворічних і трирічних самок ($R=0,468$, $p<0,05$), частки самців в потомстві перших і других кладок в сезоні розмноження за даними однорічних і дворічних птахів ($R=0,264$, $p<0,05$ і $R=0,307$, $p<0,05$ відповідно).

Ключові слова: хвилястий папужка, *Melopsittacus undulatus*, коефіцієнт повторюваності, розмір кладки, співвідношення статей, вік.

Repeatability of the clutch size and sex ratio in posterity of the budgerigars *Melopsittacus undulatus*

O.A.Markova

Significant repeatability coefficients of the next reproductive parameters have been found: the clutch size of the budgerigars according to three reproductive seasons ($R=0,425-0,478$, $p<0,001$); the average clutch size according to data about annual and biannual females ($R=0,624$, $p<0,001$), and biannual and triennial females ($R=0,468$, $p<0,05$), the part of males in the posterity of the first and second clutches according to data about annual and biannual birds ($R=0,264$, $p<0,05$ and $R=0,307$, $p<0,05$ accordingly).

Key words: budgerigar, *Melopsittacus undulatus*, repeatability coefficient, clutch size, sex ratio, age.

Введение

Повторяемость (R) – показатель степени сходства в проявлении признаков у одной и то же группы животных в разные периоды их жизни. Повторяемость часто определяют для репродуктивных признаков, так как многие животные в течение жизни воспроизводятся неоднократно. Повторяемость имеет важное значение в селекционной практике, так как чем меньше меняются селекционируемые признаки в отдельные периоды жизни, тем эффективнее будет селекция в раннем возрасте (Кочиш, 1992). Дисперсию значений признака можно разложить на компоненты, одна из которых (внутрииндивидуальная) даёт меру различий между проявлениями признака у одной и той же особи, а другая (межиндивидуальная) – меру постоянных различий, существующих между разными особями. Внутрииндивидуальная компонента V_{Es} имеет целиком средовое происхождение, межиндивидуальная компонента отчасти является средовой, отчасти генетической (V_G+V_{Eg}). Повторяемость признака является отношением межиндивидуальной компоненты к общей фенотипической дисперсии признака и выражается как:

$$R = \frac{V_G + V_{Eg}}{V_P} \quad (1),$$

где V_G – генетическая дисперсия, V_{Eg} – средовая дисперсия, составляющая часть межиндивидуальной компоненты, V_P – фенотипическая дисперсия признака. Из уравнения (1) можно видеть, что повторяемость устанавливает верхний предел наследуемости признака, V_G/V_P (Фолкнер, 1985).

Повторяемость размера кладки по данным первых и вторых кладок в течение гнездового сезона была определена для следующих видов: большой синицы (*Parus major*) – $R=0,45$ (Van der Jeugd, McCleery, 2002), $R=0,51$ (Perrins, Jones, 1974), $R=0,54$ (Van Noordwijk et al., 1981), скворца обыкновенного (*Sturnus vulgaris*) – $R=0,47$ (Christians et al., 2001), деревенской ласточки (*Hirundo rustica*) – $R=0,25$ (Bańbura, Zieliński, 2000), домового крапивника (*Troglodytes aedon*) – $R=0,10$ (Kennedy, White, 1991), белой куропатки (*Lagopus lagopus*) – $R=0,23$ (Myrberget, 1989) и других птиц. У домового крапивника были определены коэффициенты повторяемости первых и вторых кладок на основании данных первого и второго годов жизни, они составили $R=0,27$ и $R=0,30$ соответственно (Kennedy, White, 1991). У американского певчего воробья (*Melospiza melodia*) были определены коэффициенты повторяемости размера кладки у птиц разного возраста: 1–2 года ($R=0,09$), 1–3 года ($R=0,73$) и 2–3 года ($R=0,10$) (Hochachka, 1993). У чёрного дрозда (*Turdus merula*) был определён коэффициент повторяемости первых кладок на основании данных первого и второго годов жизни, он составил $R=0,29$ (Postma, van Noordwijk, 2005). Статистически не значимые и нулевые коэффициенты повторяемости размера кладки были получены в исследованиях на Дарвиновых вьюрках (*Geospiza fortis*) (Gibbs, 1988), гусе-белощее (*Chen canagicus*) (Petersen, 1992), обыкновенной гайе (*Somateria mollissima*) (Erikstad et al., 1993) и длиннохвостой неясыти (*Strix uralensis*) (Pietäininen, 1989).

Коэффициент повторяемости соотношения полов определялся для различных видов. В исследованиях на древесной ласточке (*Tachycineta bicolor*) анализ первых и вторых кладок показал высокий коэффициент повторяемости доли самцов в выводках отдельных самок – $R=0,657$, а в результате анализа первого и второго годов жизни коэффициент повторяемости доли самцов в выводках составил $R=0,688$ (Whittingham et al., 2005). Была обнаружена статистически значимая повторяемость соотношения полов по данным первого и второго годов жизни у лазоревки (*Parus caeruleus*) как для самцов – $R=0,44$ так и для самок – $R=0,52$ (Griffith et al., 2003). Однако в других исследованиях на лазоревке (*Parus caeruleus*) (Leech et al., 2001), большой синице (*Parus major*) (Oddie, Reim, 2002) и обыкновенной неясыти (*Strix aluco*) (Appleby et al., 1997) статистически значимая повторяемость соотношения полов не показана.

Волнистый попугайчик представляет интерес для изучения повторяемости соотношения полов, так как у этого вида выявлено влияние номера кладки в сезоне, возраста родителей производителей и номера кладки в сезоне, в которой вылупились производители, на долю самцов в потомстве, но не выявлено влияние возраста на соотношение полов (Маркова, 2007). Размер кладки – один из селекционируемых признаков у волнистых попугайчиков (Маркова, 2008). Целью данного исследования было определение коэффициентов повторяемости размера кладки и соотношения полов в потомстве по данным первых-третьих кладок в сезоне размножения однолетних, двулетних и трёхлетних птиц.

Материалы и методы

Исследования проводились на волнистых попугайчиках (*Melopsittacus undulatus* Show, 1805) с 2001 по 2008 год в течение семи сезонов размножения.

Разведение попугайчиков проводилось по следующей схеме. Гнездовой сезон начинали с установки гнездового домика. Начав сезон размножения, самки откладывали через день по одному яйцу, формируя кладку. Кладка включала от 4 до 13 яиц. После вылета из гнезда 3–4 птенцов самки начинали откладывать яйца в то же самое гнездо, формируя следующую кладку, и весь процесс повторялся сначала. После вылета птенцов третьей кладки (иногда первой, второй или четвёртой) гнездо снималось, и около полугода птицы отдыхали. Гнездовой сезон начинался в сентябре-октябре и заканчивался в мае-июне. Пары формировались в основном искусственно. Условия содержания были одинаковы для всех пар.

Для определения коэффициентов повторяемости размера кладки и доли самцов в потомстве в течение каждого из семи гнездовых сезонов учитывались данные самок, каждая из которых сделала 2 кладки в течение первого-второго гнездовых сезонов и 3 кладки в течение третьего-седьмого гнездовых сезонов. Средний размер кладки и доли самцов в потомстве птиц разного возраста определяли по данным двух или трёх кладок в течение гнездового сезона. Коэффициент повторяемости среднего размера кладки и доли самцов в потомстве самок разного возраста определяли по данным однолетних и двулетних птиц. Также определяли коэффициент повторяемости размера первых, вторых и третьих кладок и доли самцов в потомстве в этих кладках по данным однолетних и двулетних птиц.

Была произведена проверка на соответствие распределений исследуемых признаков нормальному закону с помощью показателей асимметрии и эксцесса, которая показала, что выборочные данные взяты из нормально распределяющейся генеральной совокупности. Коэффициент повторяемости определяли с помощью однофакторного дисперсионного анализа, схема которого представлена в табл. 1.

Таблиця 1.

Схема аналізу дисперсійного комплексу

Варіація	df	MS	F	Компоненти дисперсії
Межиндивідуальна	a-1	MS _m	$\frac{MS_m}{MS_b}$	$s_k^2 = \frac{MS_m - MS_b}{k}$
Внутриіндивідуальна	a(k-1)	MS _b		$s_e^2 = MS_b$

Примечания: df – число степеней свободи, MS – середній квадрат, a – число самок, k – число спостережень признака для кожної самки, F – критерій Фишера, s_k^2 – компонент дисперсії, обумовлений різницями між особями, s_e^2 – компонент дисперсії, обумовлений різницями признака внутрі особей.

Коефіцієнт повторюваності вичислявся по формулі:

$$R = \frac{s_k^2}{s_k^2 + s_e^2} \text{ (Рокицкий, 1978; Lessells, Voag, 1987).}$$

Результати і обговорення

Результати визначення коефіцієнтів повторюваності розміру кладки представлені в табл. 2–4. Були отримані значимі коефіцієнти повторюваності розміру кладки по результатам п'ятого, шостого і сьомого гніздових сезонів, в яких приймало участь максимальне кількість самок. Середній коефіцієнт повторюваності склав R=0,455 (p<0,001), який близький до результатів, отриманих на великій синиці – R=0,45 (Van der Jeugd, McCleery, 2002) і скворця звичайного – R=0,47 (Christians et al., 2001). Значимі коефіцієнти повторюваності виявлені в ході аналізу середнього розміру кладки однолітніх і дволітніх самок – R=0,624 (p<0,001) і дволітніх і трьохлітніх самок – R=0,468 (p<0,05). Найбільшим схожеством володіють другі і треті кладки в сезоні розмноження однолітніх і дволітніх птахів. Коефіцієнт повторюваності перших кладок також значим – R=0,406 (p<0,01) і перевищує такий, отриманий на домішному крапивнику – R=0,27 (Kennedy, White, 1991) і чорному дрозді – R=0,29 (Postma, van Noordwijk, 2005).

Таблиця 2.

Коефіцієнти повторюваності розміру кладки самок семи сезонів розмноження

Сезон розмноження	Кількість самок	F-критерій	p	Коефіцієнт повторюваності
1	4	0,407	>0,05	0
2	6	3,229	>0,05	0,527
3	11	1,952	>0,05	0,322
4	14	1,557	>0,05	0,156
5	28	3,213	<0,001	0,425
6	19	3,748	<0,001	0,478
7	39	3,589	<0,001	0,463

Таблиця 3.

Коефіцієнти повторюваності середнього розміру кладки однолітніх, дволітніх і трьохлітніх самок

Вік самок	Кількість самок	F-критерій	p	Коефіцієнт повторюваності
1–2	38	5,875	<0,001	0,624
2–3	16	2,757	<0,05	0,468
1–3	16	1,890	>0,05	0,309

Результати визначення коефіцієнтів повторюваності частоти самців в потомстві представлені в табл. 5–7. Не було виявлено значимих коефіцієнтів повторюваності частоти самців в потомстві окремих самок ні в одному з семи сезонів розмноження, що узгоджується з даними про різницях перших, других і третіх кладок в сезоні по співвідношенню статей у хвилястих попугайчиків (Маркова, 2007). Також не значимі коефіцієнти повторюваності частоти самців в потомстві однолітніх, дволітніх і трьохлітніх птахів. Але при аналізі перших, других і третіх кладок окремо виявлено, що перші і другі кладки значимо схожі у однолітніх і

двулетних самок: $R=0,264$ ($p<0,05$) и $R=0,307$ ($p<0,05$) соответственно. То есть тенденция давать больше птенцов определённого пола в первых или вторых кладках проявляется у отдельных самок на протяжении жизни. Полученные данные свидетельствуют о непостоянстве соотношения полов у отдельных самок в течение гнездового сезона и согласуются с теми литературными источниками, в которых не было выявлено значимых коэффициентов повторяемости по результатам первых и вторых кладок в течение одного гнездового сезона (Leech et al., 2001; Oddie, Reim, 2002).

Таблица 4.

Коэффициенты повторяемости размера первых, вторых и третьих кладок в сезоне размножения однолетних и двулетних самок

Номер кладки в сезоне	Количество самок	F–критерий	p	Коэффициент повторяемости
1	41	2,370	<0,01	0,406
2	38	4,130	<0,001	0,610
3	28	3,506	<0,001	0,556

Таблица 5.

Коэффициенты повторяемости доли самцов в потомстве самок семи сезонов размножения

Сезон размножения	Количество самок	F–критерий	p	Коэффициент повторяемости
1	4	0,997	>0,05	0
2	6	1,791	>0,05	0,281
3	11	1,434	>0,05	0,126
4	14	1,902	>0,05	0,231
5	28	1,141	>0,05	0,045
6	19	0,670	>0,05	0
7	39	1,231	>0,05	0,072

Таблица 6.

Коэффициенты повторяемости доли самцов в потомстве однолетних, двулетних и трёхлетних самок

Возраст самок	Количество самок	F–критерий	p	Коэффициент повторяемости
1–2	38	1,234	>0,05	0,105
2–3	16	1,045	>0,05	0,022
1–3	16	0,615	>0,05	0

Таблица 7.

Коэффициенты повторяемости доли самцов в первых, вторых и третьих кладках в сезоне размножения в потомстве однолетних и двулетних самок

Номер кладки в сезоне	Количество самок	F–критерий	p	Коэффициент повторяемости
1	41	1,718	<0,05	0,264
2	38	1,888	<0,05	0,307
3	28	1,685	>0,05	0,255

Выводы

Таким образом, выявлены статистически значимые коэффициенты повторяемости размера кладки, как в результате анализа кладок одного гнездового сезона, так и в результате анализа кладок птиц разного возраста. Высокие коэффициенты повторяемости размера кладки волнистых попугайчиков согласуются с вычисленным для этого признака коэффициентом наследуемости $h^2=0,398$ (Маркова, 2008). Селекция волнистых попугайчиков по размеру кладки будет эффективна в раннем возрасте. Результаты вычисления коэффициентов повторяемости соотношения полов подтверждают данные о различиях по этому признаку первых, вторых и третьих кладок в сезоне, а также свидетельствуют о том, что наследуемость этого признака очень низка, то есть вести по нему отбор будет неэффективно.

Благодарности

Выражаю благодарность проф. Л.А.Атраментовой за помощь в проведении статистического анализа и интерпретации полученных результатов.

Список литературы

- Кочиш И.И. Селекция в птицеводстве. – М.: Колос, 1992. – 272с.
- Маркова О.А. Анализ соотношения полов в потомстве волнистых попугайчиков (*Melopsittacus undulatus*) в зависимости от параметров размножения и подбора производителей // Вісник Харківського національного університету імені В.Н.Каразіна. Серія: біологія. – Харків, 2007. – Вип.6, №788. – С. 48–53.
- Маркова О.А. Наследуемость размера кладки волнистого попугайчика *Melopsittacus undulatus* // Материалы III международной конференции молодых учёных «Биология: от молекулы до биосферы». – Харьков, 2008. – С. 195–196.
- Рокицкий П.Ф. Введение в статистическую генетику. – Мн.: Вышэйшая школа, 1978. – 448с.
- Фолконер Д.С. Введение в генетику количественных признаков. – М.: Агропромиздат, 1985. – 486с.
- Appleby B.M., Petty S.J., MacDonald D.W. Does variation of sex ratio enhance reproductive success of offspring in tawny owls (*Strix aluco*) // Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences. – 1997. – Vol.264. – P. 1111–1116.
- Bañbura J., Zieliński P. Repeatability of reproductive traits in female barn swallows *Hirundo rustica* // Ardea. – 2000. – Vol.88. – P. 75–80.
- Christians J.K., Evanson M., Aiken J.J. Seasonal decline in clutch size in European starlings: a novel randomization test to distinguish between the timing and quality hypotheses // Journal of Animal Ecology. – 2001. – Vol.70. – P.1080–1087.
- Erikstad K.E., Bustnes J.O., Moum T. Clutch-size determination in precocial birds – a study of the common eider // Auk. – 1993. – Vol.110. – P. 623–628.
- Gibbs H.L. Heritability and selection on clutch size in Darwin's medium ground finches (*Geospiza fortis*) // Evolution. – 1988. – Vol.42. – P. 750–762.
- Griffith S., Ornborg J., Russell A. et al. Correlations between ultraviolet coloration, overwinter survival and offspring sex ratio in the blue tit // Journal of Evolutionary Biology. – 2003. – Vol.16. – P. 1045–1054.
- Hochachka W.M. Repeatable reproduction in song sparrows // The Auk. – 1993. – Vol.110. – P. 603–613.
- Kennedy E.D., White D.W. Repeatability of clutch size in house wrens // Wilson Bulletin. – 1991. – Vol.103. – P. 552–558.
- Leech D.I., Hartley I.R., Stewart I.R.K. et al. No effect of parental quality or extrapair paternity on brood sex ratio in the blue tit (*Parus caeruleus*) // Behavioral Ecology. – 2001. – Vol.12. – P. 674–680.
- Lessells C.M., Boag P.T. Unrepeatable repeatabilities: A common mistake // The Auk. – 1987. – Vol.104. – P. 116–121.
- Myrberget S. Repeatability of clutch size in willow grouse *Lagopus lagopus* // Ornis Scandinavica. – 1989. – Vol.20. – P. 74–76.
- Oddie K.R., Reim C. Egg sex ratio and paternal traits: using within-individual comparisons // Behavioral Ecology. – 2002. – Vol.13. – P. 503–510.
- Perrins C.M., Jones P.J. The inheritance of clutch size in the great tit (*Parus major*) // Condor. – 1974. – Vol.76. – P. 225–228.
- Petersen M.R. Reproductive ecology of emperor geese – annual and individual variation in nesting // Condor. – 1992. – Vol.94. – P. 383–397.
- Pietiäinen H. Seasonal and individual variation in the production of offspring in the ural owl *Strix uralensis* // Journal of Animal Ecology. – 1989. – Vol.58. – P. 905–920.
- Postma E., van Noordwijk A.J. Genetic variation for clutch size in natural populations of birds from a reaction norm perspective // Ecology. – 2005. – Vol.86. – P. 2344–2357.
- Van der Jeugd H.P., McCleery R.H. Effects of spatial autocorrelation, natal philopatry and phenotypic plasticity on the heritability of laying date // Journal of Evolutionary Biology. – 2002. – Vol.15. – P. 380–387.
- Van Noordwijk A.J., Van Balen J.H., Scharloo W. Genetic and environmental variation in clutch size of the great tit (*Parus major*) // Netherlands Journal of Zoology. – 1981. – Vol.31. – P. 342–372.
- Whittingham L.A., Dunn P.O., Nooker J.K. Maternal influences on brood sex ratios: an experimental study in tree swallows // Proceedings: Biological Sciences. – 2005. – Vol.272. – P. 1775–1780.

Представлено: Л.П.Харченко

Рекомендовано до друку: А.Ю.Утєвським

© О.О.Маркова, 2009