

Райво МЯНД

УДК 591.134; 591.465.15; 598.422

СВЯЗЬ РОСТА И ВЫЖИВАЕМОСТИ ПТЕНЦОВ С РАЗМЕРАМИ ЯИЦ У НЕКОТОРЫХ ЧАЙКОВЫХ

На основании результатов исследования серебристой чайки И. Парсонс пришел к выводу, что жизнеспособность их птенцов находится в прямой зависимости от размеров яиц (Parsons, 1970). Позднее многими исследователями различных видов птиц подтверждено мнение о том, что птенцы, вылупляющиеся из более крупных яиц (ПКЯ), весят в среднем больше и обладают лучшей жизнеспособностью, чем птенцы из маленьких яиц (ПМЯ) (Nisbet, 1973, 1978 — *Sterna hirundo*, *S. dougallii*; Schijferli, 1973 — *Parus major*, Murton и др., 1974 — *Columba palumbus*; Davis, 1975 — *Larus argentatus*; Howe, 1976 — *Quiscalus quiscula*; Myrberget, 1977 — *Lagopus lagopus*; Nolan, Thompson, 1978 — *Molothrus ater*; Ricklefs и др., 1978 — *Larus atricilla*, *Coturnix coturnix*; Batt, Prince, 1979 — *Anas platyrhynchos*; Lundberg, Väisänen, 1979 — *Larus ridibundus*; O'Connor, 1979 — *Apus apus*; Pinkowski, 1979 — *Sialia sialis*; Захарова, 1979 — *Turdus* spp.; Ankney, 1980 — *Chen caerulescens*; Болотников, Маркс, 1980 — *Riparia riparia*; Moss и др., 1981 — *Lagopus lagopus*; Лайдна, 1981 — *Larus canus*; Лайдна и др., 1983 — *L. canus*). Однако некоторые авторы не обнаружили никакой связи между размерами яиц и весом и выживаемостью птенцов. К такому выводу пришел, например, М. де Л. Брук при изучении малого буревестника (*Puffinus puffinus*), элиминируя влияние времени гнездования на результаты (Brooke, 1978). На основе вышеизложенного выдвинуты две гипотезы:

1. Величина яйца как индикатор его биологической ценности прямо определяет жизнеспособность птенцов (Parsons, 1970; Nisbet, 1978; Howe, 1976, 1978; Lundberg, Väisänen, 1979). Сторонники данной гипотезы исходят из того, что в крупных яйцах больше питательных веществ и энергии, чем в мелких.

2. Размеры яйца и жизнеспособность птенца связаны друг с другом косвенно, через третьи факторы (Davis, 1975). Сторонники этой гипотезы аргументируют ее тем, что такие биологические показатели, как возраст взрослых птиц, их социальное положение, время гнездования, порядок несения яиц и т. д., влияют одновременно как на размеры яиц, так и на жизнеспособность птенцов.

Существенный недостаток большинства вышеупомянутых трудов, кроме двух (Howe, 1976; Nisbet, 1978), заключается в том, что в них не полностью учитывается влияние экологической структуры популяции на изучаемые параметры. Следовательно, эти труды не в состоянии доказать взаимосвязь размеров яйца *per se* с жизнеспособностью птенцов. С целью элиминации влияния других возможных факторов, определяющих наряду с размерами яиц жизнеспособность птенцов, Х. Хоув пользовался чисто математическими методами, а И. Нисбет — т. н. экспериментом обмена кладок. Преимущество последнего метода состоит в том,

что с его помощью можно изменять влияние различных факторов, даже таких, сущность которых до сих пор неизвестна. И. Нисбет пришел к выводу, что жизнеспособность птенцов речной крачки (*Sterna hirundo*) определяется непосредственно размерами яиц.

В Институте зоологии и ботаники АН Эстонской ССР уже несколько лет изучаются вопросы микроэволюции птиц (Мянд, 1980а, б, 1981а, б, 1982, 1983, 1984а, б) с помощью методов популяционной морфологии (о задачах и основах их применения см. Паавер, 1976, 1978; Mänd, 1984). В ходе этих исследований возникла необходимость выяснения связи между жизнеспособностью птенцов и качеством яиц. Ниже приведены основные результаты изучения этого вопроса в течение ряда лет методом Нисбета.

Автор выражает благодарность В. Сеппе, Р. Карюсу, А. Серманну, С. Талумаа и другим за бескорыстную помощь в проведении полевых работ, Х. Паабут за математическую обработку данных и академику К. Пааверу за критические замечания.

Материал и методика

Характеристика анализируемых выборок приведена в табл. 1. В наблюдаемых колониях были индивидуально обозначены все гнезда и определена степень насыщенности яиц. Длину и наибольший диаметр всех яиц определяли при помощи штангенциркуля. Объемы яиц вычисляли по формуле $V=0,51LB^2$ (V — объем; L — длина; B — диаметр; 0,51 — константа, приблизительно применимая ко всем видам птиц, причем ошибка по Хойту (Hoyt, 1979) не превышает 2%). Вычислялись средние объемы яиц всех кладок. Объектами исследования речной крачки и обыкновенной чайки служили только трехъяйцевые, а полярной крачки — двухъяйцевые кладки как наиболее типичные для птиц указанных видов. На основании средних объемов яиц все кладки разделены на три группы с таким расчетом, чтобы число кладок в каждой группе было примерно одинаковым. Перед вылуплением птенцов меняли местами кладки с более крупными и кладки с более мелкими яйцами. При этом следили, чтобы степень насыщенности обменных кладок различалась не больше, чем на 3—4 дня. Таким образом, пары, продуцировавшие более крупные яйца, заботились о птенцах, вылупившихся из мелких яиц (ПМЯ) и, наоборот. Поскольку обменивали местами целые кладки, то эффекты вариабильности яиц внутри кладок и асинхронности вылупле-

Таблица 1

Материал, использованный в статье

Год	1979	1980	1982	
	Остров Сааремаа		Островки Кыбая	
Место	Речная крачка		Полярная крачка	Обыкновенная чайка
Длина черепа при вылупливании	57	16	47	170
Темп роста черепа	72	32	55	185
Вес при вылупливании	—	—	47	177
Темп увеличения веса	—	—	55	185
Смертность в первые дни жизни	73	32	54	182

Примечание: Числа в таблице обозначают количество птенцов, у которых соответственный параметр был рассмотрен.

ний птенцов были предотвращены. Эффект времени гнездования был элиминирован, так как обменивались только кладки на сходной стадии насиженности. Третья группа кладок с яйцами средних размеров служила контролем.

В целях изучения роста птенцов гнезда крачек были окружены дощатыми барьерами, высотой примерно 10—12 и диаметром 50—60 см. В таких «ящиках» птенцы крачек содержались 4—6 дней. Поэтому данными об их росте и смертности мы располагаем только до указанного возраста. Внутри «ящиков» оставляли несколько кустов растительности или камней, которые могли служить убежищами в случае опасности. Как и другие исследователи, пользовавшиеся данным методом (Palmer, 1941; Pearson, 1968; Lemmetyinen, 1972), автор настоящей статьи не отметил существенного отрицательного влияния барьера на успешность гнездования птиц.

Колония обыкновенной чайки плотнее, птенцы ее крупнее, и их легче найти, чем птенцов крачек. Поэтому часть колонии чаек (около 100 гнезд) была окружена барьером из капроновой сети высотой 30—40 см и диаметром отверстий 2 см. В таком вольере птенцы содержались почти до поднятия на крыло. Птенцов взвешивали каждый день в одно и то же время суток. С помощью штангенциркуля измеряли длину черепа от кончика клюва до затылка. Для взвешивания пользовались специальными пружинными весами фирмы «PESOLA» (Швейцария) с точностью деления до 1 г. Поскольку в нашем распоряжении имелись только весы грузоподъемностью от 0 до 100 г, то и данные о весе птенцов обыкновенной чайки регистрировались лишь до шестого-седьмого дня жизни.

При взаимном сравнении темпов роста изучаемых групп исходили из того, что абсолютный прирост птенцов в течение первых дней жизни почти линейный. Вычислялись уравнения линейной регрессии между возрастом птенца и изучаемым показателем величины тела в виде $y = ax + b$. Различие констант уравнений оценивалось при помощи t -критерия.

Абсолютный прирост черепа птенцов чаек замедлялся примерно в возрасте 10—11 дней, поэтому соответственные уравнения регрессии вычислялись для двух периодов: с первого по десятый и с одиннадцатого по двадцатый день жизни.

Результаты

Длина черепа при вылуплении. Результаты приведены в табл. 2. Во всех случаях череп ПКЯ был длиннее черепа ПМЯ. В большинстве случаев эта разница статистически достоверна. Длина черепа контрольной группы (птенцы из средних по величине яиц) занимала в общем промежуточное положение.

Вес при вылуплении. Результаты отражены в табл. 2. Здесь обнаруживаются те же закономерности, что и в случае длины черепа.

Рост черепа. Табл. 3 содержит константы регрессии, характеризующие рост черепа (вид уравнения $y = ax + b$; аргумент — возраст птенца; функция — показатель величины птенца).

В трех случаях из шести темпы роста (a) черепа ПКЯ существенно отличались от темпов роста черепа ПМЯ. При этом бросается в глаза отсутствие общей закономерности. Анализ данных речной крачки в разные годы дает различные результаты. В первые дни жизни обыкновенной чайки существенного различия между ПКЯ и ПМЯ не обнаружено, хотя данные об этом периоде многочисленны.

В пяти случаях из шести свободный член (b) уравнения роста черепа

Длина черепа и вес птенцов при вылуплении в зависимости от величины яиц

Вид	Речная крачка			Речная крачка			Полярная крачка			Обыкновенная чайка			
	Год	1979	1980	1982	1982	1982	1982	1982	1982	1982	1982	1982	
Параметр	<i>n</i>	<i>M</i>	<i>m</i>	<i>c. v.</i>	<i>n</i>	<i>M</i>	<i>m</i>	<i>c. v.</i>	<i>n</i>	<i>M</i>	<i>m</i>	<i>c. v.</i>	
Длина черепа, мм	Птенцы из больших яиц	24	32,5	0,20	3,0	8	32,3	0,37	3,2	15	31,2	0,20	2,5
	Птенцы из средних яиц	10	31,9	0,22	2,2	—	—	—	—	19	30,8	0,20	2,8
	Птенцы из мелких яиц	23	31,9	0,20	3,0	8	31,3	0,17	1,6	13	30,7	0,26	3,0
<i>p</i>			0,05				0,001				Н. р.		0,01
Вес, г	Птенцы из больших яиц	—	—	—	—	—	—	—	—	15	15,1	0,29	7,4
	Птенцы из средних яиц	—	—	—	—	—	—	—	—	19	14,5	0,30	9,1
	Птенцы из мелких яиц	—	—	—	—	—	—	—	—	13	12,5	0,33	9,6
<i>p</i>			—				—				0,001		0,001

Примечание: *n* — объем выборки; *M* — среднее арифметическое; *m* — ошибка репрезентативности; *c. v.* — коэффициент вариации, ‰; *p* — порог достоверности различия между птенцами из больших и мелких яиц; Н. р. — несущественное различие.

Рост черепа и увеличение веса птенцов в зависимости от величины яиц

Вид	Речная крачка		Речная крачка		Полярная крачка		Обыкновенная чайка							
	1979	1980	1982	1982	1982		1982		1982		1982		1982	
Год	1-5	1-5	1-5	1-5	а	б	а	б	а	б	а	б	а	б
Возраст, дни	а	б	а	б	а	б	а	б	а	б	а	б	а	б
Константа														
Длина черепа, мм	Птенцы из больших яиц	2,48	30,89	2,35	31,88	2,04	31,14	1,89	37,29	1,41	39,31	0,99	45,12	
	Птенцы из средних яиц	2,40	30,54	—	—	2,06	30,79	2,03	36,88	1,70	37,74	0,82	46,93	
	Птенцы из мелких яиц	2,27	30,61	2,75	31,36	1,90	30,46	1,91	36,36	1,75	36,82	0,83	47,02	
<i>p</i>	0,001	—	0,05	—	Н.р.	0,001	Н.р.	0,001	Н.р.	0,001	—	Н.р.		
Вес, г	Птенцы из больших яиц	—	—	—	—	5,41	12,35	9,58	23,15	—	—	—	—	
	Птенцы из средних яиц	—	—	—	—	5,65	11,22	9,87	21,87	—	—	—	—	
	Птенцы из мелких яиц	—	—	—	—	5,00	9,84	9,10	20,63	—	—	—	—	
<i>p</i>	—	—	—	—	Н.р.	0,01	Н.р.	0,001	Н.р.	0,001	—	—	—	

Примечание: Вид уравнения роста — $y = ax + b$; x — возраст птенца; y — показатель роста; p — порог достоверности различия между птенцами из крупных и мелких яиц; Н.р. — несущественное различие.

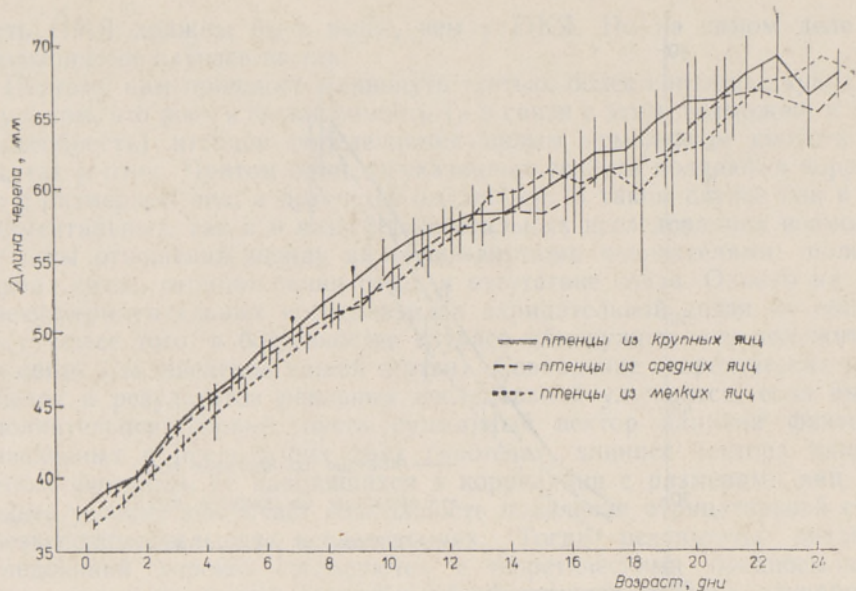


Рис. 1. Рост черепа птенцов обыкновенной чайки в зависимости от размеров яиц. Доведительные границы на пороге 0,05.

ПКЯ был больше, чем у ПМЯ. В двух случаях выявлена статистическая достоверность этого различия (свободные члены можно сравнивать только при условии, что угловые коэффициенты линии регрессии друг от друга не отличаются). Это означает, что разница в размерах черепов ПКЯ и ПМЯ сохранялась в течение всего исследуемого периода роста (5 дней). В единственном случае, когда свободный член линии регрессии ПКЯ оказался меньше, чем у ПМЯ, эта разница была статистически несущественной. Рис. 1 отражает рост черепа обыкновенной чайки в зависимости от размеров яиц.

Увеличение веса. Результаты приведены в табл. 3. Темпы увеличения веса птенцов сравниваемых групп не различались. Зато свободные члены

Таблица 4

Смертность птенцов в первые дни жизни в зависимости от величины яиц

Вид	Речная крачка			Речная крачка			Полярная крачка			Обыкновенная чайка		
	1979			1980			1982			1982		
Показатель	Вылупилось	Умерло	%	Вылупилось	Умерло	%	Вылупилось	Умерло	%	Вылупилось	Умерло	%
Птенцы из больших яиц	29	5	17	15	1	7	17	2	12	57	8	14
Птенцы из средних яиц	15	3	20	—	—	—	22	1	4,5	70	14	24
Птенцы из мелких яиц	29	1	3	17	1	6	16	4	25	55	10	18
<i>p</i>	Н. р.			Н. р.			Н. р.			Н. р.		

Примечание: *p* — порог достоверности различия между птенцами из крупных и мелких яиц; Н. р. — несущественное различие.

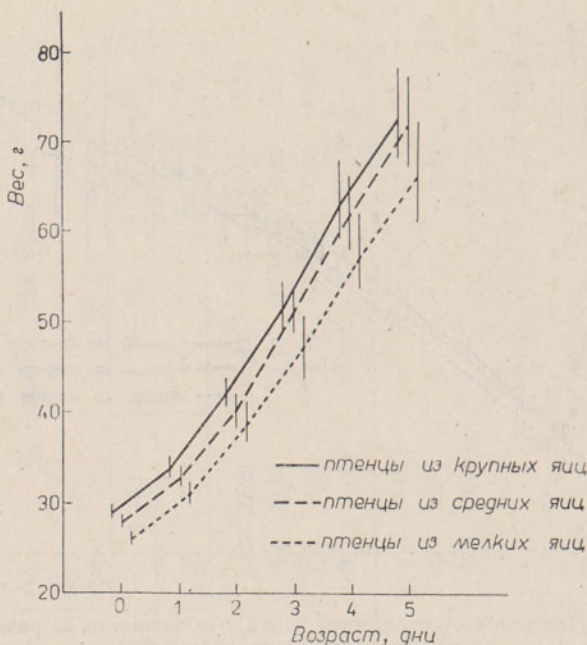


Рис. 2. Увеличение веса птенцов обыкновенной чайки в зависимости от размеров яиц. Доверительные границы на пороге 0,05.

уравнений существенно расходились. Следовательно, разница в весе ПКЯ и ПМЯ сохранялась в течение всего исследуемого периода роста (5 дней). На рис. 2 изображено увеличение веса обыкновенной чайки в течение первых дней жизни в зависимости от размеров яиц.

Смертность птенцов. Результаты приведены в табл. 4. Очевидно, что для корректной оценки взаимосвязи между размерами яиц и смертностью птенцов у нас данных недостаточно. Однако весьма уверенно можно сказать, что если такая связь вообще существует, то в крайне слабой форме. Результаты аналогичны при отдельном рассмотрении первых, вторых и третьих птенцов одного и того же выводка.

Обсуждение результатов

Полученные нами результаты позволяют считать доказанным, что величина яиц *per se* сильно влияет на размеры птенцов. Данное положение неоднократно подтверждено другими исследователями. Однако интерпретация данных о темпах роста и выживаемости птенцов весьма затруднительна. При анализе результатов наших экспериментов мы исходили из того, что в неэкспериментальных исследованиях показатели роста и жизнеспособности ПКЯ почти в каждом случае выше, чем у ПМЯ (по данным других авторов).

Если бы темп роста главным образом определялся величиной яйца (первая гипотеза), то в эксперименте данные о темпах роста и выживаемости ПКЯ должны быть выше, чем у ПМЯ. Однако на деле это в большинстве случаев не так. Следовательно, первая гипотеза нашими данными не подтверждается. Верность второй гипотезы обозначала бы, что темп роста и выживаемость птенцов определялись таким свойством или комплексом свойств взрослых птиц, которые находятся в корреляции с размерами яиц. В таком случае в эксперименте темп роста и выживаемость

мость ПМЯ должны быть выше, чем у ПКЯ. Но на самом деле это в большинстве случаев не так.

Поэтому нам пришлось выдвинуть третью, более синтетическую гипотезу о том, что рост и выживаемость (а в связи с этим, возможно, и жизнеспособность) птенцов определяются целым комплексом свойств как яиц, так и птиц. При этом одни из указанных свойств поддаются корреляции с размерами яиц, а другие не поддаются. В таком случае как в экспериментальных, так и в неэкспериментальных исследованиях возможны все типы отношений между вышеупомянутыми показателями: положительная связь, отрицательная связь и отсутствие связи. Однако на деле в неэкспериментальных исследованиях отрицательной связи не обнаружено. Более того, в большинстве случаев обнаруживалась положительная связь (см. введение нашей статьи). Совпадение теоретических предпосылок и результатов реальных исследований улучшится, если внести дополнительное условие: пусть суммарный вектор влияния факторов, приведенных в предыдущих двух гипотезах, длиннее вектора влияния третьих факторов, не находящихся в корреляции с размерами яиц. Последнее условие исключает возможность появления отрицательной связи в неэкспериментальных исследованиях. Тогда результаты реальных исследований хорошо согласуются с теоретическими предпосылками, вытекающими из нашей гипотезы. Необеспечение условия случайности т. н. третьих факторов в сравниваемых группах крачек могло быть обусловлено слишком маленькими выборками.

Не скрывается ли решение данной проблемы все же в том, что из больших яиц вылупляются более крупные птенцы? Не находится ли жизнеспособность птенцов в прямой зависимости от их веса при вылуплении? Для положительного ответа на этот вопрос у нас нет оснований.

Представление о связи веса яиц с содержанием энергетических компонентов еще весьма неясное (Marion и др., 1966; Parsons, 1970; Ricklefs, 1977; Howe, 1978; Nisbet, 1978; Ricklefs и др., 1978; Ricklefs, Montevecchi, 1979; Ankney, 1980; Дьяконов, 1980). Очевидно, на эту связь оказывают влияние многие факторы. Представляется все же, что наиболее сильна корреляция величины яиц с количеством белка, особенно с содержанием воды в белке. В данной связи представляют интерес результаты экспериментальных исследований К. Симкиса, искусственно увеличивавшего потери воды куриных яиц в процессе инкубации (Simkiss, 1980). Птенцы из таких яиц были меньше контрольных, а разница в весе точно соответствовала количеству чрезмерных потерь воды. В то же время биохимический состав и жизнеспособность этих птенцов и контрольных были одинаковыми. Следовательно, вес птенцов и их жизнеспособность не должны находиться в прямой зависимости.

Выводы

1. Скорость роста птенцов, по всей вероятности, определяется целым комплексом свойств яиц и их родителей. Одни из указанных свойств поддаются, а другие не поддаются корреляции с размерами яиц. Влияние последних, по-видимому, относительно слабое.
2. Величина яиц *per se* влияет на темп роста птенцов, однако ее нельзя считать главным, определяющим фактором. Значение этого фактора может повышаться в особенно трудных условиях питания.
3. Разница в размерах птенцов, вылупившихся соответственно из мелких и крупных яиц, и сохранение этой разницы в ходе дальнейшего онтогенеза указывает не на различную жизнеспособность птенцов, а только на их морфологическую вариабильность.

- Болотников А. М., Маркс Л. П. О влиянии разнокачественности яиц береговой ласточки на выживаемость и рост птенцов. — В сб.: Гнездовая жизнь птиц. Пермь, 1980, 3—6.
- Дьяконов Ю. В. Гетерогенность яиц и размер кладок грача. — В сб.: Гнездовая жизнь птиц. Пермь, 1980, 6—15.
- Захарова Л. С. Особенности роста птенцов рябинника и белобровника. — В сб.: Экология гнездования птиц и методы ее изучения. Самарканд, 1979, 85—86.
- Лайдна А. О влиянии внутрипопуляционных факторов на рост птенцов сизой чайки. — В сб.: X прибалтийская орнитологическая конференция. Тезисы докладов. Том 2. Рига, 1981, 86—89.
- Лайдна А., Лиллелехт В., Раттисте К. Связь выживаемости птенцов сизой чайки с весом яиц и характером роста. — В сб.: XI прибалтийская орнитологическая конференция. Тезисы докладов. Таллин, 1983, 125—126.
- Мянд Р. О влиянии естественной элиминации на размеры и форму яиц сизой чайки. — Изв. АН ЭССР. Биол., 1980а, 29, 11—19.
- Мянд Р. Связь гнездового консерватизма с экологическими и морфологическими показателями у крачек. — Изв. АН ЭССР. Биол., 1980б, 29, 301—305.
- Мянд Р. О толщине скорлупы «тухлых» яиц обыкновенной чайки. — В сб.: X прибалтийская орнитологическая конференция. Тезисы докладов. Том 2. Рига, 1981а, 142—144.
- Мянд Р. Влияние естественной элиминации на размеры и форму яиц сизой чайки. — В сб.: VIII Всесоюзная орнитологическая конференция. Тезисы докладов. Кишинев, 1981б, 160.
- Мянд Р. Связь рисунка скорлупы яиц с их размерами и порядком откладывания у чайковых. — В сб.: Прибалтийская конференция молодых орнитологов. Тезисы докладов. Каунас, 1982, 92—94.
- Мянд Р. Связь роста и выживаемости птенцов с размерами яиц у некоторых чайковых. — В сб.: XI прибалтийская орнитологическая конференция. Тезисы докладов. Таллин, 1983, 149—151.
- Мянд Р. Естественная элиминация нормальных и неполностью пигментированных яиц полярной крачки. — Изв. АН ЭССР. Биол., 1984а, 33, 7—14.
- Мянд Р. Незабирательная элиминация яиц обыкновенной чайки и возобновление кладок. — Изв. АН ЭССР. Биол., 1984б, 33, 117—125.
- Паавер К. Вопросы синтетического подхода в биоморфологии. Таллин, 1976.
- Паавер К. Л. Некоторые проблемы развития современной эволюционной морфологии. — В сб.: Folia Baeriana III. Бэр и развитие естествознания. Таллин, 1978, 69—77.
- Ankney, C. D. Egg weight, survival, and growth of Lesser Snow Goose goslings. — J. Wildlife Manag., 1980, 44, 174—182.
- Batt, B. D. I., Prince, H. H. Laying dates, clutch size and egg weight of captive Mallards. — Condor, 1979, 81, 35—41.
- Brooke, M. de L. Some factors affecting the laying date, incubation and breeding success of the Manx Shearwater *Puffinus puffinus*. — J. Anim. Ecol., 1978, 47, 477—495.
- Dacis, J. W. F. Age, egg-size and breeding success in the Herring Gull *Larus argentatus*. — Ibis, 1975, 117, 460—473.
- Furness, R. W. Variations in size and growth of Great Skua *Catharacta skua* chicks in relation to adult age, hatching data, egg volume, brood size and hatching sequence. — J. Zool., 1983, 199, 101—116.
- Howe, H. F. Egg size, hatchling asynchrony, sex, and brood reduction in the Common Grackle. — Ecology, 1976, 57, 1195—1207.
- Howe, H. F. Initial investment, clutch size, and brood reduction in the Common Grackle (*Quiscalus quiscula* L.). — Ecology, 1978, 59, 1109—1122.
- Hoyt, D. F. Practical methods of estimating volume and fresh weight of bird eggs. — Auk, 1979, 96, 73—77.
- Lemmetyinen, R. Growth and mortality in the chicks of Arctic Terns in the Kongsfjord area, Spitsbergen in 1970. — Ornis Fennica, 1972, 49, 45—53.
- Lundberg, C., Väisänen, R. A. Selective correlation of egg size with chick mortality in the Black-headed Gull (*Larus ridibundus*). — Condor, 1979, 81, 146—156.
- Marion, J. E., Woodroof, J. G., Tindell, D. Physical and chemical properties of eggs as affected by breeding and age of hens. — Poultry Sci., 1966, 45, 1189—1195.
- Moss, R., Watson, A., Pothery, P., Glennie, W. W. Clutch size, egg size, hatch weight and laying date in relation to early mortality in Red Grouse *Lagopus lagopus scoticus* chicks. — Ibis, 1981, 123, 450—462.
- Murton, R. K., Westwood, N. I., Isaacson, A. I. Factors affecting egg-weight, body-weight and moult of the Woodpigeon *Columba palumbus*. — Ibis, 1974, 116, 52—73.
- Mänd, R. Populatsioonimorfoloogia ja ökoloogia: seoseid ja metodoloogilisi probleeme. — Rmt.: Orgaanilise vormi teooria. Tartu, 1984, 52—57.

- Myrbergel, S. Size and shape of eggs of Willow Grouse *Lagopus lagopus*. — *Ornis Scand.*, 1977, 8, 39—46.
- Nisbet, I. C. T. Courtship-feeding, egg-size and breeding success in Common Terns. — *Nature* (London), 1973, 241, 141—142.
- Nisbet, I. C. T. Dependence of fledging success on egg-size, parental performance and egg-composition among Common and Roseate Terns, *Sterna hirundo* and *S. dougallii*. — *Ibis*, 1978, 120, 207—215.
- Nolan, V. Jr., Thompson, C. F. Egg volume as a predictor of hatchling weight in the Brown-headed Cowbird. — *Wilson Bull.*, 1978, 90, 353—358.
- O'Connor, R. J. Egg weights and brood reduction in the European Swift (*Apus apus*). — *Condor*, 1979, 81, 133—145.
- Palmer, R. A behaviour study of the Common Tern (*Sterna hirundo* L.) — *Proc. Boston Soc. Nat. History*, 1941, 42, 1—119.
- Parsons, J. Relationship between egg size and post-hatching chick mortality in the Herring Gull (*Larus argentatus*). — *Nature* (Gr. Brit.), 1970, 228, 1221—1222.
- Pearson, T. H. The feeding biology of seabird species breeding on the Farne Islands, Northumberland. — *J. Animal Ecol.*, 1968, 37, 521—552.
- Pinkowski, B. C. Effect of nesting history on egg size in Eastern Bluebirds. — *Condor*, 1979, 81, 210.
- Ricklefs, R. E. Variation in size and quality of the Starling egg. — *Auk*, 1977, 94, 167—168.
- Ricklefs, R. E., Hahn, C. D., Montevecchi, W. A. The relationship between egg size and chick size in the Laughing Gull and Japanese Quail. — *Auk*, 1978, 95, 135—144.
- Ricklefs, R. E., Montevecchi, W. A. Size, organic composition and energy content of North Atlantic Gannet *Morus bassanus* eggs. — *Comp. Biochem. and Physiol.*, 1979, A 64, 161—165.
- Schijfferli, L. The effect of egg weight on the subsequent growth of nestling Great Tits *Parus major*. — *Ibis*, 1973, 115, 549—558.
- Simkiss, K. Eggshell porosity and the metabolism of the chick embryo. — *J. Zool.* (London), 1980, 192, 1—8.

Институт зоологии и ботаники
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию
7/III 1984

Raivo MÄND

MÖNEDE KAJAKLASTE POEGADE KASVU- JA ELUVÕIME SEOS MUNADE SUURUSEGA

Paljud uurijad on leidnud, et suurematest munadest koorunud linnupojad kaaluvad keskmiselt rohkem ja on eluvõimelisemad kui väikestest munadest koorunud pojad. On püstitatud kaks hüpoteesi: 1) muna suurus kui muna bioloogilise väärtuse indikaator määrab otseselt poegade eluvõime, 2) muna suurus ja poegade eluvõime seostuvad omavahel kaudselt, kolmandate tegurite kaudu. Enamiku seniste uurimuste puudus on, et nad ei võta täielikult arvesse populatsiooni ökoloogilise struktuuri mõju uuritavaile parameetritele. Seega ei saa nende puhul pidada tõestatuks, et muna suurus iseenesest seonduv poegade eluvõimega. Käesoleva töö autor kasutas rea aastate jooksul erinevate kajaklaste liikide puhul nn. kurnavahetuseksperimenti, et muuta või elimineerida segavate faktorite mõju. Enne koorumist vahetati keskmisest väiksemate munadega kurnad suuremate munadega kurnade vastu. Seega kasvasid suuri mune produtseerinud paarid tegelikult väikestest munadest koorunud poegi ja vastupidi. Jõuti järgmiste järeldusteni.

1. Kõige tõenäolisemalt määrab linnupoegade kasvu kiiruse linnumunade ja neid produtseerinud vanalindude omaduste kompleks, milles ühed omadused korreleeruvad muna suurusega, teised aga mitte. Viimaste tegurite osatähtsus on nähtavasti suhteliselt väike.

2. Muna suurus mõjustab linnupoegade kasvu kiirust, kuid ei ole seejuures kindlasti peamine seda määrav tegur. Küll aga võib selle teguri tähtsus oluliselt tõusta halbades toitumistingimustes.

3. Suuremate poegade koorumine suurematest munadest, ja vastupidi, ning selle diferentsi säilimine edasise postembrüogeneesi vältel ei ole seotud mitte niivõrd poegade erineva eluvõimega, kuivõrd lihtsalt morfoloogilise variatsiooniga.

ON THE RELATIONSHIP OF THE EGG SIZE WITH THE GROWTH RATE
AND SURVIVAL OF THE YOUNG IN SOME *LARIDAE* SPECIES

It has been shown by several ornithologists that the mean weight and the survival of chicks hatched from larger eggs is higher than that of the chicks hatched from smaller eggs. Two hypotheses have been established: 1) egg size (as the indicator of the biological quality of the egg) directly determines the viability of the young, 2) egg size and the viability of the young are connected with each other indirectly, by other factors. Most of the earlier studies have a serious shortcoming. They take insufficiently into consideration the effect of the ecological structure of the population on the parameters studied. Consequently, they are not able to prove either of the mentioned hypotheses. The author of the present study used the so-called clutch interchanging experiment on the different species of *Laridae* during a number of years. The clutches with eggs of the smaller mean size were exchanged with the clutches with eggs of the larger mean size before hatching. Accordingly, the pairs who had produced larger eggs factually took care of the chicks hatched from smaller eggs and vice versa. In this way the effect of the main misleading factors was excluded or their direction was changed.

The following conclusions were reached.

1. The growth rate of the young is most likely determined by several characteristics of eggs as well as parent birds (who had produced these eggs). Some of these characteristics are in correlation with the egg size, but others are not. It appears that the importance of the latter characteristics is relatively small.

2. Egg size *per se* obviously affects the growth rate of the young, but it is not the main, determining factor. The importance of this factor may be increased at extremely unfavourable feeding conditions.

3. The phenomenon that larger chicks are hatched from larger eggs and vice versa, and the maintenance of this difference during the further postembryogenesis is obviously connected with the morphological variation rather than with the differential viability of the chicks.