

МИНИСТЕРСТВО ПРИРОДНЫХ РЕСУРСОВ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
ВОРОНЕЖСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ПРИРОДНЫЙ БИОСФЕРНЫЙ
ЗАПОВЕДНИК

РОЛЬ ОСОБО ОХРАНЯЕМЫХ ПРИРОДНЫХ ТЕРРИТОРИЙ
ЦЕНТРАЛЬНОГО ЧЕРНОЗЕМЬЯ
В СОХРАНЕНИИ И ИЗУЧЕНИИ
БИОРАЗНООБРАЗИЯ ЛЕСОСТЕПИ

М а т е р и а л ы
научно-практической конференции,
посвященной 75-летию
Воронежского государственного
природного биосферного заповедника

Воронеж, ст. Графская
1 - 3 октября 2002 г.

Воронеж 2002

Роль особо охраняемых природных территорий Центрального Черноземья в сохранении и изучении биоразнообразия лесостепи: Материалы научно-практической конференции посвященной 75-летию Воронежского государственного природного биосферного заповедника, Воронеж, ст. Графская 1-3 октября 2002 г. - Воронеж, изд-во "Кривичи", 2002. 248 с.

В сборнике публикуются материалы, отражающие широкий круг вопросов, связанных с охраной биоразнообразия лесостепи. Особое внимание уделено природным комплексам особо охраняемых природных территорий Центрального Черноземья. Отдельный раздел составляют результаты многолетних исследований Воронежского заповедника.

Для специалистов по охране окружающей среды, работников особо охраняемых природных территорий, географов, ботаников, зоологов, лесоведов.

Редакционная коллегия: В.А. Семенов, А.И. Масалыкин,
Ю.П. Лихацкий (редактор),
П.Д. Венгеров, А.Г. Николаев

Оригинал-макет: Ю.П. Лихацкий

Воронежский государственный природный биосферный
заповедник, 2002

ООО «Кривичи», 2002

ВАРИАБЕЛЬНОСТЬ ЯИЦ В КЛАДКАХ И ВНУТРИВИДОВОЙ ПАРАЗИТИЗМ У ПТИЦ

А.Д. Нумеров

Воронежский государственный университет

Поскольку яйца одной самки могут рассматриваться как гомологичные структуры организма, их изменчивость служит проявлением одной из форм внутрииндивидуальной изменчивости (Венгеров, 2001). То есть, генетические, возрастные и другие индивидуальные особенности самок обеспечивают относительную индивидуальность и стабильность откладываемых каждой из них яиц. А уровень общей (популяционной) изменчивости яиц следовательно определяют, в наибольшей степени, различия между самками (кладками).

Превышение доли межкладкового компонента изменчивости над внутрикладковым прослежено и показано для многих видов птиц (Мянд, 1988; Нумеров и др., 1995; Климов, 1997; Венгеров, 2001 и др.). Учитывая это обстоятельство мы попытались выяснить степень увеличения внутрикладковой изменчивости в случаях, когда кладки содержали яйца 2-х и более самок. А так же оценить возможность распознавания таких кладок с помощью различных показателей изменчивости.

Факты внутривидового паразитизма достоверно установлены нами только для обыкновенного скворца, материал по другим видам анализируется для кладок нормальных и увеличенных размеров. Последние могли содержать яйца, подложенные другими самками.

Материал и методы

Наблюдения за размножением обыкновенного скворца проведены в двух популяциях: в 1976-1983 и 1987-1988 гг. в Окском биосферном заповеднике (Ю-В часть Мещерской низменности, 54 45' с.ш., 40 38' в.д.) и в 1990-2000 гг. в Усманском бору (С-3 Воронежской области, 51 47' с.ш., 39 20' в.д.). И на той и на другой территориях встречается номинальный подвид обыкновенного скворца (*Sturnus vulgaris vulgaris*) (Степанян, 1990). Скворец гнездится в естественных дуплах и искусственных гнездовьях. Все наблюдения проведены за птицами размножающимися в искусственных гнездовьях. Последние размещены на обеих территориях однотипно, в соответствии с требованиями к постоянным пробным площадям (Нумеров, 1992). В Окском заповеднике на территории 2-х кордонов и центральной усадьбе заповедника - поселке Брыкин Бор (500 скворечников). В Усманском бору на территории биостанции Воронежского университета - к. Веневитиново (100 скворечников).

Всего в 1976-2000 гг. под наблюдением находилось 1294 гнезда скворца. В каждом жилом гнезде измерены яйца, отловлены и окольцованы размножающиеся птицы (вылов по годам составлял от 55 до 95 %), прослежена судьба яиц и птенцов, окольцованы птенцы-слетки. Однако детальные (2-3 раза в сутки) наблюдения за гнездами в период откладки яиц проведены только в 1976, 1979,

1982, 1983, 1988, 1990, 1991, 1993-1996, 1998 и 2000 гг. Суммарно количество таких гнезд составило 293. Яйца метили простым мягким карандашом, нанося порядковый номер яйца (размер цифры не более 1 мм), а затем фиксировали метку бесцветным лаком. Площадь метки составляла не более 1-2 мм". Сохранность меток в течение всего периода откладки яиц и насиживания была близка к 100 %.

Случаи внутривидового гнездового паразитизма (ВГП) регистрировали используя метод наблюдений за процессом откладки яиц, учитывая очередность их снесения. К ВГП отнесены все случаи, когда: 1) в гнезде за одни сутки появлялось более одного яйца, а в предшествующий день яйцо было снесено; 2) яйцо появлялось после завершения кладки и 2-3-х дневного насиживания; 3) число овулировавших (лопнувших) фолликулов у самки-хозяйки гнезда было меньше, чем яиц в кладке. Последний способ использован ограниченно и только в 1976 году, в соответствии с методикой М.М. Слепцова (1948).

В целом, подложенные яйца, по нашим наблюдениям, отличались от других интенсивностью окраски и структурой скорлупы (46 % случаев), формой (14 %) и размерами. Поскольку структура скорлупы в полевых условиях не измеряется количественно, а отличие формы подложенных яиц наблюдали редко, для анализа мы использовали стандартные промеры (длина и диаметр) 912-ти яиц в 191 кладке за 1990-1999 годы. По ним вычислены коэффициенты вариации (CV %) длины и диаметра яиц каждой кладки, внутрикладковая изменчивость тех же параметров в двух вариантах (по отклонению от средней (S_x), и по отклонению от максимального значения (S_{max}) (Венгеров, 1991), а так же максимальная дистанция Евклида (MED), используемая в кластерном анализе.

Кроме обыкновенного скворца, нами проведен анализ внутрикладковой вариабельности яиц, выполненный с использованием коэффициента вариации и показателя MED для чомги, лысухи, камышницы, красноголового нырка, хохлатой чернети, озерной чайки и обыкновенной сороки. Размеры яиц указанных видов получены в Рязанской (1974-1988) и Воронежской (1990-2000 гг.) областях. Помимо собственных наблюдений, для вычислений, нами использованы некоторые данные о размерах яиц, полученные в Липецкой области (Климов и др., 1998). Для всех этих видов сравнению подвергнута вариабельность яиц в кладках нормального и увеличенного размера.

Результаты и их обсуждение

Обыкновенный скворец. Случаи внутривидовых подкладок яиц наблюдали ежегодно. По годам доля гнезд с подложенными яйцами составляла от 7.14 % (1983) до 62.5 % (1992). Всего зарегистрировано 48 случаев подкладки яиц 2-мя и более самками, в среднем 16.38 % от общего числа гнезд, за которыми вели наблюдения. Какой либо четкой взаимосвязи в изменении количества гнездящихся пар, числа гнезд с подложенными яйцами и их долей не обнаружено.

Общее распределение длины и диаметра яиц всех кладок (исключая подложенные яйца) не отличалось от нормального. В распределении этих же параметров яиц паразитических самок наблюдались существенные отклонения, особенно в распределении диаметра (рис. 1, D). Для них характерна увеличенная

доля яиц с меньшими абсолютными значениями. По средним размерам яйца этих двух групп достоверно не различались, но вариабельность паразитических была выше (4.1 % и 5.0 % по длине и 3.0 % и 4.2 % по диаметру). Как известно, величина диаметра яйца в большей степени связана с его объемом. Поэтому, возможно, яйца паразитических самок с низкими значениями диаметра (объема) свидетельствует об их определенной "ущербности". Возможно, такие яйца откладывают птицы не выдержавшие конкуренции за территорию и не имеющие собственных гнезд.

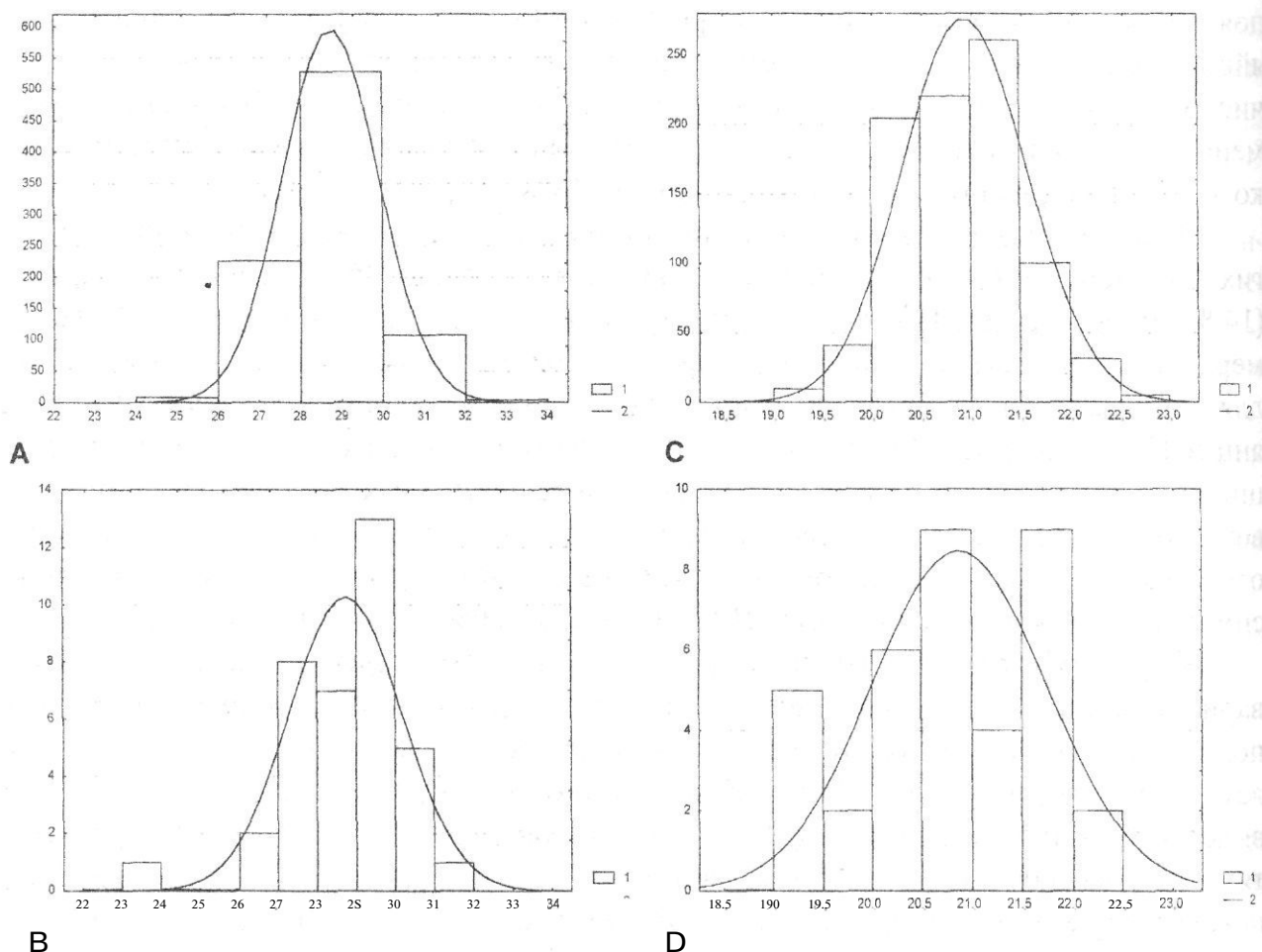


Рис. 1. Распределение (1) длины (А, В) и диаметра (С, D) яиц обыкновенного скворца в нормальных кладках (А, С) и яиц паразитических самок (В, D). 2 - нормальное распределение.

Учитывая повышенную вариабельность паразитических яиц, мы предприняли попытку оценить возможность распознавания таких кладок с помощью различных показателей изменчивости (MED , CV , S_x , S_{max}). Для этого из пяти случайно выбранных кладок (по пять яиц), без видимых признаков паразитических яиц, были сформированы новые пять кладок, так же случайным образом (все кладки 1990 года). То есть, новые кладки содержали по одному яйцу из исходных. Затем для каждой кладки (обоих групп) вычислены четыре показателя изменчивости. Результаты представлены в таблице 1. Как видим, в кладках 2-5 все показатели изменчивости выше в смешанных кладках. В кладке №1 вариабельность длины и диаметра была в противофазе. Только показатель MED во

всех случаях принимал более высокие значения при смешении яиц различных кладок. В среднем, этот показатель оказался выше в 1.9 раза для смешанных кладок по сравнению с исходными. Коэффициент вариации повышался, в среднем, в 1.9 и 1.6 раза (длина и диаметр соответственно). Внутрикладковая изменчивость (S_x) в 1.7 раза, а по отклонению от максимального значения (S_{max}), - в 1.5 раза (в обоих случаях длина и диаметр одинаково).

Таблица 1

Соотношение показателей изменчивости в нормальных (1) и смешанных (2) кладках обыкновенного скворца

Кладки	Показатели изменчивости							
	MED		CV		S_x		S_{max}	
	1	2	1	2	1	2	1	2
1	1.30	1.43	1.96*	1.75	1.99	1.60	3.01	2.30
			0.71	1.38	0.75	1.49	0.93	1.42
2	1.14	2.04	1.65	2.67	1.74	2.27	2.34	3.40
			1.30	1.25	1.18	1.11	1.75	2.25
3	1.20	2.67	1.75	3.55	1.69	3.04	3.16	4.10
			0.77	1.63	0.73	1.71	1.20	1.99
4	0.61	2.22	0.75	2.88	0.62	2.41	1.20	3.34
			0.88	1.64	0.78	1.58	1.44	2.80
5	0.89	1.43	0.59	1.73	0.51	1.68	1.26	2.77
			1.48	2.34	1.44	2.45	2.35	3.27

* - в числителе показатель вариации длины в знаменателе - диаметра яиц в кладке

Для наглядности степени разделения нормальных и смешанных кладок по показателям изменчивости, эти данные представлены на рисунке 2. Кроме показателя MED, все другие имеют на оси ординат - значения изменчивости диаметра, на оси абсцисс - изменчивости длины.

На рисунке 2 хорошо видно, что и по коэффициенту вариации (V) и по показателям внутрикладковой изменчивости (C, D) приблизительно одинаково удалось разделить исходные и экспериментальные кладки. В случае D это разделение получилось несколько хуже. Показатель MED во всех случаях оказался выше в смешанных кладках.

То есть, используя максимальное Евклидово расстояние и стандартные показатели изменчивости можно выявить повышенную изменчивость кладок, содержащих яйца различных самок. Однако, в приведенных выше расчетах, были использованы максимально смешанные кладки - по одному от каждой самки. В природных условиях такие случаи не зарегистрированы, поэтому мы вычислили два стандартных показателя изменчивости (MED и CV) для реальных кладок с паразитическими яйцами, измеренными в 1990-1999 гг.

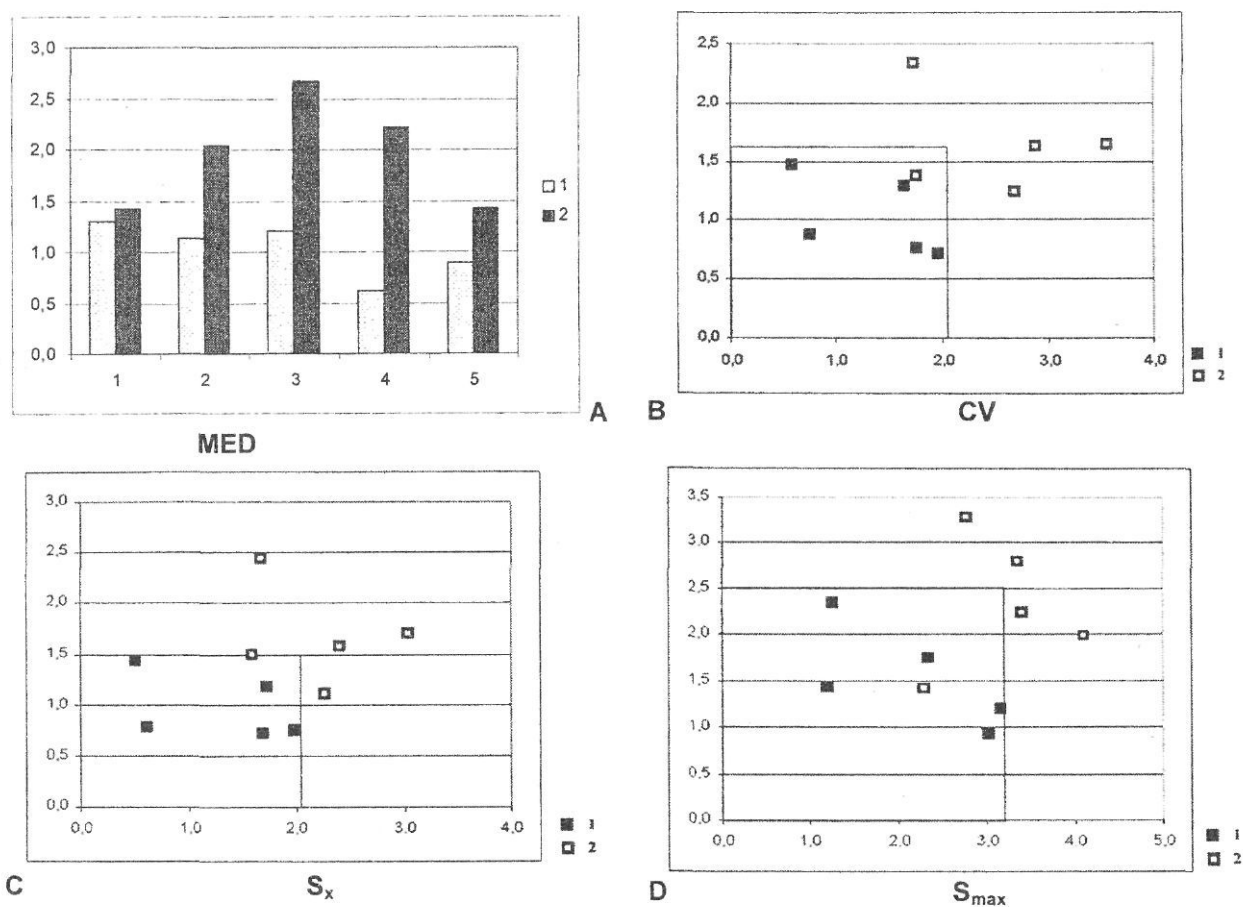


Рис. 2. Распределение исходных (1) и смешанных (2) кладок на плоскости координат изменчивости длины и диаметра (B, C, D) и гистограмма максимальных расстояний Евклида (A).

Чтобы исключить возможное влияние такого фактора как количество яиц в кладке, нами вычислены средние значения показателя MED для кладок скворца различного размера отдельно. На рисунке 3 представлены эти результаты. Как видим, для всех величин кладок с подложенными яйцами средние значения MED (1, рис.3) выше, чем кладок того же размера одной самки. Для кладок из 4-х и 5-ти яиц это увеличение составило 1.7 и 1.9 раза соответственно ($p < 0.05$). Для кладок из 6-ти яиц значения MED выше в 1.4 раза ($p > 0.05$).

Таким образом, максимальная дистанция Евклида превышающая для кладки значение 2.4, может свидетельствовать о наличии в этой кладке обыкновенного скворца яиц 2-х или более самок ($p < 0.05$). Специальные наблюдения показали, что все кладки содержащие 8 и более яиц, включают яйца 2-х и более самок. Кладки из 7-ми яиц так же имеют очень высокую вероятность наличия подложенных яиц (78.5 %).

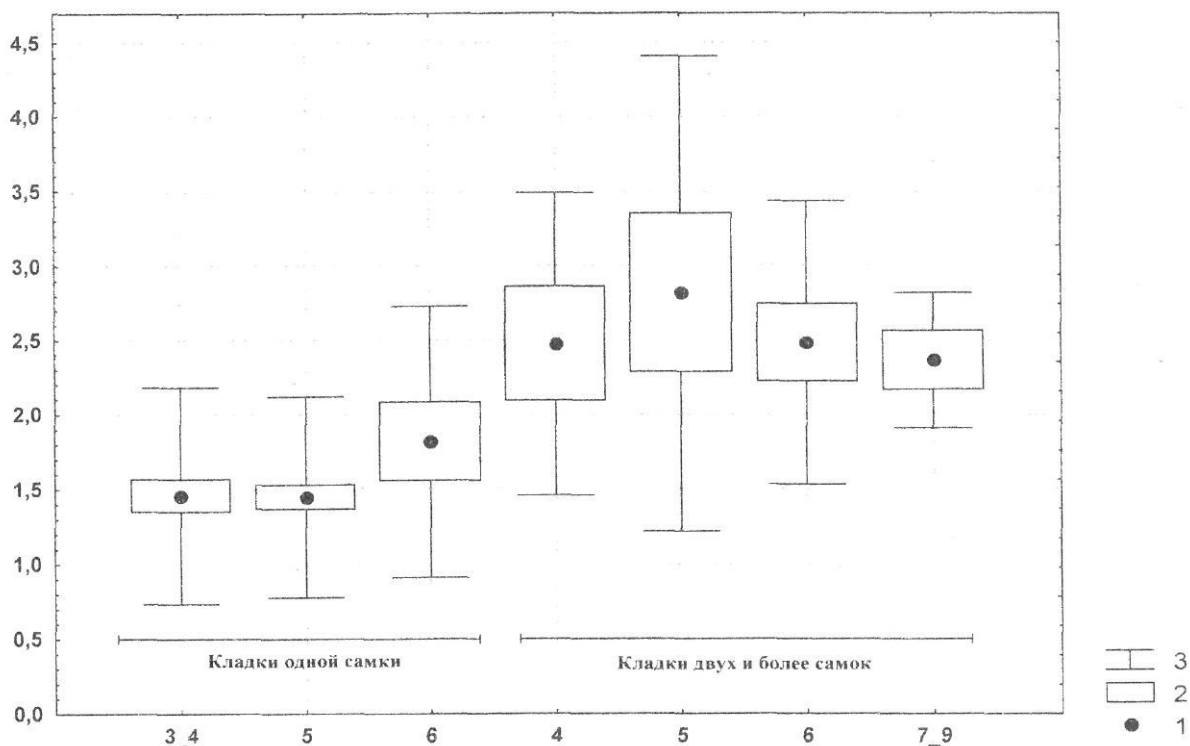


Рис. 3. Средние (1) значения максимальных дистанций Евклида (MED), ошибка (2) и среднее квадратичное отклонение (3) в кладках обыкновенного скворца различной величины.

Коэффициенты вариации длины и диаметра яиц, отложенных одной самкой скворца, как правило, не превышают значений 2.5 % по диаметру и 4.0 % по длине (рис. 4, А). Среди всех обследованных кладок только 6 (4.6 %) превышали эти пределы. В кладках, где яйца были отложены 2-мя и более самками вне пространства ограниченного теми же границами (2.5 и 4.0 %) оказываются 58.3 % кладок (рис. 4, В). Максимальные вариации яиц в таких кладках достигают 7.9 % по длине и 7.1 % по диаметру.

Для определения степени повышения внутрикладковой вариабельности при подкладке в нее яиц другой самкой мы провели специальный анализ таких кладок. Для этого были вычислены коэффициенты вариации "паразитических" кладок, где подложенное яйцо (яйца) были заменены средними значениями яиц данной кладки. Результаты преобразованного таким образом распределения коэффициентов вариации (рис. 4, В) представлены на рисунке 5. У всех кладок существенно снижался коэффициент вариации. По длине от 1.0 до 8.0 раз (в среднем в 2.5), а по диаметру от 1.0 до 19.1 раз, в среднем в 2.7 раза. За исключением 2-х кладок (5.6 %), все они попадали в прямоугольник (2.5 x 4.0 %).

Таким образом, кладки содержащие яйца более чем одной самки характеризуются повышенным уровнем изменчивости. Используя максимальное Евклидово расстояние и коэффициенты вариации длины и диаметра яиц обыкновенного скворца можно выявить такие кладки. В то же время, в ряде случаев, подложенные яйца не отличались от яиц в "хозяйской" кладке по размерам и форме. С другой стороны, нормальные кладки одной самки содержали выде-

ляющиеся размерами и формой яйца (4-7 %). Таким образом, только отличие размеров, формы, окраски отдельных яиц в кладке не может быть абсолютно точным доказательством принадлежности этих яиц другой самке. Поэтому морфологический метод может быть хорошим подспорьем в оценке "подозрительных" кладок и должен использоваться в сочетании с другими методами для определения кладок, содержащих яйца 2-х или более самок.

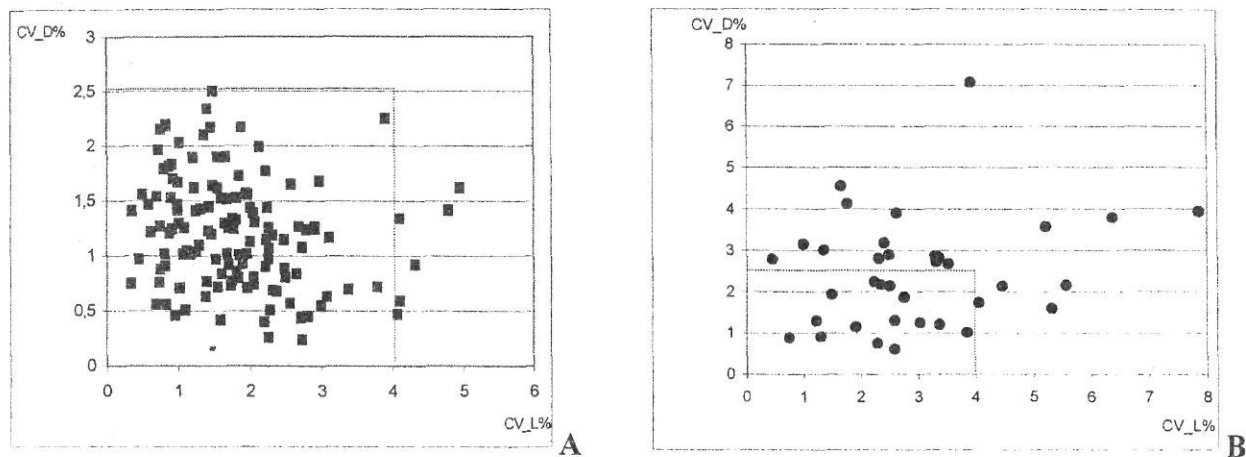


Рис. 5. Распределение коэффициентов вариации яиц кладок 2-х или более самок, где подложенные яйца заменены средними значениями (на плоскости координат изменчивости длины и диаметра).

Основываясь на полученных результатах, нами предпринята попытка оценки уровня внутрикладковой изменчивости яиц для других видов птиц, обладающих большим или меньшим размером кладок и размерами яиц (чомга, красноголовый нырок, хохлатая чернеть, камышница и другие). Поскольку специальных наблюдений за гнездами этих видов мы не проводили, и соответ-

венно фактов регистрации случаев внутривидового паразитизма не имеем, сравнению подвергнуты размеры яиц в кладках нормальных (для вида) размеров и увеличенных кладках. Правомерность такого деления основана на длительных исследованиях гнездовой биологии рассматриваемых видов птиц в различных точках их ареалов. Многие авторы, изучавшие экологию гусеобразных, считают, что максимальный размер кладки у уток и нырков, как правило, не превышает 12 яиц (Дементьев и др., 1952; Немцев, 1956; Яновский, 1991; Jansen, Bollinger, 1998 и другие). Например, для красноголового нырка и хохлатой чернети, - кладки содержащие более 12 яиц, с большой вероятностью являются кладками двух или более самок (Скрябин, 1967, 1975; Меднис, 1968; Дебело, 1977; Иванов, 1980; Makatsch, 1974). Для такого вида, как Каролинская утка, - нормальным считается размер кладки не превышающий 15 яиц (Semel, Sherman, 2001). Специальное исследование А.И. Михантьева и М.А. Селивановой (2001) наглядно демонстрирует, что если не принимать в расчет гнезда с признаками совместной откладки яиц двумя или более самками, размеры кладок никогда не превышают нормы. Средняя многолетняя (1969-1998 гг.) величина кладки у кряквы составила 8.3 ± 0.1 (по годам: 9.6 ± 0.2 7.2 ± 0.3 яиц, $n=691$), у красноголового нырка – 8.5 ± 0.1 (10.1 ± 0.3 – 7.2 ± 0.3 , $n=617$) и у хохлатой чернети 8.6 ± 0.1 (9.8 ± 0.2 – 7.4 ± 0.3 , $n=584$) яиц на гнездо (Михантьев, Селиванова, 2001).

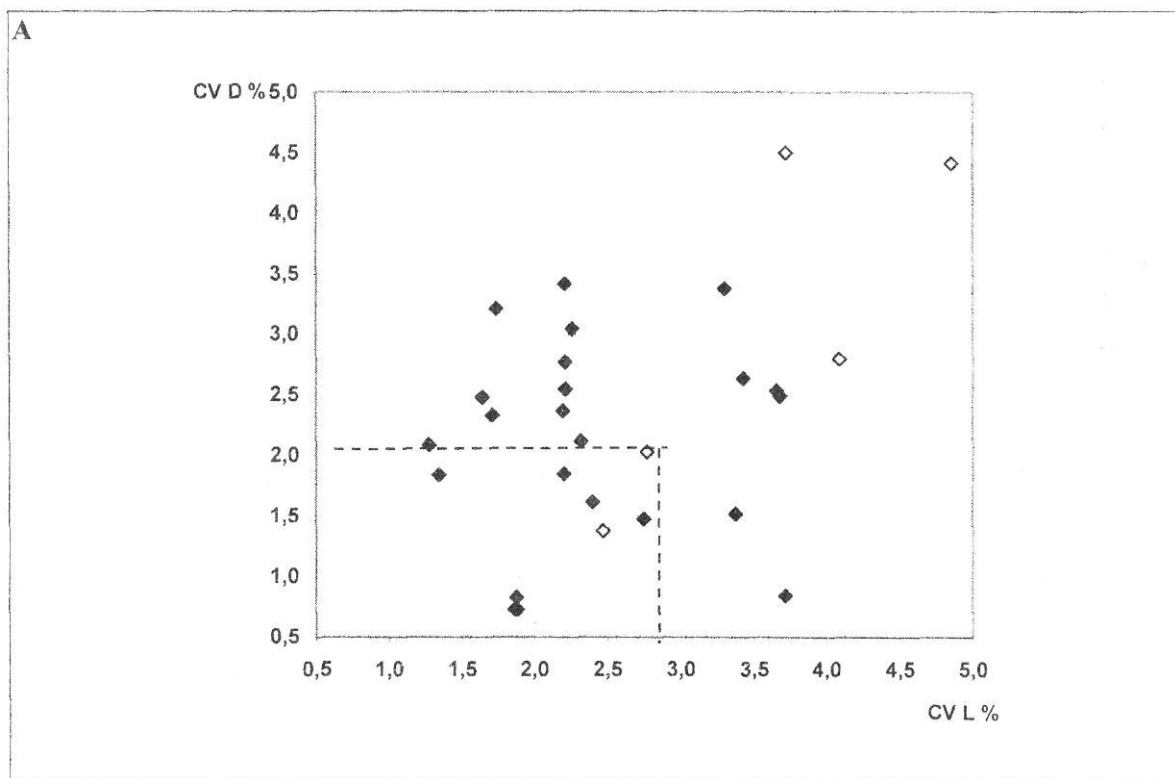
Для озерной чайки кладки, содержащие более 3-х яиц, вероятно являются кладками нескольких самок. Для чомги - это кладки с более чем 5-ю яйцами, для камышницы - более, чем с 11-ю, для лысухи - более, чем с 9-ю яйцами. Случаи регистрации кладок, превышающих максимальные значения по количеству содержащихся в них яиц, мы находим в литературе для многих видов птиц. Естественно считать их все, априори случаями внутривидового паразитизма нельзя, но все они требуют специального рассмотрения, так как могут содержать яйца нескольких самок.

Рассмотрим значения показателей изменчивости ($CV\%$ и MED - максимальная дистанция Евклида), вычисленных по данным о размерах яиц в кладках различной величины у перечисленных видов.

Красноголовый нырок. Хохлатая чернеть. По нашим наблюдениям на Юго-востоке Мещерской низменности и Воронежской области, среди 22-х измеренных кладок красноголового нырка - 3 (13.6 %) содержали более 12 яиц. Некоторые яйца в этих кладках выделялись размерами и степенью насиженности. Кроме собственных наблюдений, для вычислений, нами использованы сведения о размерах яиц (пять кладок 7-15 яиц), полученные в Липецкой области (Климов и др., 1998). Результаты анализа приведены на рисункеб. Треугольниками (рис.6,А) обозначены точки, соответствующие коэффициентам вариации кладок с более чем 12-ю яйцами. Дополнительными пунктирными линиями область среднепопуляционных (нормальных) вариаций, вычисленная по средним значениям для кладок. Как видим, только три кладки из пяти подозреваемых на принадлежность более чем одной самке, проявили повышенную вариабельность. Две - точно вписались в "нормальную область", а значительное количество кладок с 7-12-ю яйцами проявили повышенную вариабельность.

Причину такого распределения однозначно определить нельзя, но не исключено, что эти (нормальные по размерам) кладки содержали подложенные яйца. Отсутствие, в настоящее время, каких-либо других доказательств о принадлежности этих кладок одной или двум и более самкам, не позволяет сделать окончательных выводов.

Рассмотрим результаты оценки вариабельности этих же кладок другим методом - MED, рис.6, В. Четыре кладки из пяти кладок (>12 яиц) имели значения MED, превышающие 7,0. Такое же высокое значение (7,32) имела и одна 8-ми яйцевая кладка, а одна кладка из 13-ти яиц - значение MED - 5,2. Для всех других кладок показатель MED имел значение менее 7,0. Среди семи кладок хохлатой чернети (рис.2В, 4), две содержали 14 и 18 яиц. Одна из них по показателю MED явно была кладкой двух или более самок, другая имела значение MED - 6,0. Хотя, возможно, для хохлатой чернети нормальное значение вариации по этому показателю равно шести или пяти. В целом, следует отметить, что используя максимальную дистанцию Евклида и такой показатель внутрикладковой изменчивости как коэффициент вариации, можно выявить повышенную изменчивость кладок, но для однозначных выводов о принадлежности кладки нескольким самкам, требуются специальные исследования.



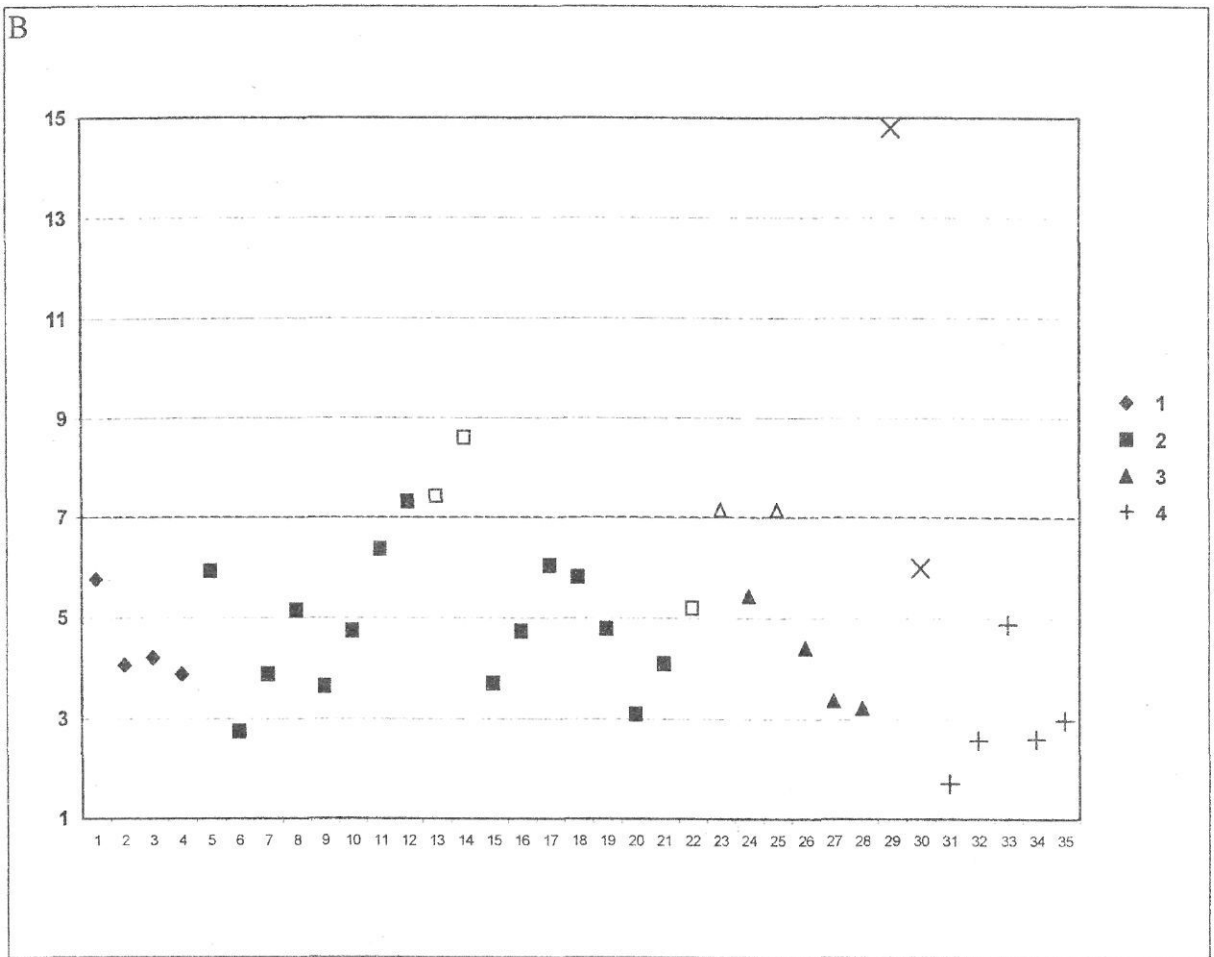


Рис. 6. А - распределение коэффициентов вариации яиц кладок красноглазого нырка на плоскости координат изменчивости длины и диаметра. В - значения максимальной дистанции Евклида яиц в кладках нырка: 1- Рязанская область (кладки 1-4), 2 - Воронежская область (кладки 5-22), 3 - Липецкая область (кладки 23-28). 4 - Хохлатая чернеть (Воронежская и Липецкая области, кладки 29-35). Кладки содержащие более 12 яиц показаны не затемненными фигурами соответствующей формы.

Дополнительно, к вышеприведенным материалам нами вычислены средние значения дистанции MED для кладок красноглазого нырка и хохлатой чернети, содержащих до 12-ти или более яиц. На рисунке 7 представлены эти результаты. Среднее значение MED для величин кладок (7-12 яиц) составило 4.22 ± 0.24 , тогда как для кладок с 13-ю и более яйцами - 7.96 ± 1.06 , то есть в 1.9 раза больше ($p < 0.01$).

Таким образом, учитывая отклонения в нормальности распределения и повышенную вариабельность яиц в кладках, содержащих более 12-ти яиц можно, с большой вероятностью, предполагать, что яйца в этих кладках отложены двумя или более самками этих видов уток.

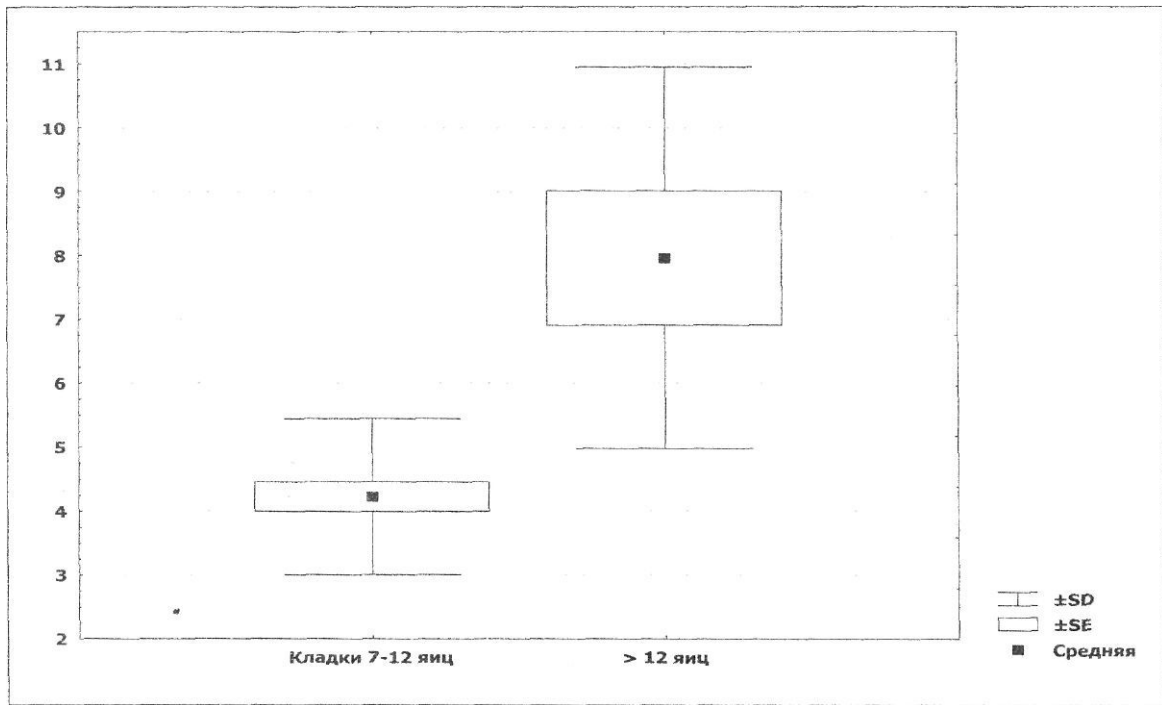


Рис. 7. Средние значения максимальных дистанций Евклида (MED), ошибка (SE) и среднее квадратичное отклонение (SD) в кладках красноголового нырка и хохлатой чернети различной величины (7-12 яиц и более 12 яиц).

Озерная чайка. Общеизвестно, что нормальная кладка большинства видов куликов состоит из 4-х яиц, а большинства видов крачек и чаек из 2-3-х яиц. Причем, у последних 3-е яйцо рассматривают, как дополнительное или страховочное. Оно, как правило меньше по размеру и массе (Gochfeld, 1977; Lundberg, Väisänen, 1979; Baerends, Hogan-Warburg, 1982; Pierotti, Bellrose, 1986). То есть, вариабельность нормальных кладок озерной чайки исходно более высокая (по сравнению с некоторыми другими видами), так как в 82.5 % случаев третье (по порядку откладки) яйцо обладает отличающимися (обычно наименьшими) длиной и диаметром (Gochfeld, 1977).

По данным измерений яиц озерной чайки, полученных нами в Воронежской области, мы вычислили показатель вариации (MED) яиц в кладках, содержащих три и четыре яйца. Результаты вычислений представлены отдельно по годам - 1994 г. (низкая численность), 1995 и 1997 гг. (высокая численность) (рис. 8). Как видим, значение показателя вариации в годы высокой численности (1995, 1997) превышало таковой 1994 г., но самый высокий показатель MED (4.84) был отмечен для кладок из 4-х яиц. Это свидетельствует, по нашему мнению о том, что такие кладки (более 3-х яиц) содержали яйца нескольких самок.

Доля кладок, содержащих более 3-х яиц колеблется от 1.3 % до 3.6 % в различных точках ареала озерной чайки, составляя в среднем 2.52 %. Эти обобщенные данные представлены по осмотрам 1388 кладок в сев. Казахстане,

Рязанской, Воронежской и Липецкой областям (Самородов, 1985; Нумеров и др., 1995; Климов и др., 1998).

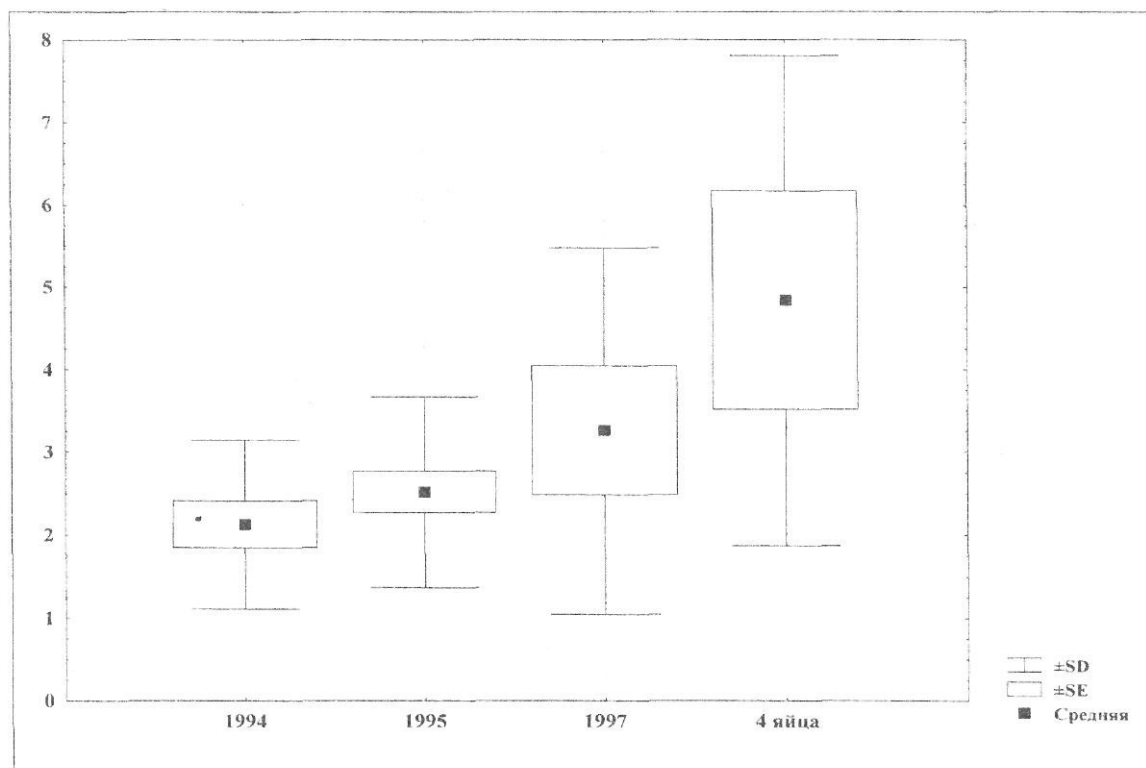


Рис. 8. Средние значения максимальных дистанций Евклида (MED), ошибка (SE) и среднее квадратичное отклонение (SD) в кладках озерной чайки в 1994 ($n=13$ кладок), 1995 и 1997 (30 кладок) годах и кладок содержащих 4 яйца ($n=5$).

Чомга. Лысуха. Камышница. По материалам наблюдений в верхнем Подонье (наши данные по Воронежской области и по Липецкой области из С.М. Климов и др. (1998)) мы провели анализ вариабельности нормальных и кладок с увеличенным числом яиц чомги, лысухи и камышницы. У всех видов значения показателя MED (максимальная дистанция Евклида) длины и диаметра яиц в больших кладках были выше, чем в нормальных. Причем у чомги (6.54 ± 0.92 и 3.52 ± 0.27) различия оказались высоко достоверными ($n=25$, $p < 0.01$). У лысухи достоверно отличался уровень вариации яиц в кладках с 5-6-ю яйцами и более чем 7-ю яйцами ($n=64$, $p < 0.01$). Вариабельность яиц в кладках с 7-8, 9 и более 9-ти яйцами достоверно не различалась, но наиболее крупные кладки имели и самые высокие значения MED (рис. 9). Сходная ситуация отмечена и для кладок камышницы ($n=14$). Но это по средним значениям, а для отдельных кладок, как нормальных так и увеличенного размера, значения MED колебались от 1.5 до 8.6.

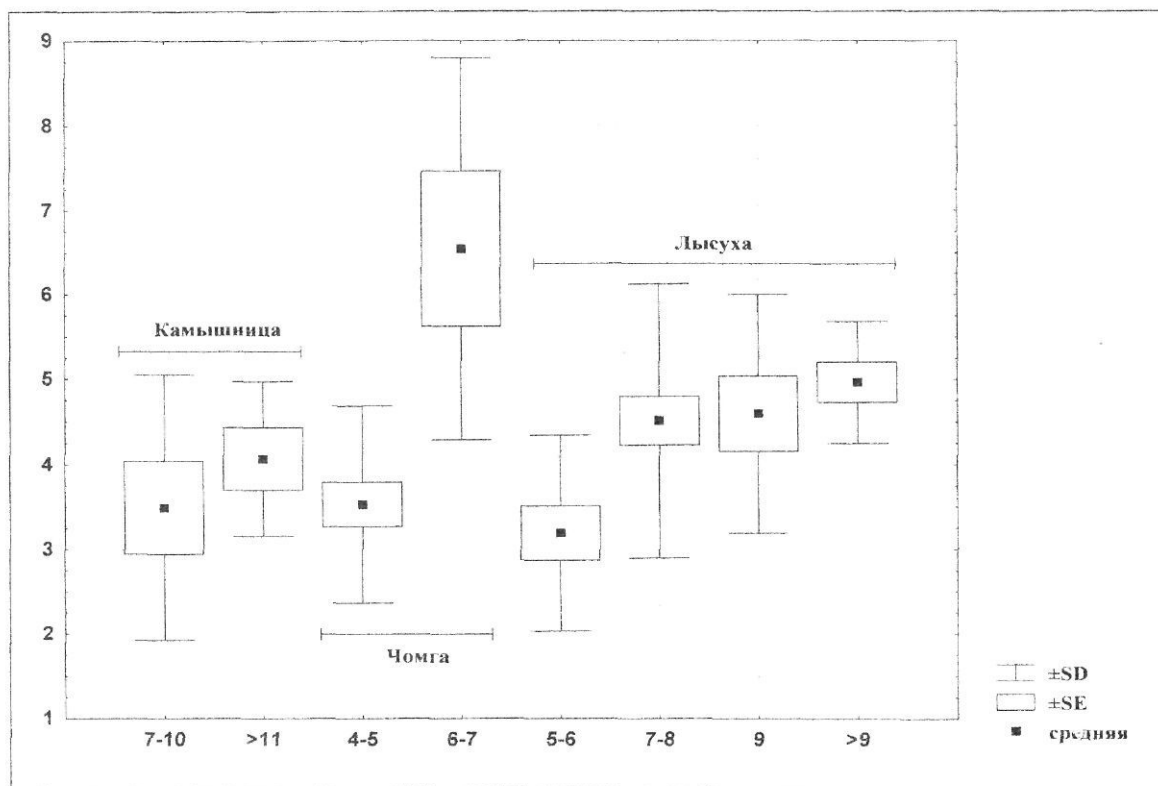


Рис. 9. Средние значения максимальных дистанций Евклида (MED), ошибка (SE) и среднее квадратичное отклонение (SD) в кладках камышницы, чомги и лысухи, содержащих нормальное и увеличенное число яиц.

Такое же распределение значений вариации мы получили при анализе размеров яиц в кладках обыкновенной сороки различной величины (все измерения яиц сделаны в городе Воронеже и окрестностях). Для каждого размера кладки средний показатель MED вычислен по 10 кладкам (с 9-ю яйцами по 8-ми кладкам). Часть сведений по измерениям яиц в кладках с 9-ю яйцами предоставлена автору С.В. Смирновым. Средние значения показателя MED в кладках 5, 6 и 7 яиц были приблизительно сходными (2.36-2.48). Кладки из 8 и 9-ти яиц явно выделяются среди других (рис. 10). Наиболее высокий показатель (3.50 ± 0.43) получен для кладок содержащих 8-мь яиц! Они достоверно отличаются от кладок меньшего размера по этому показателю ($p < 0.05$). Для 9-ти яйцевых кладок средняя максимальная дистанция Евклида составила 2.91 ± 0.53 . Полученные результаты кажутся не совсем логичными. Убедительно объяснить эту ситуацию пока не представляется возможным, что свидетельствует о необходимости дополнительных исследований по данному виду.

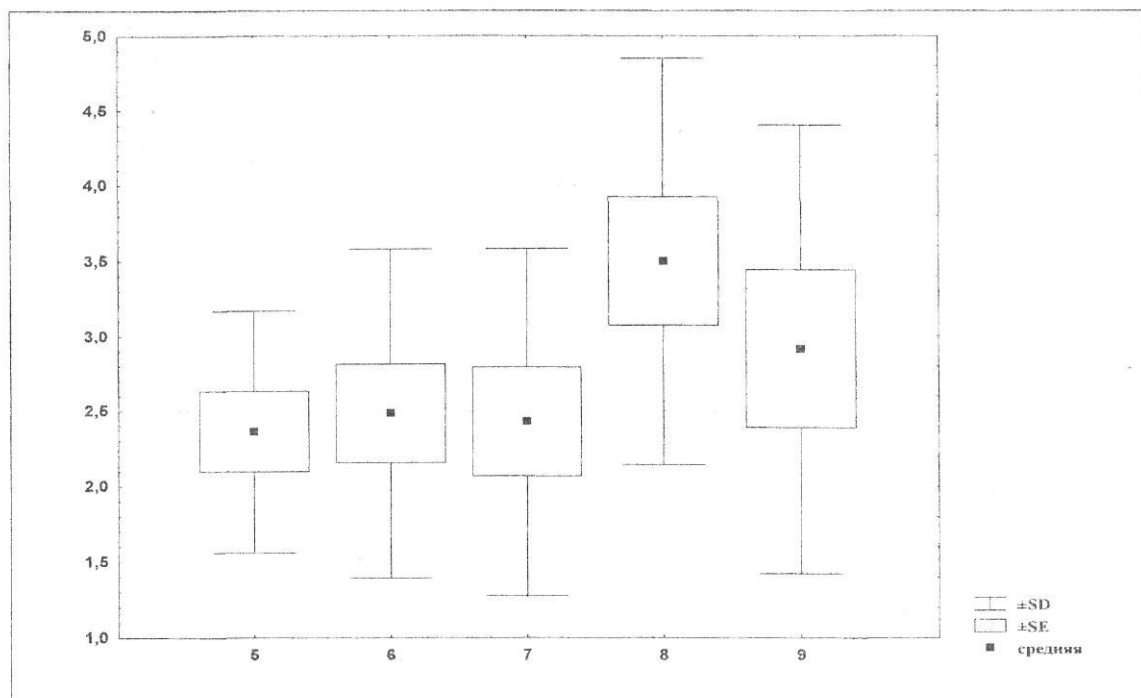


Рис. 10. Средние значения максимальных дистанций Евклида (MED), ошибка (SE) и среднее квадратичное отклонение (SD) в кладках обыкновенной сороки содержащих 5 - 9 яиц.

Заключение

Среди рассмотренных показателей внутрикладковой изменчивости яиц у 8-ми видов птиц, наилучшие результаты (для выявления случаев внутривидовых подкладок яиц) показал критерий MED (Максимальная дистанция Евклида). Для отдельных видов (или групп видов) его пороговые значения различны. Для обыкновенного скворца кладки превышающие значение $MED=2.4$, могут быть отнесены к кладкам 2-х или более самок ($p<0.05$). Для других видов пороговые значения, вероятно, равны: красноголовый нырок и хохлатая черныш - 7.0, чомга - 4.5, лысуха и озерная чайка - 4.0, обыкновенная сорока - 3.0.

У всех рассмотренных видов, 95-99 % кладок уклоняющихся в большую сторону (по количеству яиц) имеют существенно более высокие показатели вариабельности яиц. В сочетании, эти два признака (очень большая кладка и высокое значение внутрикладковой вариабельности яиц) могут свидетельствовать о наличии в таких кладках яиц, подложенных другими самками. Для видов, по которым проведены специальные исследования, это именно так (Нумеров, 1991; McRae, 1997; Eadie, 1989 цит. по Eadie, Sherman, Semel, 3998; Pöysä et al., 2001 и другие). В связи с этим обратим внимание, что уклоняющиеся в меньшую сторону по числу яиц (маленькие) кладки исследователи, как правило, не принимают в расчет, считая их неполными. С крупными кладками почти всегда поступают менее осторожно, относя такие случаи к фактам феноменальной плодовитости, уникальности данного местообитания или года. Как показывают приведенные выше материалы, причиной появления кладок с увеличенным числом яиц может быть внутривидовой паразитизм. А в этих случаях неизбеж-

ным следствием являются высокие значения варибельности яиц, так как они происходят от нескольких самок. Соответственно могут быть искажены результаты вычислений ряда популяционных показателей. То есть, в таких случаях требуется более детальный анализ, с использованием дополнительных критериев. Другим, еще более простым способом снижения возможных искажений результатов исследований, может быть использование кладок только модальных размеров.

Литература

Венгеров П.Д. Изменчивость яиц внутри кладки как одна из форм внутрииндивидуальной изменчивости у птиц// Бюлл. МОИП. Отд. Биол., 1991. 96, № 5. С. 3-8.

Венгеров П.Д. Экологические закономерности изменчивости и корреляции морфологических структур птиц. Воронеж: ВГУ, 2001. - 248 с.

Дебело В.П. Успешность размножения некоторых водоплавающих птиц в Уральской области//Ресурсы пернатой дичи побережий Каспия и прилежащих районов. Астрахань. 1977, С. 123-125.

Дементьев Г.П., Гладков Н.А., Исаков Ю.А., Карташев Н.Н., Кириков С.В., Михеев А.В., Птушенко Е.С. Птицы Советского Союза. М.:Советская наука, 1952, Т.1V, 640 с.

Иванов Г.К. Красноголовый нырок в Северной Кулунде//Экология и охрана охотничьих птиц. Сборник научных трудов ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М. 1980, С.152-158.

Климов С.М. Внешняя ооморфология как отражение экологической изменчивости и дифференцировки птиц: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1997. 47 с.

Климов С.М., Сарычев В.С., Недосекин В.Ю., Абрамов А.В., Землянухин А.И., Венгеров П.Д., Нумеров А.Д., Мельников М.В., Ситников В.В., Шубина Ю.Э. Кладки и размеры яиц птиц бассейна Верхнего Дона. - Липецк: ЛГПИ, 1998. - 120 с.

Меднис А.А. Биология гнездования уток на озере Энгурес/Экология водоплавающих птиц Латвии. Орнитологические исследования, 5. Рига:Зинатне, 1968, С. 87-108.

Михантьев А.И., Селиванова М.А. Изменчивость величины кладки у уток, гнездящихся на оз. Кротовая ляга в Северной Кулунде//Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Материалы Международной конференции (XI Орнитологическая конференция). Казань.: Матбугат йорты. 2001. - С.432.

Мянд Р. Внутрипопуляционная изменчивость птичьих яиц. Таллин:Валгус, 1988, 194 с.

Немцев В.В. Охотничье-промысловые водоплавающие птицы Рыбинского водохранилища и пути их хозяйственного освоения // Труды Дарвинского заповедника 1956, вып. 3, С.91-292.

Нумеров А.Д. Конспецифичный паразитизм у обыкновенного скворца//Материалы 10-й Всесоюзной орнитологической конференции. Ч.I. Пленарные доклады и сообщения на симпозиумах. Минск: Навука тэхніка, 1991.- С.116-117.

Нумеров А.Д. К экологии птиц, населяющих искусственные гнездовья в районе биостанции ВГУ (Усманский бор)// Состояние и проблемы экосистем Усманского бора. Сборник научных трудов, вып. 1. Воронеж, 1992. - С.65-71.

Нумеров А.Д., Приклонский С.Г., Иванчев В.П., Котюков Ю.В., Каменцева Т.А., Маркин Ю.М., Постельных А.В. Кладки и размеры яиц птиц юго-востока Мещерской низменности. Труды Окского биосферного заповедника, вып. 18. М.: ЦНИЛ охотничьего хозяйства и заповедников. 1995. - 168 с.

Самородов Ю.А. Экология чайковых птиц Северного Казахстана. Воронеж:ВГУ, 1985, - 196 с.

Скрябин Н. Г. Влияние колебаний уровня Байкала на водоплавающих птиц//Орнитология, вып. 8, 1967, МГУ. С.285-293.

Скрябин Н.Г. Водоплавающие птицы Байкала. 1975, Иркутск:Иркутск. ГУ, 244 с.

Слепцов М.М. Метод изучения птиц по яичникам//Охрана природы. М.:ВООП, 1948. Вып. 5, С.119-129.

Степанян Л.С. Конспект орнитологической фауны СССР. М.: Наука. 1990. - 728 с.

Яновский Л. П. Репродуктивные показатели гусеобразных в Верхнем Приобье и на Барабинской низменности //Матер. 10-й Всес. орнитол. конф. Витебск, 17-20 сент., 1991 .Ч. 2, кн.2. Стеновые сообщения. Минск, 1991. - С. 313-314.

Baerends G.P., Hogan-Warburg A.J. The external morphology of the egg and its variability //Behaviour, 1982, 82, № 1-4, PP. 1-31, 390-391.

Eadie J., Sherman P., Semel B. Conspecific Brood Parasitism, Population Dynamics, and the Conservation of Cavity-Nesting Birds//Conservation of Cavity-Nesting Birds. Behavioral Ecology and Conservation Biology. Edited by Tim Caro. New York, Oxford University Press, 1998, PP. 306-340.

Gochfeld M. Intraclutch egg variation: the uniqueness of the Common Tern's third egg//Bird-Band., 1977, 48, № 4, PP.325-332.

Jansen R. W., Bollinger E.K. Effects of nest-box visibility and clustering on wood duck brood parasitism in Illinois//Trans. Ill. State Acad. Sci., № 3-4, 1998, 91, PP.161-166.

Lundberg C.A., Väisänen R.A. Selective correlation of egg size with chick mortality in the black-headed gull (*Larus ridibundus*)//Condor, 1979, 81, № 2, PP.146-156.

Makatsch W. Die Eier der Vögel Europas. Eine Darstellung der Brutbiologie aller in Europa brütenden Vogelarten. Neumann Verlag. Band 1, 1974. 468 s.

McRae S.B. Identifying eggs of conspecific brood parasites in the field: a cautionary note//Ibis, 1997, 139, PP.701-704.

Pierotti R., Bellrose Ch.A. Proximate and ultimate causation of egg size and the "third-chick disadvantage" in the Western Gull//Auk, 1986, 103, № 2, PP. 401-407.

Pöysä H., Runko P., Ruusila V., Milonoff M. Identification of parasitized nests by using egg morphology in the Common Goldeneye: an alternative to blood sampling//Journal of Avian biology. Copenhagen 2001. 32, PP. 79-82.

Semel B., Sherman P.W. Intraspecific parasitism and nest-site competition in wood ducks//Animal Behav., 2001, 61, PP. 787-803.