

УДК 598.422 (282.247.31)

Н.В. Дзюбенко

ПАРАМЕТРИ КЛАДКИ У ПРОСТОРОВО-ФУНКЦІОНАЛЬНІЙ СТРУКТУРІ ПОСЕЛЕНЬ КРЯЧКІВ

Дзюбенко Н.В. Параметры кладки в пространственно-функциональной структуре поселений крачек // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2006. – Вып. 22. – С. 119-130.

В статье рассматриваются изменчивость величины полной кладки и оологических параметров крачек под влиянием экзо- и эндопопуляционных факторов, а также, возможность их использования при исследованиях пространственно-функциональной структуры поселений крачек в экосистемах бассейнов рек. Величина полной кладки оказалась лучшим показателем, который отображает совместное влияние всех факторов. Обнаружено уменьшение величины кладки в годы с продолжительными неблагоприятными погодными условиями, а также в направлении от центра до периферии колонии. Обнаружена зависимость линейных размеров яйца и их производных от величины кладки, термина яйцекладения и пространственной структуры колоний. Линейные размеры увеличиваются при возрастании величины кладки и в направлении от ранних кладок к поздним. В направлении от центра до периферии колонии объем яйца уменьшается.

Dzyubenko, N. Parameters of egg laying of spatial and functional structure of Terns settlements // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2006. – 22. – P. 119-130.

The variability of size of full laying and the oology parameters of Terns under the influence of exco- and endopopulation factors, and also the possibility of their use in research of spatial and functional structure of Tern settlements in ecosystems of river basins are considered. The size of a full laying appear to be the best parameter which displays joint influence of all factors. Reduction of size of a laying within the long adverse weather conditions, and in direction from the centre up to periphery of a colony is revealed. Dependence of the linear egg sizes and their derivatives upon the size of laying, the terms of egg laying and spatial structure of colonies has been shown. The linear sizes are increased with the increase of size of laying and from early layings to late ones. The volume of eggs decreases from the centre to periphery of a colony.

Одним з найкращих модельних об'єктів у популяційних дослідженнях птахів є яйце. Внутрішньовидова мінливість морфометричних ознак яйця є відносно малою і виявляється у багатьох видів птахів тільки у вигляді географічної клінальної мінливості [7]. Формування яйця пов'язане зі значними енергетичними витратами особини. Будь-які фактори, що обумовлюють зсув енергетичного балансу птахів, мають вплив на його морфометричні ознаки [7] та на кількість яєць у кладці. Розмір кладки є найкращим показником, що характеризує початкову продукцію у птахів [7]. Цей показник легко визначається у природі і зручний для дослідження просторової та функціональної організації колоніальних поселень крячків [10]. Розмір кладки залежить від низки екологічних факторів і в першу чергу – від клімату і географічної широти [8, 14]. Ю.К. Рошецький [10] розглядає внутрішньопопуляційні відмінності розмірів кладки як наслідок взаємодії з іншими видами і абіотичними факторами середовища. Окремі дослідження показують, що розмір кладки у птахів та лінійні розміри яєць мають прямий зв'язок із життєздатністю потомства [2, 17, 13]. Пошуки зв'язку розмірів кладок і ооморфометричних параметрів з функціональною та

просторовою структурою колоній птахів проводились багатьма дослідниками [7, 10, 11, 14, 6], проте більшість з них вивчали колонії морських узбереж. Від колоній басейнів рік вони відрізняються складною видовою та просторовою структурою, а також значною чисельністю гніздових пар.

Метою наших досліджень було дослідити зв'язок функціонально-просторової структури колоній крячків з розміром кладки та ооморфометричними показниками в екосистемах басейнів рік. Для досягнення мети перед нами стояло два основних завдання: визначити фактори, що впливають на розмір кладки та ооморфометричні параметри крячків в басейнових екосистемах; з'ясувати можливість і доцільність використання розміру кладки та ооморфометричних параметрів крячків у дослідженнях просторово-функціональної структури їх поселень. Територією досліджень обрано басейн верхньої течії р. Дністер (площа понад 22 тис. км²). Об'єктом досліджень – чотири види крячків, що гніздяться у басейні: річковий (*Sterna hirundo* L., 1758), малий (*S. albifrons* Pallas, 1764), білощокый (*Chlidonias hybrida* Pallas, 1811) та чорний (*Ch. niger* L., 1758).

Матеріал і методика досліджень

Матеріал зібрано протягом 1992-2000 рр. Під час досліджень обстежено 25 колоній річкового крячка, 12 малого, 28 білощоккого та 3 чорного. Опрацьовано кладок – 528 річкового крячка (480 повних), 72 малого (69 повних), 172 білощоккого (127 повних) та 27 чорного (27 повних). Всього виміряні 1222 яйця річкового крячка, 182 – малого, 373 – білощоккого та 64 – чорного.

Фактори, що зумовлюють мінливість розміру кладки та ооморфометричних параметрів, розділили на дві великі групи – екзо- та ендопопуляційні. До екзопопуляційних факторів відносимо вплив погодних умов, умов харчування, сукупний вплив цих факторів зумовлений вибором біотопу для гніздування та щорічну мінливість показників, яка є наслідком сукупності всіх цих факторів у різні роки досліджень. До ендопопуляційних факторів – внутрішньокладкову мінливість, просторову мінливість у межах однієї колонії, мінливість залежну від хронології гніздування, залежність ооморфометричних показників від розміру кладки та ін. Для досліджень впливу цих факторів на локальні популяції крячків басейну Верхнього Дністра розглядали наступні параметри: розмір кладки (кількість яєць у повній кладці), довжину (L), ширину, або максимальний діаметр (B), об'єм (V) та індекс закругленості яйця (Sph). Стандартні виміри яєць (довжина, ширина) знімали за допомогою штангенциркуля з точністю до 0,1 мм. Об'єм яєць розраховували за формулою – $V=0.51 \times LB^2$ [7]. Індекс закругленості визначали за формулою $Sph=B/L \times 100\%$ [7].

Для дослідження просторово-стаціональної структури колоній та виокремлення просторово-ієрархічних груп у їх межах, розташування гнізд наносили на картосхеми. Для кожного гнізда детально описували стацію його розміщення.

При дослідженні сезонної популяційної мінливості показників до уваги брали фенологію гніздового періоду (дату початку відкладання яєць самкою), синхронізацію розмноження, а також тривалість MLP (main laying period). MLP – це найкоротший термін, протягом якого було розпочато 80 % усіх кладок у колонії [12, 15], зазвичай цей період характеризується максимально сприятливими погодними умовами та кормовою базою.

Терміни відкладення яєць визначали за їх насидженістю. Насидженість визначали методом водного тесту [1, 16]. Мінімальна похибка при визначенні насидженості становила 1-2 дні. Кладку вважали повною, коли в усіх яєць кут нахилу до горизонтальної поверхні перевищував 30°. Тривалість насиджування приймали в середньому за 20 днів [3, 9].

Статистична обробка результатів проведена за стандартною методикою [5] за допомогою пакета програм StatSoft, Inc. (2001). STATISTICA (система програмного забезпечення аналізу даних), версія 6. Оцінка достовірності різниці між кількісними та якісними показниками здійснена за допомогою t-критерію Ст'юдента і χ^2 – тесту. Для виявлення зв'язку між окремими параметрами використаний кореляційний аналіз, а для визначення достовірності впливу того чи іншого фактора – монофакторний дисперсійний аналіз. Для визначення достовірності трендових змін використано коефіцієнт апроксимації (R^2). Обробка та представлення матеріалу здійснені на IBM PC за допомогою пакета програм Microsoft Office.

Результати та обговорення

Для крячків у межах всього ареалу і басейну Верхнього Дністра зокрема, характерна незначна мінливість розмірів кладки. Для річкового крячка характерний середній розмір повної кладки $2,53 \pm 0,03$ яйця ($n=480$), $CV=29,6\%$. Мінімальний розмір – 1 яйце, максимальний розмір – 4. Для малого крячка середній розмір повної кладки становить $2,6 \pm 0,1$ яйця ($n=69$), $CV=28,1\%$. Мінімальний розмір – 1 яйце, максимальний – 3. Різниця у розмірах кладок річкового крячка у поселеннях на островах Дністра та внутрішніх водоймах невиявлено (середній розмір 2,9). Деяка різниця у співвідношенні кладок різного розміру у річкового крячка, спостерігається у різні роки досліджень (рис. 1).

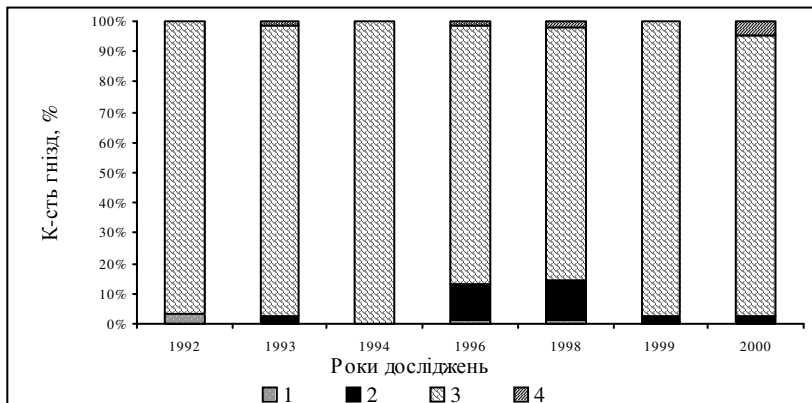


Рис. 1. Мінливість розміру повної кладки крячка річкового у різні роки досліджень. Умовні позначення: 1; 2; 3; 4 – кількість яєць у повній кладці.

Підвищення майже до 15 % двояйцевих кладок у 1996 та 1998 рр., пов'язане з дуже несприятливими погодними умовами протягом усього гніздового періоду у ці роки. Середній розмір повної кладки білощого крячка ($n=127$) у басейні Верхнього

Таблиця 1
Ооморфометричні показники крячків у басейні Верхнього Дністра та їх мінливість

Вид	Ооморфометричний показник				Кількість вимірів
	L, мм	B, мм	V, мл	Sph, %	
<i>Chlidonias niger</i>	33,89±0,19 CV=4,44%	24,68±0,08 CV=2,54%	10,54±0,1 CV=8,2%	72,93±0,35 CV=3,81%	64
<i>Ch. hybrida</i>	38,77±0,08 CV=4,19%	28,16±0,04 CV=2,66%	15,7±0,06 CV=7,02%	72,74±0,2 CV=4,7%	373
<i>Sterna hirundo</i>	41,38±0,05 CV=3,82%	30,38±0,03 CV=2,83%	19,5±0,04 CV=7,52%	73,5±0,09 CV=4,28%	1222
<i>S. albifrons</i>	32,07±0,09 CV=3,77%	23,74±0,05 CV=3,08%	9,23±0,05 CV=7,29%	74,13±0,26 CV=4,73%	182

Дністра становить $2,4 \pm 0,1$ яйця, $CV=36,5\%$. Мінімальна кладка – 1 яйце, максимальна – 4. Для чорного крячка характерний середній розмір повної кладки $2,9 \pm 0,1$ яйця, ($n=27$), $CV=20\%$. Також для чорного крячка зафіксований максимальний показник кількості яєць у повній кладці серед усіх крячків у межах дослідженої території – 5 яєць.

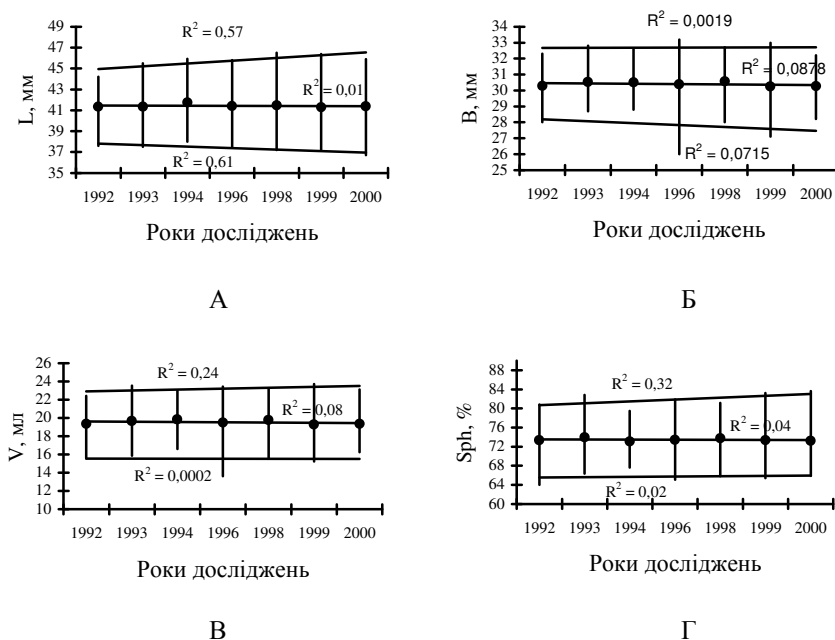


Рис. 2. Мінливість лінійних розмірів та величини яйця крячка річкового у різні роки досліджень: А – довжина яйця; Б – ширина яйця; В – об'єм яйця; Г – індекс закругленості яйця.

Внутрішньовидова мінливість морфометричних ознак яєць крячків є невеликою (табл. 1). Серед лінійних промірів найбільшою варіабельністю характеризується

довжина яйця. Високі показники варіабельності об'єму яйця порівняно з лінійними вимірами зумовлені різницею у дименсіях одиниць виміру [7].

Для дослідження екзопопуляційних факторів впливу на внутрішньопопуляційну мінливість ооморфометричних ознак крячків нами розглядалась щорічна мінливість, яка зумовлена сукупністю впливу всіх цих факторів протягом кожного сезону гніздування, а також мінливість, викликана вибором різних біотопів для гніздування одним видом протягом одного гніздового сезону. Достовірної різниці між середніми ооморфометричними ознаками у різні роки досліджень не виявлено. Найбільш стабільні показники характерні для справжніх крячків, мінливість середніх показників їх яєць є несуттєвою, але існує достовірна тенденція ($R^2=0.6$) до збільшення різниці між мінімальними та максимальними показниками довжини яйця (рис. 2, 3). Для крячка білощогого виявлено тенденцію до збільшення середніх показників ширини яйця ($R^2=0.5$) та відповідно його об'єму. Також у білощогого крячка спостерігається достовірна тенденція збільшення мінімальних показників об'єму та індексу закругленості яйця протягом останніх 10 років (рис. 4).

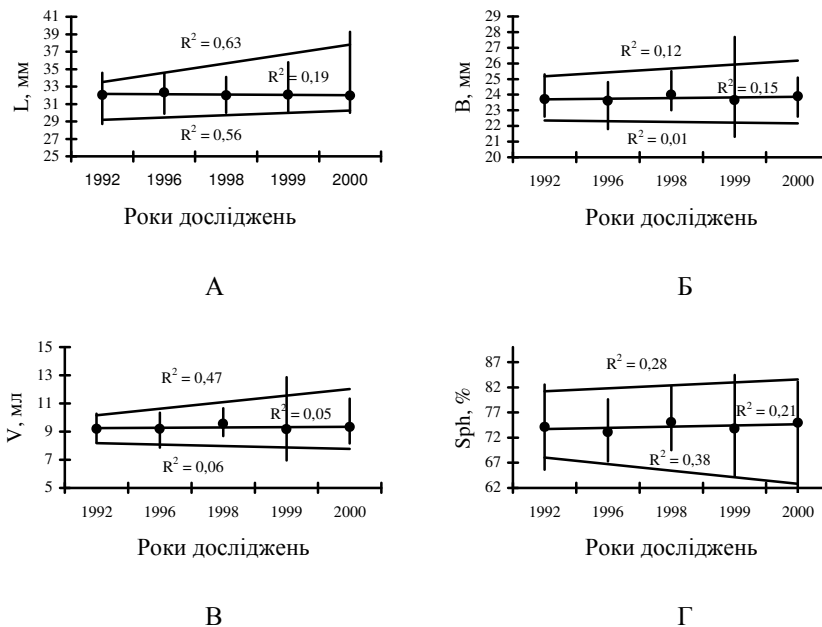


Рис. 3. Мінливість лінійних розмірів та величини яйця крячка малого у різні роки досліджень: А – довжина яйця; Б – ширина яйця; В – об'єм яйця; Г – індекс закругленості яйця.

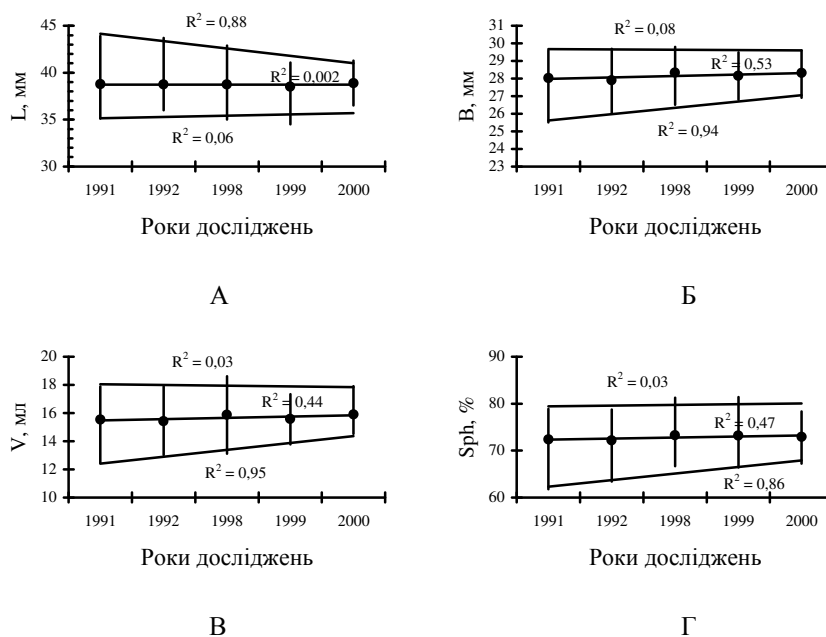


Рис. 4. Мінливість лінійних розмірів та величини яйця крячка білощогого у різні роки досліджень: А – довжина яйця; Б – ширина яйця; В – об'єм яйця; Г – індекс закругленості яйця.

Достовірні значення різниці ооморфометричних ознак крячків у залежності від погодних умов не виявлені. Різними авторами наводяться наступні погодні фактори, що можуть негативно впливати на зменшення розмірів яйця: низька температура повітря, холодний вітер і дощ [2, 7]. На нашу думку, погода швидше впливає на розміри яйця опосередковано, через зміну умов харчування, стану біотопу або призводить до зсувів термінів гніздування. Це підтверджується й іншими дослідниками [4, 11].

Залежність ооморфометричних ознак від біотопу гніздування виявлена тільки для річкового крячка і зумовлена поєднанням погодних умов і станом біотопу. Як видно з рисунку 5, різниця у реакції річкового крячка на зовнішні умови в залежності від біотопу гніздування, відображається на деяких ооморфометричних ознаках. У 1998 р. спостерігається зростання всіх показників на риборозплідних ставах та їх зменшення на островах Дністра. На нашу думку, це пов'язане з вкрай несприятливими умовами гніздування крячків на островах внаслідок сильних злив. Зливні дощі у 1998 р. призвели до того, що майже протягом всього гніздового періоду острови були затоплені, що відобразилось на репродуктивних функціях птахів. На риборозплідних ставах рівень води регулюється штучно, тому погода сильно не вплинула на ці колонії.

Значущої різниці між середніми морфометричними ознаками яєць річкового крячка у різних біотопах за всі роки досліджень не виявлено, але їх довжина дещо

більша у колоніях на внутрішніх водоймах, а ширина та закругленість – у колоніях на суходолі. Різниця між об'ємом яєць у цих біотопах не виявлена.

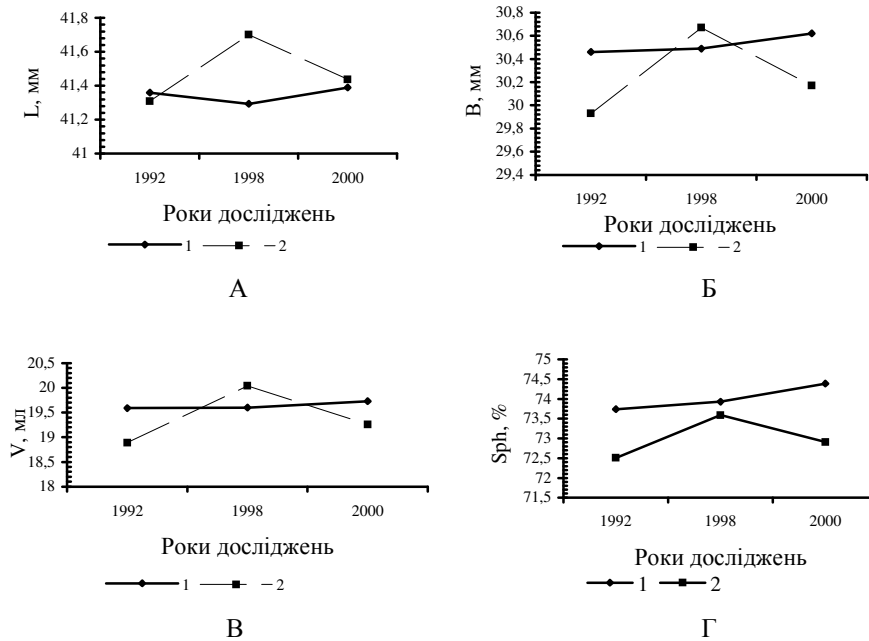


Рис. 5. Зміни морфометричних параметрів яєць крячка річкового в залежності від біотопу гніздування: А – довжина яйця; Б – ширина яйця; В – об'єм яйця; Г – індекс закругленості яйця: 1 – колонії розміщені на островах рік; 2 – колонії розміщені на риборозплідних ставах.

Серед ендопопуляційних факторів нами розглядалися: вплив терміну відкладання яєць на їх морфометричні ознаки, вплив почерговості відкладання яєць однієї кладки, залежність ооморфометричних параметрів від розміру кладки та від просторової структури колонії.

Для гніздування птахів характерна синхронність (тобто більшість особин відкладає яйця протягом відносно короткого періоду) [7]. Особливо це стосується колоніальних видів. Нами не виявлено достовірної різниці між ооморфометричними ознаками крячків в залежності від терміну відкладання яєць. У річкового крячка існує тенденція збільшення середніх показників ширини та об'єму яйця у напрямку від ранніх кладок до пізніх (без урахування повторних та поновлених кладок) (рис. 6). Максимальні значення всіх показників характерні для MLP періоду гніздування.

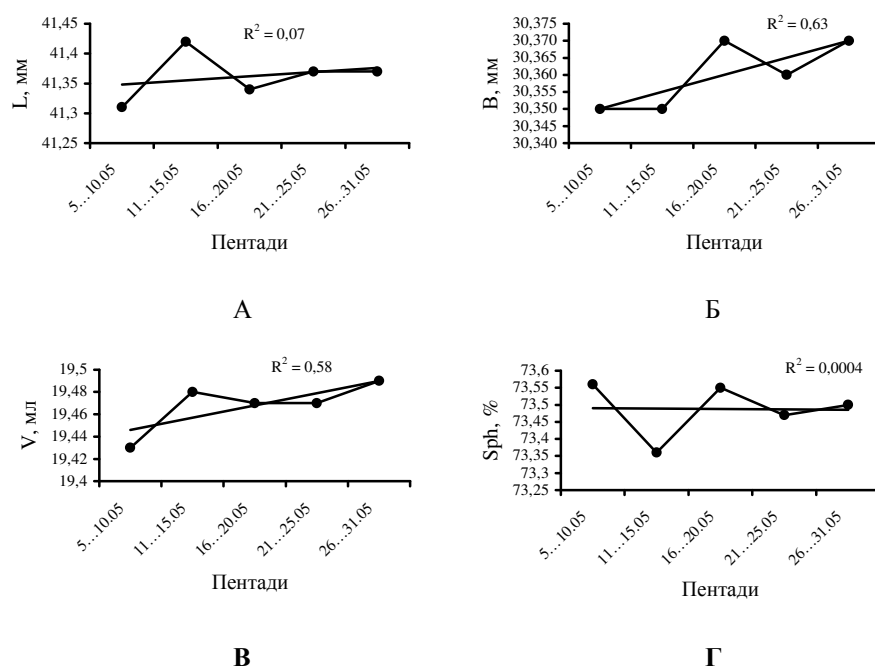


Рис. 6. Мінливість лінійних розмірів та величини яйця крячка річкового в залежності від дати відкладення яйця (1992 р.): А – довжина яйця, Б – ширина яйця, В – об'єм яйця, Г – індекс закругленості.

Однією з важливих форм внутрішньопопуляційної мінливості є внутрішньокладкова мінливість. Це закономірна зміна параметрів яєць в межах однієї кладки в залежності від почерговості знесення. Чіткої залежності змін ооморфометричних ознак в залежності від порядку знесення яєць у крячків не виявлено. Загальні показники внутрішньокладкової мінливості у крячка річкового становлять 3,0 % для довжини яйця та 2,05 % для ширини яйця; у крячка білощого для довжини яйця 3,8 % та для ширини яйця 1,9 %; для крячка малого 3,8 % для довжини яйця та 2,02 % для ширини яйця. Для всіх крячків характерна вища внутрішньокладкова мінливість довжини яйця, ніж ширини, що підтверджує еволюційну стабільність цього показника. Для річкового крячка характерне зростання внутрішньокладкової мінливості зі зростанням розміру кладки. У білощого крячка така тенденція характерна тільки для довжини яйця. Що стосується ширини, то максимальний показник внутрішньокладкової мінливості спостерігається у кладках з 3-х яєць. Зі збільшенням чи зменшенням розміру кладки, цей показник знижується (рис. 7).

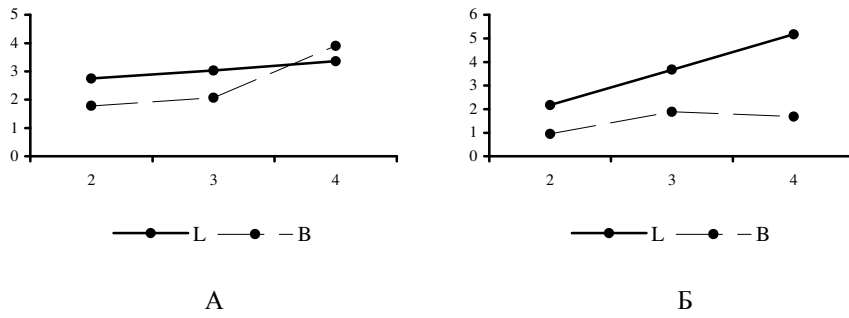


Рис. 7. Залежність внутрішньокладкової мінливості лінійних показників яєць крячків від розміру кладки: А – крячок річковий, Б – крячок білощокий: вісь абсцис – кількість яєць у повній кладці; вісь ординат – внутрішньокладкова мінливість (у %); L – довжина яйця, мм; В – ширина яйця, мм.

Залежність ооморфометричних ознак від розміру кладки у крячків має певну тенденцію (показник кореляції між ооморфометричними ознаками і розміром кладки не є достовірним). У річкового крячка існує тенденція збільшення довжини яйця зі

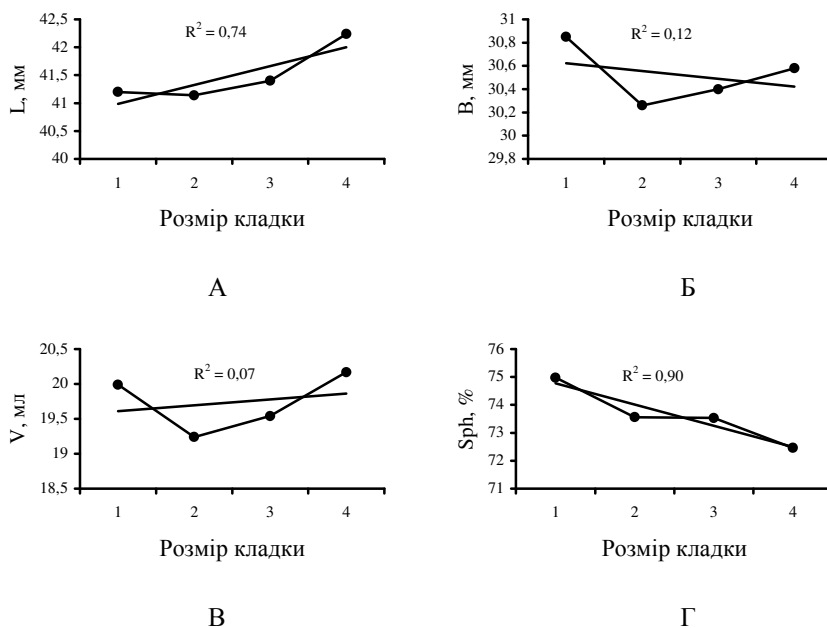


Рис. 8. Мінливість морфометричних ознак крячка річкового у кладках різного розміру: А – довжина яйця; Б – ширина яйця; В – об'єм яйця; Г – індекс закругленості яйця.

збільшенням розміру кладки. Ширина й індекс закругленості практично не залежать від розміру кладки, але існує тенденція зменшення індексу закругленості зі збільшенням розміру кладки (рис. 8). У білошого крячка існує чітка тенденція зростання довжини, ширини та об'єму яйця зі збільшенням розміру кладки. Індекс закругленості навпаки зі збільшенням розміру кладки зменшується, тобто зі збільшенням розміру кладки яйця стають більш видовженими (рис. 9).

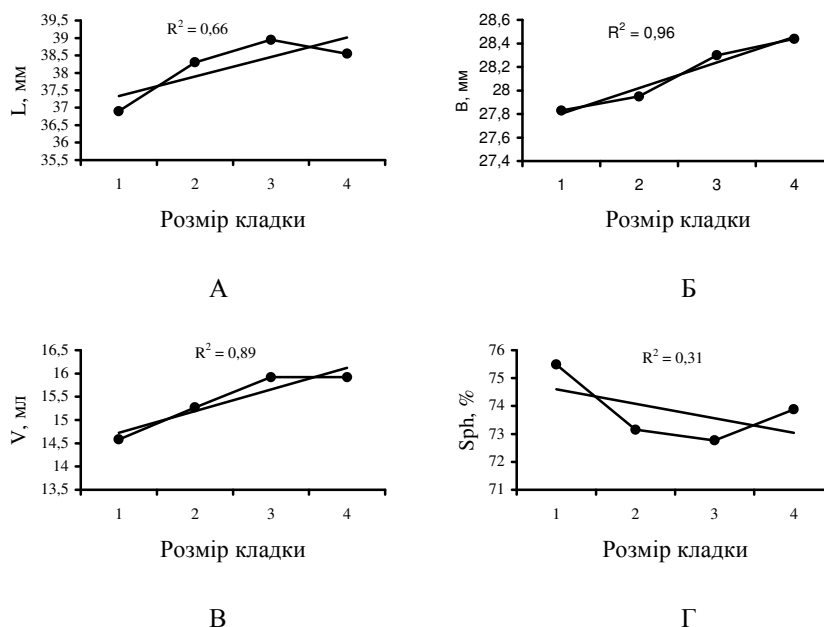


Рис. 9. Мінливість морфометричних ознак крячка білошого у кладках різного розміру: А – довжина яйця, Б – ширина яйця, В – об'єм яйця, Г – індекс закругленості яйця.

Зв'язок просторової структури колоній і внутрішньопопуляційної мінливості ооморфометричних ознак досліджувався багатьма вченими на прикладі різних видів птахів. При порівнянні вибірок центральної і периферійної частин колонії для різних видів птахів були отримані достовірні різниці не тільки по оологічних і гніздових параметрах, але й по низці інших ознак [6, 7].

Для річкового та білошого крячків характерним є зменшення розміру повної кладки від центру до периферії колонії. Для річкового крячка, окрім цього, спостерігається достовірна тенденція ($R^2=0,5$) зменшення об'єму яйця від центру до периферії колонії. На периферійних ділянках колоній оселяються молоді птахи або птахи з низьким ієрархічним рангом. У молодих птахів об'єм яйця дещо менший, ніж у старих. Як видно з рисунку (рис. 10), існує чітка тенденція до зменшення об'єму яйця вздовж стаціонарного розподілу від центру до периферії колоній.

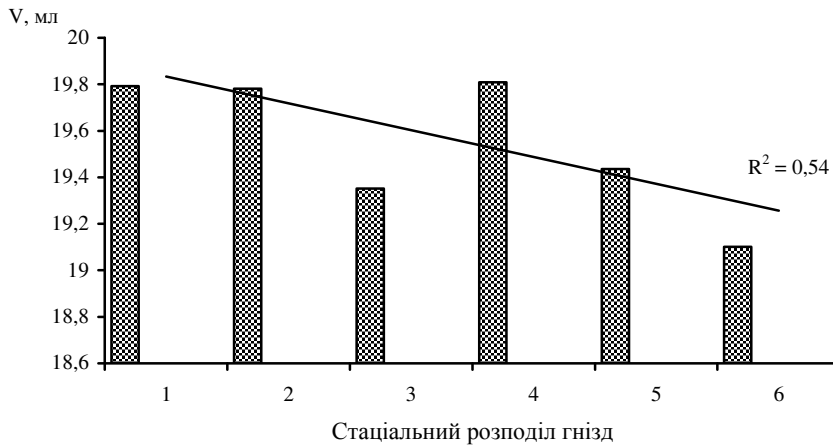


Рис. 10. Зміни об'єму яєць крячка річкового в залежності від стаціонального розподілу гнізд від центру до периферії колоній: 1 – купина трави, 2 – галечник, 3 – пісок, 4 – галечник з піском, 5 – галечник з намулом, 6 – намул.

Висновки

1. Екзопопуляційні фактори діють на локальні популяції сукупно через погодні умови, стан біотопів гніздування, доступність кормових об'єктів та ін. В особливо несприятливі роки це може призвести до зменшення розміру кладок та ооморфометричних показників. Порівняння середніх значень розміру кладки та ооморфометричних показників по різних роках досліджень не показало достовірної різниці, але існує достовірна тенденція до збільшення окремих ооморфометричних параметрів всіх видів крячків протягом останніх 10 років досліджень.

2. Ендопопуляційні фактори мають більш неоднозначний вплив на ооморфометричні показники та розмір кладки крячків. Достовірної різниці між ооморфометричними ознаками крячків в залежності від терміну розпочинання кладок не виявлено. У річкового крячка існує тенденція збільшення середніх показників ширини та об'єму яйця у напрямку від ранніх кладок до пізніх. Максимальні значення всіх показників характерні для MLP періоду гніздування. Виявлено залежність морфометричних параметрів яєць від розміру кладки – у річкового крячка існує тенденція збільшення довжини яйця та зменшення індексу закругленості зі збільшенням розміру кладки. У білощого крячка спостерігається зростання довжини, ширини та об'єму яйця зі збільшенням розміру кладки. Індекс закругленості навпаки зі збільшенням розміру кладки зменшується, тобто зі збільшенням розміру кладки яйця стають більш видовженими. Існує також зв'язок між розміром кладки та ооморфометричними показниками з просторовою структурою колонії. Для річкового та білощого крячків характерним є зменшення розміру повної кладки від центру до периферії колонії. Для річкового крячка, окрім

цього, спостерігається достовірна тенденція зменшення об'єму яйця від центру до периферії колонії.

3. Подальше дослідження реакцій локальних популяцій крячків на вплив екологічних факторів через ооморфометричні ознаки є доволі перспективним, але для просторово-функціональної характеристики локальних популяцій екосистем басейнів рік вони можуть використовуватись тільки як додаткові методи досліджень. Розмір кладок та їх ооморфометричні ознаки у крячків є настільки еволюційно стабільними, що статистична достовірність змін ознак або їх різниці простежується в дуже рідкісних випадках (великий регіон досліджень, великі обсяги вибірок та тривалий час досліджень) і дослідження зводяться лише до фіксування тенденцій.

1. Бианки В.В. Кулики, чайки и чистиковые Кандалакшского залива // Тр. Кандалакшского заповедника. – Вып. 6. – Мурманск, 1967. – С. 1-366.
2. Болотников А.М., Маркс Л.П. О влиянии разнокачественности яиц береговой ласточки на выживаемость и рост птенцов // Гнездовая жизнь птиц. – Пермь. – 1980. – С. 3-6.
3. Дементьев Г.П., Гладков Н.А., Спангенберг Е.П. Птицы Советского Союза. – М.: Советская наука, 1951. – Т. 3. – 680 с.
4. Евдокимов В.Д. Хронографическая изменчивость величины кладки и размеров яиц белобровика // Гнездовая жизнь птиц. – Пермь. – 1982. – С. 78-81.
5. Лакин Г.Ф. Биометрия. – Москва: Высш. школа, 1990. – 351 с.
6. Мельников М.В. Изучение пространственной структуры колоний птиц на основе оологических показателей // Материалы II Междунар. конф. стран СНГ “Актуальные проблемы оологии”. – Липецк. – 1998. – С. 10-12.
7. Мянд Р. Внутривидовая изменчивость птичьих яиц. – Таллинн: Валгус, 1988. – 193 с.
8. Потапов Р.Л. Птицы Памира // Биология птиц: Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1966. – Т. 99. – С. 43-57.
9. Птицы СССР. Чайковые. / Авданин В.О., Виксне Я.А., Зубакин В.А. и др. – Москва: Наука, 1988. – 416 с.
10. Рошеский Ю.К., Лаухина Л.Н. Влияние плотности населения на размер кладки у настоящих крачек // Орнитология. – 1980. – № 15. – С. 138-141.
11. Becker P.H., Finck P., Anlauf A. Rainfall preceding egg-laying – a factor of breeding success in Common Terns (*Sterna hirundo*) // Oecologia. – 1985. – Vol. 65. – P. 431-436.
12. Goc M. Colonial versus territorial breeding of the Great Crested Grebe *Podiceps cristatus* on Lake Druzno // Acta Ornithologica. – 1986. – Vol. 22. – № 2. – P. 95-145.
13. Hong S.-B, Woo Y.-T., Higashi S.. Effects of clutch size and egg-laying order on the breeding success in the Little Tern (*Sterna albifrons*) on the Nakdong Estuary, Republic of Korea // Ibis. – 1998 – Vol. 140. – № 3. – P. 408-414.
14. Lemmetyinen R. Clutch-size and timing of breeding in the Arctic tern in the Finnish Archipelago // Ornis Fennica. – 1973. – Vol. 50. – № 1. – P. 20-23.
15. Ulfvens J. Nest characteristic and nest survival in the Horned Grebe *Podiceps auritus* and Great Crested Grebe *Podiceps cristatus* in a Finnish archipelago // Ann. Zool. Fennici. – 1988. – 25. – P. 293-298.
16. Wesolowski T. Kartoteka gniazd i legów (instrukcja dla współpracowników). – Warszawa, 1986. – 28 s.
17. Williams T.D. Intraspecific variation in egg size and egg composition in birds: effects on offspring fitness. // Biol. Rev. – 1994. – № 68. – P. 35-59.

Державний природознавчий музей НАН України, Львів