

<https://doi.org/10.3176/biol.1984.2.04>

Райво МЯНД

УДК 575.41; 598.422.1; 591.465.15

НЕИЗБИРАТЕЛЬНАЯ ЭЛИМИНАЦИЯ ЯИЦ ОБЫКНОВЕННОЙ ЧАЙКИ И ВОЗОБНОВЛЕНИЕ КЛАДOK

Обыкновенная чайка (*Larus ridibundus*) гнездится в плотных колониях. Именно благодаря такому ее свойству жители побережья водоемов раньше постоянно употребляли в пищу ее яйца сами и скармливали их домашним животным. Кое-где это актуально и в последнее время (личные наблюдения). В отличие от других форм естественной элиминации, имеющих избирательное значение (хищничество, эмбриональная смертность и т. д.), такую форму элиминации как массовый сбор яиц можно считать неизбирательной. Однако видимая неизбирательная элиминация всегда может содержать в себе скрытый избирательный эффект. Например, по И. И. Шмальгаузену (1946), т. н. общая элиминация как будто не имеет избирательного значения, но, в силу чисто статистической закономерности все же приводит к отбору на большую плодовитость (с. 118). Важность неизбирательной элиминации в процессе эволюции отмечает также С. С. Шварц (1980).

У обыкновенной чайки, как и у птиц многих других видов, наблюдается склонность к возобновлению кладок в случае гибели основных. Следовательно, в условиях массовой элиминации преимущество получают те особи, у которых способность к возобновлению кладок развита сильнее. Цель настоящей работы — выяснить избирательные эффекты, связанные с массовой элиминацией яиц и возобновлением кладок в колонии обыкновенной чайки.

Материал и методика

Экспериментальная элиминация кладок в колонии обыкновенной чайки была проведена 17/V 1981 на островке Кыбая Лаймадал (Хаапсалуский р-н, ЭССР). В целом было уничтожено 198 кладок, из них 100 в центральной части колонии и 98 на периферии. Все уничтоженные кладки содержали по три яйца (типичная полная кладка обыкновенной чайки). Выбор уничтоженных кладок был в обеих зонах колонии вполне случайным. Элиминированные кладки составляли примерно половину всех кладок данной колонии и приблизительно 17% на островках Кыбая (1100—1200). Сбор яиц проводили по специальному разрешению Министерства

Возобновление кладок обыкновенными чайками

Таблица 1

	Время, прошедшее после гибели основной кладки, дни				
	5—7	8—10	11—13	14—16	Всего
Отложено ВК	11	16	15	1	43
Количество яиц ВК	22	41	40	1	104
Среднее количество яиц ВК	2,0	2,6	2,7	1,0	2,4

Зависимость размеров яиц ОК и ВК обыкновенной чайки от стадии

Тип кладки	Зона колонии	Параметры	Стадия							
			Слабая				Меньше средней			
			<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>
Основная (ОК)	Центр	Длина (мм)	45	52,51	0,30	3,9	72	52,47	0,24	3,7
		Диаметр (мм)	45	37,30	0,18	3,2	72	37,61	0,11	2,5
		Индекс формы (%)	45	71,50	0,45	4,2	72	70,61	0,35	4,2
		Объем (мл)	45	36,31	3,15	8,7	72	37,96	0,29	6,5
	Периферия	Длина (мм)	120	53,16	0,20	4,1	84	53,45	0,23	3,9
		Диаметр (мм)	120	37,76	0,10	3,0	84	37,64	0,15	3,5
Индекс формы (%)		120	71,42	0,28	4,3	84	70,71	0,37	4,8	
Объем (мл)		120	37,48	0,29	8,6	84	38,18	0,36	8,5	
Возобновленная (ВК)	Центр	Длина (мм)	12	53,5	0,56	3,6	9	54,2	0,52	2,9
		Диаметр (мм)	12	36,9	0,29	2,7	9	37,6	0,26	2,1
		Индекс формы (%)	12	69,5	0,50	2,5	9	68,9	0,68	2,9
		Объем (мл)	12	36,5	0,87	8,2	9	38,5	0,07	6,8
	Периферия	Длина (мм)	18	52,44	0,41	3,3	11	52,23	1,10	7,0
		Диаметр (мм)	18	36,61	0,27	3,1	11	36,73	0,56	5,0
Индекс формы (%)		18	70,17	0,88	5,3	11	69,41	1,16	5,6	
Объем (мл)		18	34,78	0,63	7,7	11	34,86	1,66	15,8	

Примечание. *n* — число измерений; *M* — среднее арифметическое; *m* — ошибка репрезентативности; *c.v.* — коэффициент вариации, %. В случае возобновления кладок стадия насиживания означает стадию основной кладки во время ее элиминации.

лесного хозяйства и охраны природы Эстонской ССР с целью использования их в дальнейшем в морфологических исследованиях.

Предварительно устанавливали стадию насиживания всех яиц (по водной пробе), измеряли их длину и наибольший диаметр. Гнезда были индивидуально маркированы.

Следующий смотр гнезд проводили через 16 дней, т. е. 2/VI 1981. За прошедшие дни было отложено большинство возобновленных кладок (ВК). Из табл. 1 видно, что 98% всех ВК было отложено в течение 13 дней после гибели основных кладок (ОК). Для сравнения отметим, что сизые чайки откладывают более 90% ВК в течение 15 дней (Mägi, 1978). Измеряли также стадию насиживания, длину и диаметр яиц ВК. Индекс формы вычисляли по формуле $I=100 B/L$ (*I* — индекс формы, %; *B* — диаметр, см; *L* — длина, см), а объем яйца — по формуле $V=0,51 LB^2$ (*V* — объем, мл; 0,51 — приблизительная константа по Д. Ф. Хойту) (Hoyt, 1979).

В настоящей работе исходили из предпосылки, что обыкновенная чайка, как правило, использует для ВК то же самое гнездо или место рядом с ним. Сизая чайка, как правило, выбирает для ВК прежнюю индивидуальную территорию, но предпочтительно новое гнездо (Mägi, 1978). Однако, по данным указанной работы, это зависит от плотности колонии: в особенно плотных колониях чайки нередко возобновляют кладку в прежнем гнезде (до 20% всех ВК). Учитывая чрезвычайно высокую плотность колонии обыкновенной чайки (колонии сизой чайки менее плотны) и маленькие размеры индивидуальной гнездовой территории (Харитонов, 1978) (оптимальное расстояние между гнездами обыкновенной чайки составляет 70—100 см), можно считать правомерным наше предположение о месте ВК.

насиживания и места расположения гнезда в колонии (Лаймадал, 1981)

насиживания												Итого			
Больше средней				Сильная				Появление трещин							
<i>n</i>	<i>M</i>	<i>t</i>	<i>c.v.</i>	<i>n</i>	<i>M</i>	<i>t</i>	<i>c.v.</i>	<i>n</i>	<i>M</i>	<i>t</i>	<i>c.v.</i>	<i>n</i>	<i>M</i>	<i>t</i>	<i>c.v.</i>
105	53,11	0,18	3,4	54	52,78	0,26	3,7	24	52,08	0,45	4,2	300	52,96	0,11	3,7
105	37,67	0,11	3,1	54	37,80	0,13	2,5	24	37,12	0,19	2,5	300	37,55	0,06	2,8
105	71,43	0,30	4,3	54	71,98	0,27	2,8	24	71,75	0,60	4,1	300	71,14	0,18	4,3
105	37,44	0,27	7,4	54	37,61	0,36	7,0	24	35,67	0,55	7,5	300	37,39	0,17	7,8
63	53,12	0,28	4,2	15	53,47	0,36	2,6	—	—	—	—	282	53,22	0,13	4,1
63	37,58	0,13	2,7	15	38,50	0,32	3,2	—	—	—	—	282	37,75	0,07	3,2
63	71,30	0,41	4,6	15	72,20	0,52	2,8	—	—	—	—	282	71,28	0,19	4,5
63	37,38	0,34	7,2	15	39,70	0,95	9,2	—	—	—	—	282	37,90	0,19	8,6
25	52,6	0,62	6,0	15	53,1	0,51	3,7	—	—	—	—	61	53,12	0,34	5,0
25	36,74	0,19	2,5	15	36,8	0,29	3,0	—	—	—	—	61	36,23	0,13	2,7
25	70,66	0,84	5,9	15	69,5	0,93	5,2	—	—	—	—	61	69,93	0,44	4,9
25	35,34	0,66	9,3	15	36,07	0,70	7,5	—	—	—	—	61	36,02	0,41	8,8
9	52,83	0,83	4,7	3	51,83	—	—	—	—	—	—	41	52,65	0,41	5,0
9	36,05	0,38	3,1	3	37,17	—	—	—	—	—	—	41	36,45	0,21	3,6
9	68,17	0,67	2,9	3	72,0	—	—	—	—	—	—	41	69,40	0,49	4,6
9	34,50	1,12	9,7	3	35,5	—	—	—	—	—	—	41	34,79	0,60	11,0

Результаты

ВК отложили 20,2% пар чает, потерявших ОК. Все элиминированные ОК содержали по три яйца, а ВК — часто только два или одно яйцо. Поэтому в ВК было замещено только 17,2% всех элиминированных яиц. При этом размеры ВК зависели от скорости возобновления кладки (табл. 1). Яйца слишком скоро возобновленной кладки были в среднем мельче снесенных через определенные оптимальные промежутки времени ($p < 0,05$).

Как степень возобновления кладок, так и степень замещения количества яиц была в центральной части колонии выше, чем на периферии (рис. 1), хотя разница статистически достоверна только относительно яиц ($p < 0,05$ по критерию хи-квадрат). По рис. 1 видно, что процент восстановления кладок и количества яиц существенно не зависел от стадии насиживания яиц во время гибели.

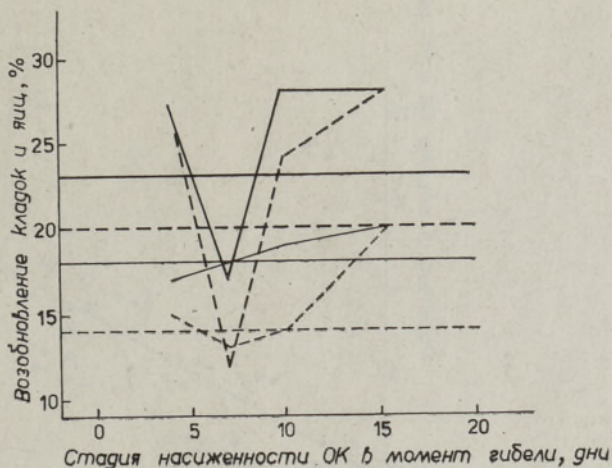
В табл. 2 приведены размеры яиц ОК и ВК. Как в центре, так и на периферии яйца ВК были в среднем меньше по диаметру ($p < 0,001$) и объему ($p < 0,001$) и продолговатее ($p < 0,01$ в центре; $p < 0,001$ на периферии), чем яйца ОК. Закономерной связи между размерами яиц и временем откладывания нами не обнаружено.

В табл. 3 проведено сравнение размеров яиц ОК тех пар, которые возобновляли кладку и которые ее не возобновляли. Разница оказалась в большинстве случаев незначительной. Единственно достоверно различие в диаметре ($p < 0,01$) и объеме ($p < 0,05$) яиц центральной части колонии. Выявлено, что в центре колонии яйца ОК пар, возобновлявших кладку, были в среднем по диаметру и объему больше яиц тех пар, которые ее не возобновляли.

Зависимость размеров яиц основных кладок от склонности к возобновлению кладок

Склонность к возобновлению кладки	Зона колонии	Стадия насыживания												Итого								
		Параметр			Слабая			Меньше средней			Больше средней						Сильная					
		п	М	т с.в.	п	М	т с.в.	п	М	т с.в.	п	М	т с.в.	п	М	т с.в.	п	М	т с.в.			
Возобновляли кладку	Центр	Длина (мм)	12	51,83	0,46	3,1	12	54,5	0,70	4,5	30	53,07	0,29	2,9	15	52,74	0,38	2,8	69	53,03	0,24	2,9
		Ширина (мм)	12	37,67	0,45	4,1	12	38,5	0,12	1,1	30	37,80	0,28	4,0	15	37,97	0,24	2,4	69	37,96	0,16	3,5
		Индекс формы (%)	12	72,25	0,78	3,7	12	71,25	0,78	3,8	30	71,0	0,54	4,2	15	72,26	0,70	3,8	69	71,46	0,35	4,1
		Объем (мл)	12	36,0	1,01	9,8	12	40,16	0,63	5,4	30	37,80	0,60	9,8	15	37,73	0,51	5,2	69	38,12	0,40	8,8
Возобновляли кладку	Периферия	Длина (мм)	21	52,72	0,59	5,1	15	52,80	0,43	3,2	12	53,17	0,37	2,4	3	54,17	—	—	51	53,96	0,31	4,1
		Ширина (мм)	21	37,36	0,22	2,7	15	38,00	0,39	4,0	12	37,17	0,28	2,6	3	39,5	—	—	51	37,66	0,17	3,3
		Индекс формы (%)	21	70,93	0,96	6,2	15	72,30	0,80	4,3	12	70,25	0,86	4,2	3	73,17	—	—	51	71,38	0,53	5,3
		Объем (мл)	21	36,76	0,54	6,8	15	38,30	0,76	7,7	12	36,84	0,58	5,4	3	42,17	—	—	51	37,44	0,46	8,7
Не возобновляли кладку	Центр	Длина (мм)	33	52,88	0,40	4,3	60	53,37	0,25	3,6	75	53,02	0,21	3,4	39	52,76	0,31	3,6	231	52,93	0,13	3,8
		Ширина (мм)	33	37,32	0,18	2,8	60	37,43	0,11	2,5	75	37,66	0,12	2,9	39	37,73	0,15	2,5	231	37,51	0,07	2,7
		Индекс формы (%)	33	71,23	0,54	4,3	60	70,35	0,39	4,3	75	71,27	0,36	4,3	39	71,58	0,49	4,3	231	71,03	0,21	4,4
		Объем (мл)	33	36,31	0,50	8,0	60	37,55	0,30	6,2	75	37,67	0,29	6,7	39	37,58	0,45	7,5	231	37,28	0,17	7,0
Не возобновляли кладку	Периферия	Длина (мм)	99	53,26	0,20	3,8	69	53,60	0,26	4,0	51	53,09	0,34	4,5	12	53,33	0,45	2,9	231	53,29	0,15	4,2
		Ширина (мм)	99	37,82	0,12	3,1	69	37,67	0,15	3,4	51	37,68	0,14	2,7	12	38,25	0,35	3,2	231	37,77	0,08	3,1
		Индекс формы (%)	99	71,53	0,27	3,8	69	70,37	0,40	4,7	51	71,56	0,43	4,2	12	71,83	0,43	2,2	231	71,29	0,20	4,2
		Объем (мл)	99	37,59	0,34	9,0	69	38,16	0,38	8,3	51	37,12	0,41	7,8	12	39,00	1,08	7,6	231	37,86	0,22	8,7

Рис. 1. Возобновление кладок в разных зонах колонии. Толстые линии — центр; тонкие — периферия; сплошные — возобновление кладок; прерывистые — возобновление яиц. Горизонтальные линии отражают средние значения.



Обсуждение результатов

Сведения о некоторых других видах птиц позволяют сделать вывод, что возобновление кладки обыкновенной чайкой в наблюдаемой колонии было редким. По данным Э. Мяги, сизая чайка (в зависимости от колонии) восстанавливала 56—89% погибших ОК (Mägi, 1978). В. А. Тарасов и Ю. В. Дьяконов (1979) установили, что яйца, вновь снесенные грачами, составляли 66,7% уничтоженных. Такое различие в цифрах объясняется, видимо, тем, что общий облик биотопа и условия в период гнездования колонии обыкновенной чайки заметно изменились. К началу откладывания ВК растительность была низкая, а к началу возобновления кладки, (во время предполагаемого массового вылупления птенцов) территория гнездования была покрыта густым молодым тростником, который местами полностью затенял гнезда.

Как отмечалось ранее, ВК в среднем по размеру меньше, чем ОК у лысухи (Блум, 1973), сизой чайки (Mägi, 1978), большой синицы (Ojanen и др., 1979) и грача (Тарасов, Дьяконов, 1979). Дж. А. Миллс установил, что если ОК и ВК разных особей австралийской чайки по времени совпадают, то ОК получаются в среднем меньше ВК (Mills, 1979). Объясняется это, очевидно, тем, что поздно гнездуют преимущественно молодые особи, откладывающие кладки меньшего размера.

Величина ВК существенно зависит от скорости возобновления кладки, в отношении сизой чайки это отметила Э. Мяги (Mägi, 1978). Аналогичная зависимость характерна и для обыкновенной чайки: величина ВК максимальна при оптимальном промежутке времени между гибелью ОК и возобновлением кладки. Слишком рано или слишком поздно возобновленная кладка невелика по размеру. Отчасти это объясняется тем, что при слишком быстром восстановлении кладок для развития и функционирования репродуктивной системы у птиц остается очень мало времени (Coulson и др., 1969).

Яйца ВК обыкновенной чайки были в обеих зонах колонии меньшего размера и продолговатее яиц ОК. Однако в литературе по данному вопросу встречаются противоречивые сведения. Согласно данным Э. Мяги, яйца ВК сизой чайки существенно легче яиц ОК (Mägi, 1978). В то же время М. Оянен с соавторами (Ojanen и др., 1979) и В. А. Тарасов и Ю. В. Дьяконов (1979) установили, что у большой синицы и грача яйца ВК крупнее яиц ОК. П. Н. Блум (1973) и Э. Х. Миллер (Miller, 1979) не обнаружили никакого достоверного различия между яйцами ОК и ВК лысухи и крошечного песочника. Такая противоречи-

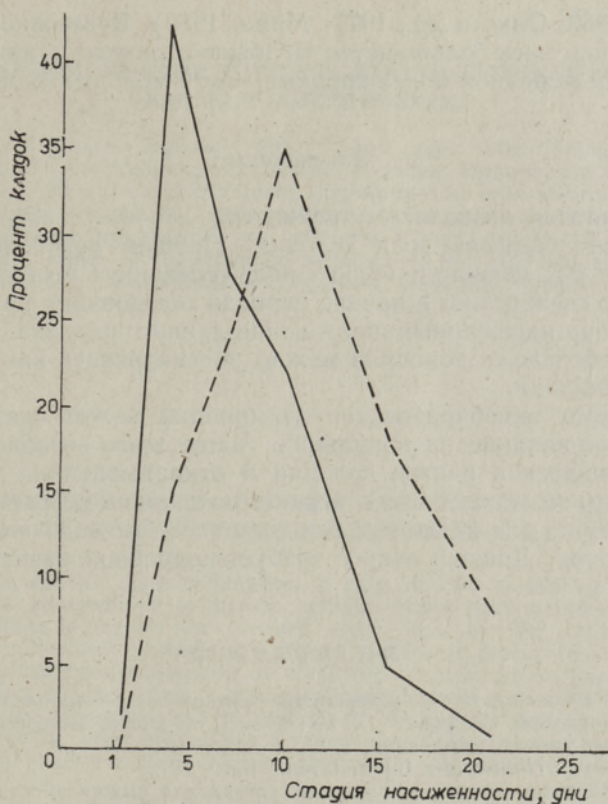


Рис. 3. Стадия насиживания яиц в разных зонах колонии 17/V 1981. Сплошная линия — периферия; прерывистая — центр.

Наши данные не позволили установить явственной связи между частотой возобновления кладки и стадией насиживания ОК во время гибели, но данные о сизой чайке, полученные Э. Мяги (Mägi, 1978), говорят о сильной отрицательной корреляции между этими показателями: чем в более ранней стадии погибала ОК, тем чаще откладывалась ВК. Это может быть обусловлено чисто методическими обстоятельствами. Э. Мяги (Mägi, 1978) показала, что частота откладывания ВК в течение периода гнездования падает. Однако в нашем эксперименте все ОК были уничтожены в один и тот же день. Поэтому кладки, уничтоженные на ранней стадии насиживания, были отложены позже и наоборот. Следовательно, на частоту откладывания ВК одновременно с противоположных сторон влияли два фактора, в результате чего суммарный эффект оказался близким к нулю.

В статистически достоверных случаях (в центре колонии) яйца ОК пар, отложивших ВК, были в среднем крупнее, чем яйца тех пар, которые кладку не возобновляли. Можно предположить, что ВК откладываются индивиды, имеющие большую наследственную способность к откладыванию. Их яйца более крупные и более ценные в биологическом смысле. В таком случае видимая неизбирательная элиминация и откладывание ВК создают слабый направляющий отбор в сторону увеличения яиц. Однако вполне возможно, что описанное различие просто отражает возрастной состав колонии. По Э. Мяги (Mägi, 1978), возобновление кладки сизой чайкой с возрастом птиц учащается. Таким же образом по мере увеличения возраста увеличиваются и размеры яиц (Coulson 1963; Coul-

сон и др., 1969; Онно и др., 1977; Мяндр, 1980). Возможно, что в наблюдаемой колонии чаек большинство ВК было отложено старшими птицами, яйца которых в среднем более крупные, чем у молодых особей.

Заключение

Наши результаты позволяют утверждать, что сбор яиц обыкновенной чайки наносит большой вред колонии. Процент возобновления кладок небольшой, в ВК меньше и мелких яиц, успешность вылупления которых низкая. Сбор свежих яиц в начале периода гнездования приносит меньше вреда, чем сбор насиженных яиц в конце данного периода. Сбор яиц чаек жителями побережий водоемов можно рассматривать как существенный фактор элиминации.

Эта, видимо, неизбирательная элиминация может оказать некоторое избирательное влияние на популяцию. Чаще всего возобновляют кладки пары, гнездящиеся в центре колонии и откладывающие более крупные яйца. Однако, возможно, здесь играют роль лишь возрастные различия, судить о которых мы не можем без детального исследования возрастного состава колонии. Данный вопрос требует подробной разработки.

ЛИТЕРАТУРА

- Ананин А. А., Қилин С. В. Об успешности размножения рябинника в южнотаежной зоне Западной Сибири. — В кн.: Тезисы докладов Всесоюзной конференции молодых ученых. Самарканд, 1979, 12—13.
- Блум П. Н. Лысуха (*Fulica atra* L.) в Латвии. Рига, 1973.
- Гаузер М. Е. Значение места расположения гнезда для выживаемости птенцов в колониях пестроносы крачки. — В кн.: Тезисы докладов VIII всесоюзной орнитологической конференции. Кишинев, 1981, 55—56.
- Мяндр Р. О влиянии естественной элиминации на размеры и форму яиц сизой чайки. — Изв. АН ЭССР. Биол., 1980, 29, 11—19.
- Онно С., Бугаев Л., Горайнова Г. Изменчивость физических характеристик яиц сизой чайки. — В кн.: Тезисы докладов VII всесоюзной орнитологической конференции. Киев, 1977, ч. 1, 294—295.
- Тарасов В. А., Дьяконов Ю. В. Объем яиц основных и возобновляемых кладок грача. — В кн.: Тезисы докладов научной конференции зоологов пединститутов. Ставрополь, 1979, ч. 2, 347—348.
- Харитонов С. П. К вопросу о территории и регуляции плотности колонии обыкновенной чайки (*Larus ridibundus*). В кн.: Lindude kaitumine. Ornitoloogiline kogumik VIII. Tallinn, 1978, 84—98.
- Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. М., 1980.
- Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции. М.—Л., 1946.
- Coulson, J. C. Egg size and shape in the kittiwake (*Rissa tridactyla*) and their use in estimating age composition of populations. — Proc. Zool. Soc. (London), 1963, 140, 211—227.
- Coulson, J. C., Potts, G. R., Horobin, I. Variation in the eggs of the shag (*Phalacrocorax aristotelis*). — Auk, 1969, 86, 232—244.
- Hoyt, D. F. Practical methods of estimating volume and fresh weight of bird eggs. — Auk, 1979, 96, 73—77.
- Miller, E. H. Egg size in the least sandpiper *Calidris minutilla* of Sable Island, Nova Scotia, Canada. — Ornith. scand., 1979, 10, 10—16.
- Mills, J. A. Factors affecting the egg size of red-billed gulls *Larus novaehollandiae scopulinus*. — Ibis, 1979, 121, 53—67.
- Mägi, E. Järeikurn ja munemisvõime kalakajakal. — Rmt.: Kajakad. Levik ja ökoloogia Eesti NSV-s. Ornitoloogiline kogumik IX. Tallinn, 1978, 81—107.
- Patterson, I. I. Timing and spacing of broods in the black-headed gull *Larus ridibundus*. Ibis, 1965, 107, 433—459.
- Ojanen, M., Orell, M., Väisänen, R. A. Role of heredity in egg size variation in the great tit *Parus major* and the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. — Ornith. scand., 1979, 10, 22—28.

NAERUKAJAKA MUNADE MITTEVALIKULINE ELIMINATSIOON JA JÄRELKURNADE MUNEMINE

Loodusstihiate või inimese tegevuse tõttu tuleb sageli ette koloniaalsete lindude munade massilist mittevalikulist eliminatsiooni. Paljudele linnuliikidele on omane järelkurnade munemine. Massilise eliminatsiooni tingimustes on eelisolukorras isendid, kellel järelkurnade munemise võime on rohkem arenenud. Eksperimentaalselt on autor selgitanud, et naerukajakate neil paaridel, kes pesitsesid koloonia tsentrumis ja munesid suhteliselt suuri mune, esines järelkurni kõige sagedamini. Siit järeldub, et näiliselt mittevalikuline eliminatsioon võib kaudselt põhjustada valikulisi nihkeid linnukolooniate fenotüübis.

NON-SELECTIVE ELIMINATION OF EGGS AND LAYING OF REPLACEMENT CLUTCHES BY THE BLACK-HEADED GULL

The cases of non-selective mass elimination of eggs of colonial-nesting birds are often caused by natural disasters or by human activity. Many bird species are able to lay replacement clutches to replace the perished ones. Thus, in the conditions of mass elimination, the individuals possessing a higher ability of laying replacement clutches are in a more advantageous situation as compared to other birds. Experimental elimination of eggs was carried out in a colony of black-headed gulls. The frequency of the laying of replacement clutches was highest in the individuals nesting in the centre of the colony and having large eggs in the first clutches. Thus, the seemingly non-selective elimination may indirectly lead to selective changes in the phenotype of bird colonies.