

**Ю.Г. Ламехов, М.А. Буланова**

**ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ  
СТРУКТУРА ПОЛИВИДОВЫХ  
И МОНОВИДОВЫХ КОЛОНИЙ  
ПТИЦ И ЭЛИМИНАЦИЯ  
В РАННЕМ ОНТОГЕНЕЗЕ**

Министерство образования и науки Российской Федерации  
Федеральное государственное бюджетное образовательное  
учреждение высшего образования  
«Южно-Уральский государственный  
гуманитарно-педагогический университет»

Ю.Г. Ламехов, М.А. Буланова

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ СТРУКТУРА  
ПОЛИВИДОВЫХ И МОНОВИДОВЫХ КОЛОНИЙ  
ПТИЦ И ЭЛИМИНАЦИЯ В РАННЕМ ОНТОГЕНЕЗЕ

Монография

Челябинск  
2017

УДК 598.2  
ББК 28.693.35-36  
Л 21

Ламехов, Ю.Г. Пространственно-временная структура поливидовых и моновидовых колоний птиц и элиминация в раннем онтогенезе [Текст]: монография / Ю.Г. Ламехов, М.А. Буланова. – Челябинск: Изд-во Южно-Урал. гос. гуман.-пед. ун-та. – 207 с.

ISBN 978-5-906908-87-2

В монографии приводятся сведения об основных этапах формирования моновидовых и поливидовых колоний птиц. При изучении пространственно-временной структуры колониальных поселений птиц учитывалось наличие в пределах колонии биологического центра и периферии. Описаны стадии формирования колонии с появления одиночных гнезд и микроколоний до формирования центральной и периферической частей колонии. Проведено сравнение интенсивности элиминации в раннем онтогенезе птиц с учетом порядкового номера яйца и положения гнезда в структуре колониального поселения.

Монография рассчитана на орнитологов, экологов, преподавателей высшей школы и научных работников.

Рецензенты:

ISBN 978-5-906908-87-2

- © Ламехов Ю.Г., Буланова М.А., 2017
- © Издательство Южно-Уральского государственного гуманитарно-педагогического университета, 2017

## ВВЕДЕНИЕ

Развитие биологической науки сопровождалось разработкой частных и общебиологических проблем. К числу проблем общебиологического характера относятся, например, результаты эволюционного процесса и закономерности, описывающие взаимодействие биологических систем с условиями окружающей среды. Разработка названных вопросов возможна с использованием некоторых видов птиц, отличающихся массовостью и доступностью с точки зрения проведения полевых исследований. Получение результатов научных исследований, соответствующих современному уровню и характеру развития биологической науки, становится реально достижимым при сочетании, например, исследований экологической и эволюционной направленности. Указанная особенность, реализуемая при проведении исследований, может привести к существенным результатам, например, при изучении пространственной и временной структуры моновидовых и поливидовых колониальных поселений птиц.

Колониальность, формирующаяся на этапе размножения, необходимо не только рассматривать со структурной точки зрения, но и анализировать адаптивный характер этого явления. Проведение полевых исследований по изучению пространственно-временной структуры колониальных поселений птиц связано с изучением биологии их размножения. В качестве удобных объектов в этом случае могут быть использованы массовые колониальные виды птиц, относящиеся к отрядам Поганкообразные и Ржанкообразные.

В экосистемах, формирующихся на территории Челябинской области, крупные колониальные поселения образуют, например, черношейная поганка и озерная чайка, которые использованы в качестве модельных объектов. Изучение пространственно-временной структуры моновидовых и поливидовых колоний птиц неразрывно связано с исследованиями вопросов биологии гнездовой жизни птиц. На этапе годового жизненного цикла, соответствующего размножению, срабатывают механизмы, определяющие адаптивное преобразование организации совокупностей организмов. Проведенные полевые исследования доказывают большое значение элиминации в формировании структуры колониальных поселений птиц, регуляции численности особей, сохранении границ колониального поселения.

Изучение пространственно-временной структуры колониальных поселений птиц позволит успешнее решать практические задачи, стоящие перед орнитологией, такие как разработка экологически обоснованных способов регуляции численности птиц в естественном и антропогенном ландшафтах и другие.

## I. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Изучение пространственно-временной структуры поливидовых и моновидовых колоний птиц проведено в колониальных поселениях озерных чаек (*Larus ridibundus* L., 1766) и черношейных поганок (*Podiceps nigricollis* C.L. Brehm, 1831) [205], формирующихся на оз. Курлады, в окрестностях г. Копейска Челябинской области, и моновидовой колонии оз. Смолино из окрестностей г. Челябинска. Полевые исследования и обработка собранного материала проводились с 1988 по 2016 гг. Пространственно-временная структура поливидовых и моновидовых поселений птиц изучалась одновременно с исследованиями по биологии гнездовой жизни колониальных видов птиц. Полученные результаты явились основой для анализа структуры колониальных поселений птиц, эколого-этологических аспектов существования колоний и изучения эколого-эволюционных механизмов в эволюции раннего онтогенеза озерных чаек и черношейных поганок.

С систематической точки зрения озерные чайки (*Larus ridibundus* L., 1766) относятся к отряду Ржанкообразные (Charadriiformes), а черношейные поганки (*Podiceps nigricollis* C.L. Brehm, 1831) [205] – к отряду Поганкообразные (Podicipediformes). С точки зрения экологической классификации птиц вид Озерная чайка является представителем группы охотящихся на лету птиц. В свою очередь, черношейная поганка относится к водным птицам. Принадлежность к названным экологическим группам определена

с учетом характера перемещения в пространстве, места расположения гнезда и некоторых этологических особенностей, которые проявляются у птиц при добывании пищи.

### **1.1. Методологические аспекты планирования, выполнения и обсуждения результатов исследования**

Выбор методов исследования обусловлен целями и задачами работы, спецификой объектов и уровнем разработанности темы. Общий характер и направление работы формировались с учетом основных общих тенденций, проявившихся в развитии биологической науки, к числу которых относятся: идея развития и организации, коэволюционный подход [132], а также системный подход, определяющий характер исследований экосистем [214].

Изучение биологических явлений осуществлялось с учетом ориентации на два ведущих методологических конструкта – идею развития и идею организации. Идея развития определяет изучение процессов с эволюционной точки зрения, а идея организации выражается в экологическом подходе. При изучении биологических объектов [132] ориентация на идею развития при проведении исследований по биологии гнездовой жизни колониальных видов и описанию пространственно-временной структуры поливидовых поселений птиц приводит к выделению этапов формирования колонии, позволяет анализировать филогенетические аспекты развития колониальности и рассматривать адаптивные характеристики поливидовой колонии в качестве одного из результатов эволюционных преобразований. Идея организации, применительно к исследованиям пространственно-временной

структуры, позволяет рассматривать колониальное поселение птиц как один из вариантов надорганизменных структур, являющихся результатом взаимодействия экологических процессов, проявляющихся в колонии, и внешних воздействий, в состав которых входят биотические, абиотические и антропогенные факторы. Экологический подход, используемый при изучении поливидовых и моновидовых поселений птиц, важен при описании элиминации в раннем онтогенезе птиц. Это событие является результатом действия обычных экологических факторов, но возникает при определенной дозе действия этих факторов или при действии фактора в необычных пространственно-временных параметрах.

Особенностью наших исследований по изучению биологии гнездовой жизни колониальных видов птиц и пространственно-временной структуры их поселений является учет взаимодействия двух методологических конструктов – идеи развития и идеи организации. Философской основой взаимодействия названных конструктов является их причинно-следственная связь. Взаимодействие отдельных особей в колонии, совокупностей размножающихся птиц и колониального поселения в целом с комплексом экологических факторов среды определяет такие следствия, как изменчивость организмов, элиминацию, направление действия естественного отбора и другие. Некоторые из названных процессов, имея в настоящее время статус факторов эволюции, приводят к адаптивным преобразованиям совокупностей организмов, в том числе и поливидовых колоний. Учитывая причинно-следственный характер

связи между экологическими и эволюционными процессами и особую роль результатов взаимодействия этих процессов, можно говорить о необходимости эколого-эволюционного подхода к изучению биологических процессов, происходящих в колониальном поселении птиц.

Коэволюционный подход, применяемый при изучении биологических процессов и структур, выражается в форме нескольких стратегий и многоплановых характеристик [132]. С точки зрения названного подхода при изучении объектов и явлений выявляются самостоятельные и неслиянные процессы. Применительно к существованию поливидовой колонии этот элемент коэволюционного подхода проявляется, например, в том, что в пределах колониального поселения размножаются черношейные поганки, озерные чайки и некоторые другие виды птиц. В пределах каждой совокупности особей разных видов протекают явления, соответствующие гнездовой жизни, но особи разных видов не скрещиваются между собой, т.к. срабатывают формы биологической изоляции. В итоге в данной ситуации самостоятельность размножения особей разных видов обеспечивается их изолированностью.

Варианты взаимодействия совокупностей организмов и отдельных особей с окружающей средой описаны на примере этологических аспектов в жизни поливидовых и моновидовых колоний. Этологические реакции птиц на внешние воздействия изучались при проявлении защиты территории колонии и территории гнездовых участков от вторгающихся хищников. Мирные варианты этологических реакций изучались в форме поведения птиц при гнездостроении

и проявлении социального облегчения, стимулирующего гнездостроительную деятельность.

Колониальное поселение птиц изучалось с учетом его открытости, с точки зрения вселения на территории колонии новых особей для гнездования и восприятия поступающей информации. В качестве источников информации для птиц, размножающихся в колонии, могут выступать особи озерных чаек, выполняющих социальную функцию защиты колониального поселения. Проводились наблюдения за изменением поведения не только озерных чаек, но и черношейных поганок в ответ на сигналы опасности, издаваемые особями озерных чаек.

При комплексном изучении процессов, протекающих в колонии, выявились механизмы его толерантности к действию внешних и внутренних факторов. Толерантность колониального поселения рассматривалась, прежде всего, с точки зрения его пространственно-временной структуры. Одним из механизмов, обеспечивающих устойчивость колонии по отношению к внешним воздействиям, является последовательное формирование биологического центра и периферии колонии. Указанная последовательность формирования внутриколониальных группировок учитывалась при описании гнездовой жизни озерных чаек и черношейных поганок. Толерантность колониального поселения птиц изучалась по нескольким направлениям. При изучении гнезд обоих видов птиц путем измерений установлено статистически достоверное увеличение размеров гнезд на периферии колонии.

Поливидовая колония птиц, состоящая из гнездящихся озерных чаек и черношейных поганок, на всех этапах своего

формирования сохраняла статус незавершенного образования. Наблюдения, проводившиеся за последовательностью распределения гнезд на территории колонии, позволили выяснить сроки строительства гнезд как в биологическом центре, так и на периферии колонии. Незавершенность колониального поселения птиц обеспечивается, с одной стороны, растянутостью сроков размножения, а с другой – процессом элиминации гнезд и яиц.

Размножение птиц в составе поливидовой колонии является экологической предпосылкой взаимосопряжения многих эволюционных процессов. В жизни поливидовой колонии взаимосопряженность проявляется в форме механизмов, уменьшающих напряженность межвидовых взаимоотношений. Названная особенность изучалась на всех этапах формирования колониального поселения.

Коэволюционный подход, примененный в изучении колониального поселения птиц, позволил осуществить описание колонии как особой надорганизменной системы, элементы которой сочетаются в единстве более высокого по сравнению с группировками особей порядка.

Учет системного подхода, применяемого при изучении экосистем, обусловлен тем, что виды птиц, размножающиеся в составе колониального поселения, как и виды надводных растений, входят в состав экосистемы, формирующейся в гнездовом биотопе. Характер размещения гнезд в колонии определяется не только внутривидовыми и межвидовыми взаимоотношениями между гнездящимися птицами, но и особенностями распределения надводной растительности.

Использование системного подхода проявилось также в планировании совокупности этапов исследования с постановкой цели и задач до заключительного этапа, включающего формулировку выводов.

## **1.2. Характеристика применения диалектического метода и общенаучных методов исследования**

При проведении исследований использован комплекс методов, которые в соответствии с одной из классификаций [109] можно подразделить на всеобщие, общенаучные методы теоретического уровня познания, общенаучные методы эмпирического уровня познания и частнонаучные методы.

Из всеобщих методов познания использовался диалектический метод, который включает несколько принципов [228]. В большей степени в проведении исследований по изучению гнездовой жизни птиц и пространственно-временной структуры их поселений сделан акцент на следующие принципы диалектического метода познания: всесторонность, взаимосвязь качественных характеристик, детерминизм, принцип противоречия, принцип диалектического отрицания. Реализация названных принципов проявилась на всех этапах проведения исследований. Принцип всесторонности связан с выделением круга научных проблем, решение которых позволило дать объективное описание колонии как надорганизменной системы. Реализация этого принципа имела отношение к определению объема выборки материала, анализ которого после соответствующей математической обработки позволял делать объективные выводы.

Взаимосвязь качественных и количественных характеристик учтена при описании параметров гнездовой жизни птиц, изменяющихся за период проведения наблюдений. Так, при измерении гнезд на определенном этапе гнездовой жизни гнезду придавался статус незавершенной или завершенной структуры. В данном случае количественное изменение размеров позволило делать выводы об изменении статуса гнездовой постройки, т.е. ее переходе в новое качество. При описании такой характеристики гнездовой жизни, как количество яиц в гнезде, принималось, что появление одного (первого) яйца является началом кладки, а увеличение количества яиц до трех (у озерной чайки) или пяти-шести (у черношейной поганки) доказывает переход гнезд в новое качественное состояние – в завершенную кладку. Установлению причинно-следственных связей предшествует рассмотрение объектов исследования во всех доступных для изучения связях и отношениях. Принцип детерминизма учитывался по отношению ко всем этапам предгнездовой, гнездовой и послегнездовой жизни колониальных видов птиц. На основании причинно-следственных отношений между изучаемыми объектами и явлениями описывалась роль экологических факторов среды в протекании явлений эволюционного характера, а также адаптивная ценность признаков в конкретных условиях окружающей среды.

Колониальность птиц, а значит и пространственно-временную характеристику колониальных поселений, следует рассматривать, по меньшей мере, с двух точек зрения: с точки зрения ее возникновения на предыдущих этапах филогенеза и с точки зрения сохранения этого явления

в настоящее время. Процессы филогенетического формирования колониальности являются реализацией историзма при проведении исследований, основанных на диалектическом методе. Названный подход позволяет не только решать вопросы, связанные с происхождением и эволюцией колониальности, но и устанавливать связь между характеристиками колонии, возникшими на предшествующих стадиях развития, и вновь возникшими адаптациями. Такой подход является оценкой колониальности как совершенствующейся адаптации, возникшей у отдельных видов в пределах класса Птицы.

Противоречивый характер колониальности у птиц проявляется в наличии достоинств и недостатков гнездования при высокой плотности размещения гнезд, различий в сроках гнездования птиц одной колонии, размещении гнезд в пределах биологического центра и периферии колонии, разных сроках откладки яиц и вылупления птенцов, межвидовых взаимоотношениях между разными видами, размножающимися в составе колонии. Наличие противоречий, по нашим наблюдениям, находит разрешения через механизмы, уменьшающие напряженность межвидовых взаимоотношений. Существование этих механизмов выступает в качестве экологической основы, позволяющей размножаться в пределах одной колонии разным видам птиц. Другим вариантом разрешения противоречий является элиминация гнезд, яиц и птенцов. В этом случае проявляются события, влияющие на уровень приспособленности колонии к условиям гнездового биотопа.

Принцип диалектического отрицания трактуется как единство уничтожения и сохранения, форма связи

низшего с высшим в процессе развития [228]. Единство уничтожения и сохранения находит выражение в таком явлении, как элиминация. Изучение этого явления проводилось как по отношению к совокупностям гнезд, так и по отношению к группам особей. Анализ элиминации показал, что возможно уничтожение отдельных яиц в гнезде, но при этом сохраняются другие яйца в том же гнезде. В случае гибели одного гнезда на определенном участке колонии сохраняются гнезда, расположенные на другом участке. В итоге единство сохранения и уничтожения проявляется в форме гибели одних биологических структур и выживания других.

Диалектический характер отрицания, лежащий в основе связи низшего с высшим, проявляется по отношению к гнездовой жизни в разных аспектах. Так, при изучении морфологии, размеров и состава гнезд обоих видов гнездящихся птиц выяснен характер изменения параметров гнезд. На каждом из последующих этапов строительства гнезда изменялись параметры гнезда, что в большей степени соответствовало структуре, способной обеспечивать протекание инкубации.

Среди общенаучных методов эмпирического познания применялись наблюдение, эксперимент и измерение. К использованным в ходе исследования общенаучным методам теоретического познания следует отнести индукцию и восхождение от абстрактного к конкретному. Из общенаучных методов, применяемых на эмпирическом и теоретическом уровнях познания, использованных при выполнении научного исследования, следует назвать анализ и синтез.

Частнонаучные методы, применяемые в ходе исследований, сформировались при сочетании общенаучных методов и методических приемов.

### **1.3. Методы физико-географического описания гнездовых биотопов**

При применении методов физико-географического описания оз. Курлады и оз. Смолино проанализированы такие параметры, как географическое положение, характер береговой линии, преобладающий вид грунта и другие. Такой вариант описания озера соответствует общепринятой методике [201].

В ходе наблюдений фенологического характера и метеорологических исследований на озере Курлады использовалась карта, на которой указаны особенности района исследований.

Доза действия абиотических факторов среды определялась инструментально, по общепринятой методике [193, 166, 49, 102]. Использовались ртутный термометр, психрометр Ассмана и ручной анемометр. Температуру воды и воздуха, относительную влажность воздуха и скорость ветра измеряли на разных участках: в биологическом центре колонии, на периферии колониального поселения и открытом пространстве озера. Измерения метеорологических показателей проводились в течение светлого времени суток, через каждые три часа. По полученным результатам вычислялись средние значения показателей.

### **1.4. Описание надводной растительности в гнездовом биотопе поливидовых и моновидовых колоний**

На оз. Курлады гнезда озерных чаек и черношейных поганок располагались среди зарослей тростника обыкновенного (*Phragmites australis*). В гнездовом биотопе оз. Смолино преобладает рогоз широколистный (*Typha latifolia* L.).

При наблюдении за состоянием надводных растений регистрировались: дата появления первых ростков, первого листа и дата, когда растения достигают высоты предыдущего года.

Проведено сравнение экземпляров тростника обыкновенного из биологического центра и периферии колонии по высоте, диаметру стебля, количеству листьев на растении и площади листовой пластинки.

Степень развития тростника обыкновенного из района очистных сооружений и с участка, удаленного от этого района, сравнивалась по высоте.

Плотность растительности в пределах колонии определена путем подсчета количества растений на единице площади ( $m^2$ ).

### **1.5. Полевые методы и методические приемы изучения гнездовой жизни колониальных видов птиц**

Прилет птиц в район гнездования устанавливался при ежедневных наблюдениях, которые проводились с 15–20 марта, т.к. раньше этой даты за все годы исследований появление перелетных видов птиц не отмечалось. Видовая принадлежность птиц определялась визуально. Производился подсчет количества особей каждого вида и отмечался характер их распределения.

Изучение биологии гнездовой жизни колониальных видов птиц проводилось при измерении параметров в пределах биологического центра и периферии поселения. Биологическим центром считали ту часть колонии, в которой появлялись первые гнезда, а впоследствии формировалось

поселение с максимальной плотностью. Биологический центр – наиболее предпочитаемая часть колонии, в которую вселяются новые пары. Учитывалось также то, что биологический центр колонии не всегда совпадает с геометрическим центром [245, 259, 248, 217, 218, 220].

Изучение биологических аспектов гнездовой жизни колониальных видов птиц проводили по методике А.М. Болотникова [242].

Гнезда обоих видов птиц измеряли по высоте надводной части, диаметру гнезда и лотка, а также глубине лотка. Измерения проводили при появлении первого яйца и при завершённой кладке. Состав строительного материала гнезда и способ фиксации гнезда в пределах колонии определялись визуально.

Массу, длину и диаметр яиц определяли в день снесения. Взвешивание яиц проводили с точностью до 0,1 г, а измерение с точностью до 0,1 мм. Изучаемые яйца метили быстросохнущей краской. Индекс формы яиц вычисляли как отношение диаметра яиц к длине, выраженное в процентах.

При изучении ритмичности откладки яиц гнезда осматривали ежедневно, во второй половине дня. Появившиеся яйца метили краской, а в дневнике делали соответствующие записи. Так, запись «111» означает, что ежедневно, в течение трех суток в гнезде появилось по одному яйцу, а запись «1011» расшифровывается как наличие двухсуточного интервала между появлением в гнезде первого и второго яйца. Длительность яйцекладки выражалась в сутках.

Величина завершённой кладки оценивалась по количеству яиц в гнезде, которое не увеличивалось в течение недели.

Выбран недельный срок, т.к. он достоверно превышает интервал между откладкой яиц.

В соответствии с принятой методикой описания гнездовой жизни птиц [22], выделяются следующие периоды: яйцекладка, собственно насиживание, вылупление птенцов. Яйцекладке соответствует интервал времени от снесения птицей первого яйца до завершения кладки. Под собственно насиживанием принимается промежуток времени от откладки последнего яйца до вылупления первого птенца. Длительность вылупления птенцов – интервал от вылупления первого птенца до вылупления последнего птенца. Яйцекладка, собственно насиживание и вылупление птенцов составляют длительность насиживания. Названные периоды в гнездовой жизни описывались в сутках для гнезд из биологического центра и периферии колонии. Длительность инкубации каждого яйца определена как промежуток времени от откладки яйца до вылупления птенца. В процессе инкубации происходило уменьшение массы яиц, которое определялось путем повторных взвешиваний в дату появления трещин на скорлупе яйца.

Птенцов описывали в 0-суточном возрасте, т.е. после вылупления и обсыхания. Определяли их массу, размах крыльев, длину клюва, цевки и среднего пальца [207, 173].

## **1.6. Математическая обработка результатов**

Данные, полученные в ходе полевых и лабораторных исследований, обрабатывались при помощи компьютерной программы Microsoft Office Excel.

В процессе математической обработки вычислены стандартные параметры вариационного ряда: средняя

арифметическая величина ( $\bar{x}$ ), среднее квадратическое отклонение ( $\sigma$ ), коэффициент вариации ( $v$ ), ошибка средней арифметической ( $m$ ). Для оценки степени связи между признаками рассчитывался коэффициент корреляции ( $r$ ). Статистическая достоверность различий между средними арифметическими величинами устанавливалась по t-критерию Стьюдента [115].

### **1.7. Изучение пространственно-временной структуры поливидовых и моновидовых колоний**

При изучении пространственно-временной структуры колониальных поселений птиц проводились ежедневные наблюдения за размещением гнезд. Гнезда помечались этикетками. Благодаря ежедневным осмотрам формирующейся колонии выделялись: одиночные гнезда, микроколонины, биологический центр, периферия и субколонины.

Одиночные гнезда помечались при появлении на первых этапах формирования колонии. Расположение этих гнезд наносилось на схему распределения тростниковой растительности. Ежедневно регистрировалось появление гнезд в окрестностях первых одиночных гнезд. От первого гнезда, до появившихся позднее, определяли расстояние и угол под которым располагается прямая линия, соединяющая гнезда. Выделенные таким способом совокупности гнезд получили статус микроколонины.

Наблюдения за формированием микроколонины проводились на всех участках колониального поселения, с начала формирования колонии до завершения процесса

размножения. Как в биологическом центре колонии, так и на периферии, регистрировались даты появления первого яйца, первой завершённой кладки, первых птенцов и даты завершения процесса размножения. При изучении фенологии процессов, происходивших в колонии, в качестве одной из характеристик, определялось количество завершённых кладок и динамика этого процесса.

После завершения формирования биологического центра и периферии колонии, определялись расстояния между гнездами. При этом выбирались пары для проведения измерений: между ближайшими гнездами озерных чаек, ближайшими гнездами черношейных поганок, а также расстояние между гнездами озерных чаек и черношейных поганок.

Объем материала, собранного в гнездовых биотопах озер Курлады и Смолино, приведен в табл. 1.

Таблица 1

**Объем работы, выполненной при изучении гнездовой жизни озерной чайки и черношейной поганки**

Год	Вид птицы	Объем выборки материала		
		Гнезда	Яйца	Птенцы
1988	Озёрная чайка	39	129	63
	Черношейная поганка	35	186	89
1989	Озерная чайка	151	209	76
	Черношейная поганка	47	241	88

Продолжение таблицы 1

1990	Озерная чайка	48	134	-
	Черношейная поганка	14	145	-
1991	Озерная чайка	44	33	28
	Черношейная поганка	59	303	-
1992	Озерная чайка	15	50	29
	Черношейная поганка	38	165	81
1993	Озерная чайка	52	133	64
	Черношейная поганка	34	143	61
1999	Озерная чайка	47	117	73
	Черношейная поганка	53	230	-
2000	Озерная чайка	43	112	-
	Черношейная поганка	36	154	-
2001	Озерная чайка	32	84	16
2002	Озерная чайка	43	123	-
	Черношейная поганка	72	306	-
2003	Озерная чайка	99	142	117
	Черношейная поганка	25	101	-
2005	Озерная чайка	45	129	-

Окончание таблицы 1

	Черношей- ная поганка	31	197	–
2006	Озерная чайка	39	97	–
	Черношей- ная поганка	20	85	–
2007	Озерная чайка	52	136	63
	Черношей- ная поганка	33	13	89
2008	Озерная чайка	32	91	34
	Черношей- ная поганка	29	121	83
2009	Озерная чайка	25	71	45
	Черношей- ная поганка	38	152	68
2011	Озерная чайка	37	92	45
	Черношей- ная поганка	42	60	81
2012	Озерная чайка	41	119	65
	Черношей- ная поганка	23	67	30
2015	Озерная чайка	54	108	66
2016	Озерная чайка	103	220	–
Итого	Озерная чайка	1041	2329	784
	Черношей- ная поганка	629	2869	670

## **2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ**

Моновидовые и поливидовые колонии птиц, являющиеся местом проведения исследований, формируются на оз. Курлады и оз. Смолино. Согласно административному делению названные озера находятся на территории Челябинской области, которая входит в состав Южного Урала, с границами, определяемыми по И.П. Кадильникову [90] и А.Г. Чикишеву [223]. Территория Южного Урала и соответственно Челябинской области характеризуется особыми физико-географическими условиями.

### **2.1. Рельеф**

Челябинская область располагается в двух физико-географических областях: горной Уральской и низменной Западно-Сибирской. В западных районах средние высоты колеблются от 150 до 250 м над уровнем моря. Хребты восточного склона имеют среднюю высоту около 500 м, у его подножия располагается цепочка предгорных озер. Восточнее полосы озер рельеф резко изменяется: здесь начинается обширная равнина – Зауральский пенеппен. Восточнее г. Челябинска поверхность приобретает типичные черты Западно-Сибирской низменности [67]. Особенности рельефа той территории, на которой располагается Челябинская область, сложились в геологическом прошлом и способствовали формированию озер, которые в настоящее время являются местом обитания уникальных экосистем, включающих достаточно крупные орнитоценозы.

## 2.2. Гидрография

На территории области Челябинской области зарегистрировано 418 рек и 1147 озер [147], которые относятся к бассейнам рек Белой, Урала и Тобола. Различия гидрологического режима, происхождения и размеров озер позволяют разделить их на горные, предгорные, равнинные и степные. Большое количество озер сосредоточено в северной и восточной частях Челябинской области. Горные и предгорные озера находятся на высоте 212–512 м над уровнем моря, равнинные лежат в пределах Зауральского пeneплена. Озера этой группы имеют глубину не более 6 м. Степные озера на территории области наиболее многочисленны и отличаются небольшими размерами и глубинами не более 3 м [198]. На основании физико-географических характеристик озер, относящихся к разным группам, можно заключить, что оз. Смолино и оз. Курлады относятся к группе равнинных озер. Обилие озер и их разнообразие по физико-географическим характеристикам определяет разнообразие экологических условий на территориях, где располагаются озера, а значит, в свою очередь оказывает влияние на биологическое разнообразие птиц и представителей животных других систематических групп.

## 2.3. Климат

Челябинская область расположена в умеренных широтах. Климат умеренно-теплый континентальный. Зима продолжительная и холодная, а лето теплое. Переходные сезоны непродолжительные.

Годовая амплитуда температур увеличивается в направлении на восток и юго-восток. Относительная влажность воздуха уменьшается при движении с северо-запада на юго-восток. Максимальное количество осадков приходится на горный северо-запад. На территории южных и восточных районов отмечается возрастание континентальности и засушливости климата [185].

Таким образом, учитывая климатические особенности разных территорий, относящихся к нашей области, можно отметить то, что озера Смолино и Курлады находятся на участках с более высокой температурой и пониженной влажностью. Повышенная температура в районах расположения озер способствует раннему развитию надводной растительности, которая в свою очередь оказывает влияние на выбор места для гнездования, фиксацию гнезда в пределах колониального поселения. Особое значение характера развития надводной растительности связано с влиянием этой особенности состояния экосистемы на интенсивность элиминации гнезд и птенцов.

#### **2.4. Растительность**

Представлена широкой гаммой формаций, включающей горные тундры, горные криволесья, темно- и светлохвойные, таежные, смешанные и лиственные леса, а также ковыльные степи. Состав флоры представлен набором видов из всех экологических и флористических групп, свойственных Уралу [104]. Достаточная степень биологического разнообразия растений в пределах Челябинской области

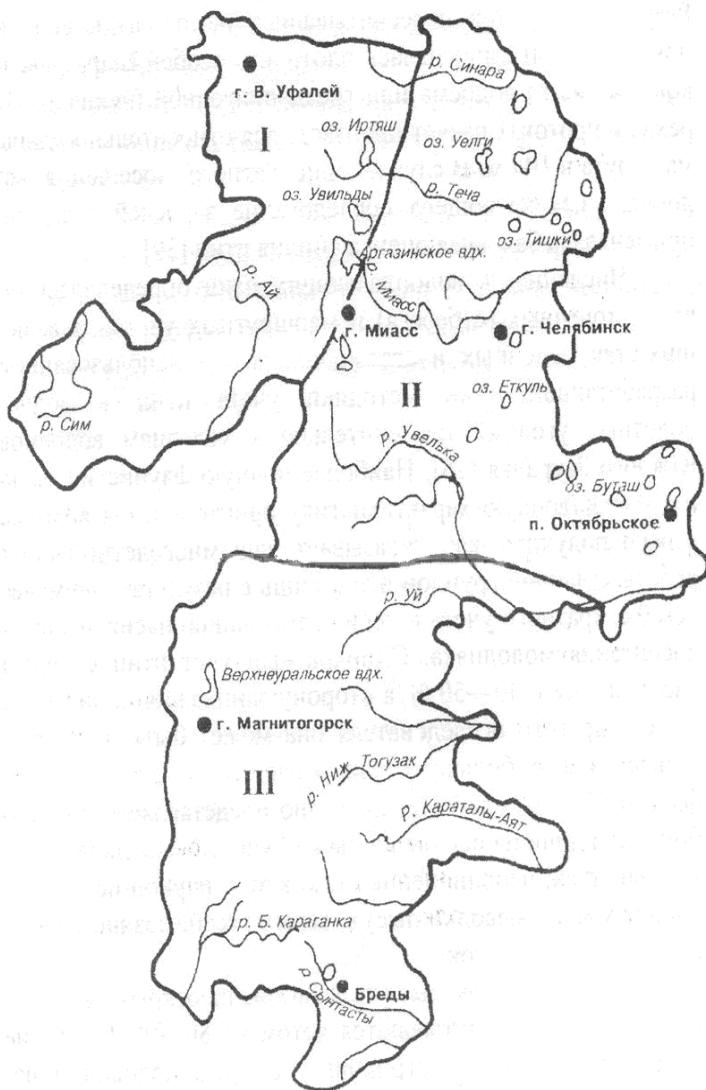
и на территории экосистем с хорошо развитыми орнитоценозами влияет на характер протекания годового жизненного цикла птиц с момента прилета в район гнездования до отлета к местам зимовки.

## **2.5. Природно-географическое районирование**

Челябинская область с точки зрения природно-географического районирования делится на две подобласти: горы Южного Урала и пенеплены Южного Зауралья. В пределах первой выделяют три провинции: горно-лесную, горно-лесостепную и горно-степную. Вторая в зависимости от зональных условий разделяется на две провинции: лесостепную и степную [90]. Характер природно-географического районирования территории, занимаемой Челябинской областью, лежит в основе формирования разнообразия экологических условий, что оказывает непосредственное влияние на состояние биоразнообразия птиц и животных других систематических категорий. Границы природных зон (горно-лесная, лесостепная и степная), в пределах Челябинской области, показаны на рис. 1 [57].

Территория, расположенная восточнее г. Челябинска, приобретает черты Западно-Сибирской низменности [67].

Таким образом, озера Курлады и Смолино располагаются в лесостепной зоне Челябинской области. Оз. Смолино находится в той части лесостепи, которая с географической точки зрения относится к территории Урала, а оз. Курлады — на территории Южного Зауралья.



**Рис. 1.** Границы природных зон на территории Челябинской области:

I – горно-лесная зона; II – лесостепная зона; III – степная зона

## 2.6. Физико-географическая характеристика озера Смолино и озера Курлады

Для лесостепи характерно совместное существование двух различных типов биоценозов: биоценоза лесов и биоценоза степей. Лесостепь определяют как лесостепной ландшафт умеренного пояса, характеризующийся чередованием сомкнутых преимущественно лиственных лесов на серых лесных почвах и травяных степей на черноземах, большей частью распаханых [155]. На территории лесостепи размещаются всевозможные растительные ассоциации на засоленных почвах, возникновение которых связано с интенсивными процессами континентального соленакопления в результате систематического капиллярного поднятия растворенных солей [234]. Распространенность засоленных почв оказывает влияние на химический состав воды озер, расположенных на этой территории. Для Западно-Сибирской лесостепи, в отличие от Восточно-Европейской, характерны малая дренированность, континентальность климата, высокая засоленность воды, а также обилие болот и озер [208]. Обилие болот в окрестностях озер, расположенных в Западно-Сибирской лесостепи, привлекает на гнездование околотовдных водных птиц.

Озеро Смолино располагается на площади в 2170 га при глубине 1,5 м. Вода слабосоленая. Заращение поверхности достигает 3 % [147]. Карта озера и прилегающих участков представлена на рис. 2 [167].

Озеро Курлады занимает площадь в 5000 га при глубине в 4 м. Вода с точки зрения химического состава пресная. Процент заращения поверхности достигает 60 % [147]. Карта озера с прилегающими территориями представлена на рис. 3 [167].

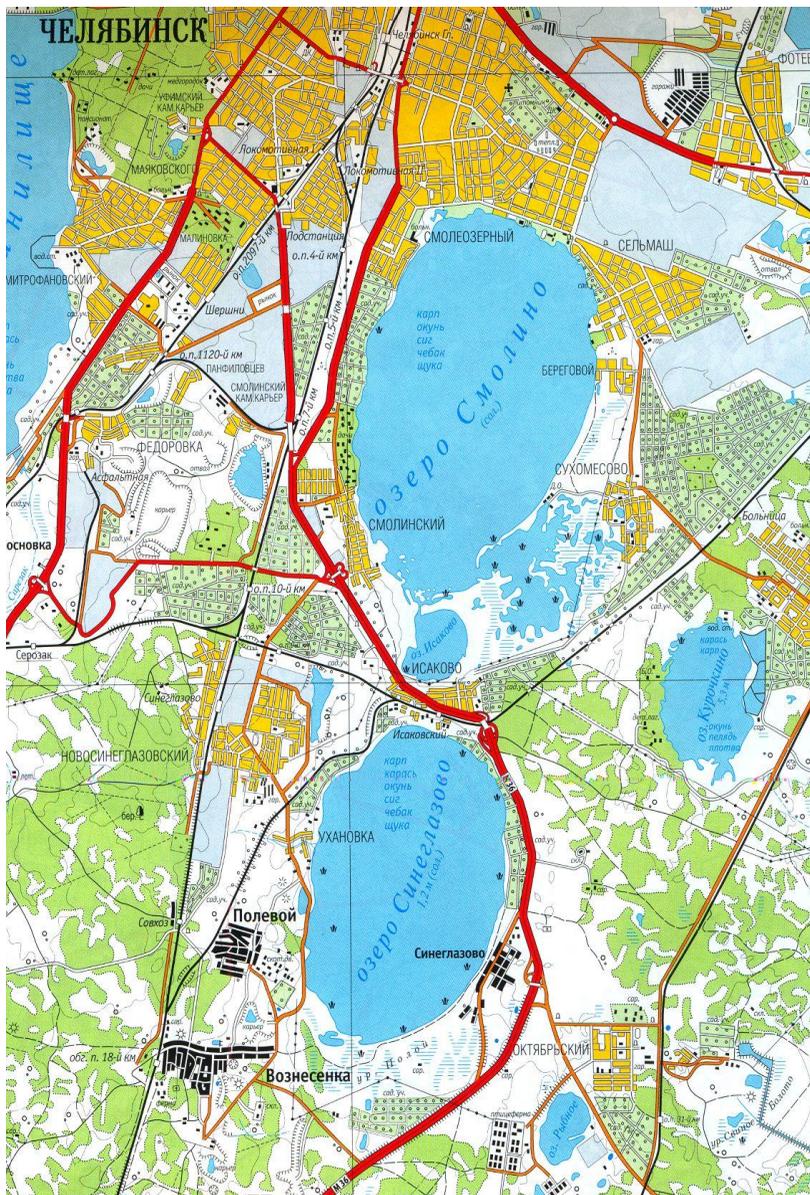
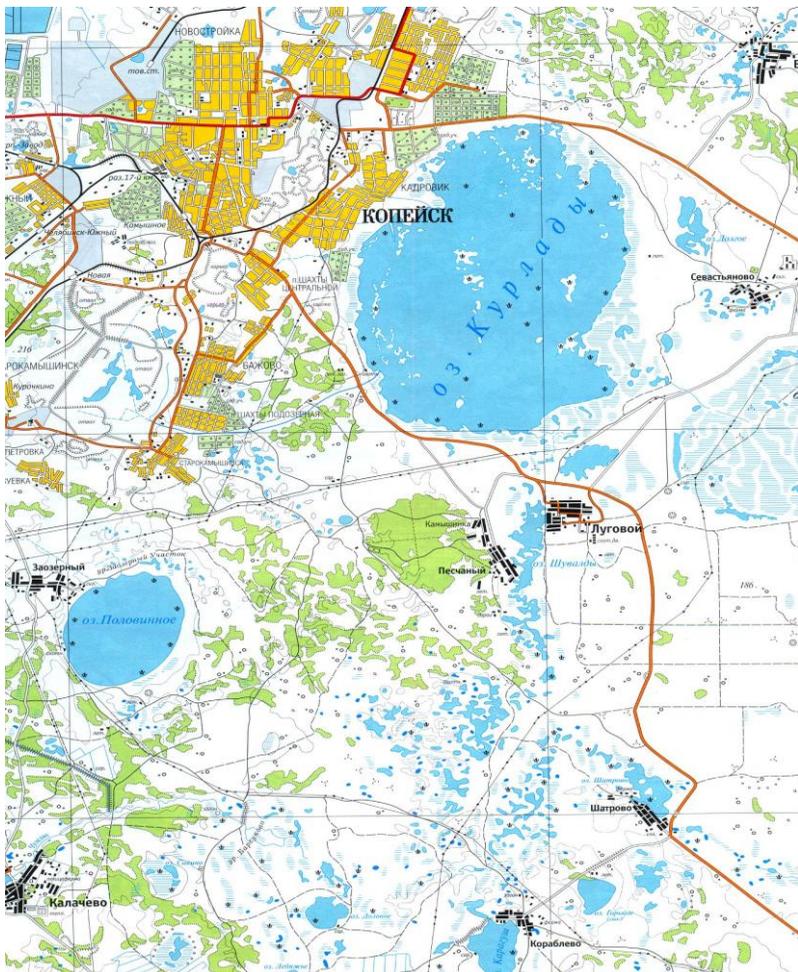


Рис. 2. Озеро Смолино с прилегающими участками



**Рис. 3.** Озеро Курлады с прилегающими участками

Озеро Курлады расположено в 6 км от г. Копейска, имеет длину 8 км, а ширину – 5,5 км. Берега пологие, заболоченные. Преобладающий вид грунта – илисто-болотистый. Прибрежные заросли представлены в основном тростником обыкновенным. Озеро непроточное. Вода пресная,

с запахом сероводорода. По данным физико-химического анализа за 1992 г., вода на территории колонии имеет  $pH=8,55$ , а окислительно-восстановительный потенциал, характеризующий окислительную силу среды, равен +300 мВ.

Учитывая характеристики озера Курлады, его можно отнести к эвтрофному типу озер, которые характеризуются большим количеством питательных веществ в воде, благоприятно влияющих на развитие планктона и рыбы. Обильная кормовая база озера привлекает птиц многих видов, среди которых по численности преобладают озерные чайки и черношейные поганки.

Для лесостепных озер описана пульсация, т.е. периодические колебания уровня воды. Основная причина такого явления – внутривековые колебаниями баланса тепла и влаги, которые резко изменяют режим озер и подземных вод [233]. Высокая динамичность гидрорежима водоемов лесостепной зоны приводит к изменению всех характеристик водного угодья. Описание водоемов равнинной части, основанное на учете ландшафтных, метеорологических различий, а также типов зарастания надводной растительностью и степени минерализации воды, позволяет выделить 6 основных типов природных и искусственных водоемов.

Озеро Курлады относится к первому типу, т.е. является крупным озером с пресной или слабосоленой водой. Глубина озер этой группы от 2 до 6 м. Для оз. Курлады характерен прибрежно-куртинный тип зарастания, при котором поверхность зарастает макрофитами на 11-50 % (рис. 4). Однако, начиная с 1994 г., на озерах этого типа отмечается резкое сокращение площади зарослей, вызванное подъемом уровня воды [57].



**Рис. 4.** Участок оз. Курлады в районе очистных сооружений

Физико-географические характеристики оз. Курлады и его географическое положение создают благоприятные условия для распределения и гнездования многих видов птиц, и среди них озерная чайка и черношейная поганка являются самыми многочисленными колониальными видами.

### **3. ЭЛИМИНАЦИЯ В РАННЕМ ОНТОГЕНЕЗЕ КОЛОНИАЛЬНЫХ ВИДОВ ПТИЦ И ЕЕ РОЛЬ В ФОРМИРОВАНИИ ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННОЙ СТРУКТУРЫ МОНОВИДОВЫХ И ПОЛИВИДОВЫХ КОЛОНИЙ ПТИЦ**

#### **3.1. Колониальный вариант гнездования как способ снижения уровня элиминации в раннем онтогенезе птиц**

Первые орнитологические исследования на территории Челябинской области были проведены еще в XVIII веке. В настоящее время интенсивно изучается видовой состав птиц, обитающих на территории Челябинской области [72], Южного Урала [73; 74], а также Приуралья и Западной Сибири [187]. Повышение интереса к изучению видового состава птиц сопровождалось получением сведений об экологии и биологии изучаемых видов.

Несмотря на интенсивные исследования по изучению биоразнообразия, биологии и экологии птиц, актуальными остаются исследования в области изучения раннего онтогенеза птиц. Основные результаты полевых и лабораторных исследований в этом направлении освещены в монографии «Экология раннего онтогенеза птиц» [242]. При разработке актуальных проблем современной орнитологии изучаются различные виды и экологические группы птиц. Многие работы проведены при исследовании моновидовых и поливидовых колоний птиц.

Колониальный вариант гнездования птиц является технически и методически удобным для проведения полевых исследований, что подтверждается многими работами по изучению биологии размножения колониально гнездящихся видов птиц [9; 10; 52; 85; 101; 111; 119; 121; 139; 145; 175]. Анализ содержания выполненных исследований позволяет прийти к выводу о том, что колониальность следует рассматривать как вариант групповой адаптации птиц, что проявляется в более успешной охоте, оптимальном использовании гнездовых территорий и защите от хищников [254]. Спорным остается вопрос о статусе колонии и элементарных популяциях у птиц.

Актуальные проблемы, связанные с изучением структуры колонии и ее адаптивного характера, тесно связаны с изучением биологии раннего онтогенеза и его периодизации [23; 50; 63; 79; 138] и могут служить предпосылкой теоретических обобщений при изучении проявления гетерогенности и интенсивности элиминации в раннем онтогенезе птиц. При этом необходимо учитывать, что элиминация, как процесс, противоположный естественному отбору, оказывает воздействие на эволюцию колониальности у птиц [157].

Определенный теоретический и практический интерес представляет изучение межвидовых отношений в развитии колониальности у птиц [13]. По мнению А.М. Болотникова, колонии птиц имеют статус микропопуляций [19]. Адаптивная ценность различных типов колониального гнездования описана для чайковых при отсутствии пресса хищничества. Колонии чаек играют большую роль в защите гнезд водоплавающих птиц [64].

На территории Челябинской области успешное колониальное гнездование отмечено для представителей таких отрядов, как Ржанкообразные (Charadriiformes), Поганкообразные (Podicipediformes), Воробьинообразные (Passeriformes) [73; 140].

В качестве объектов для проведения исследований раннего онтогенеза использовались озерная чайка (*Larus ridibundus*) [80; 101; 121; 127; 138; 246], черношейная поганка (*Podiceps nigricollis*) [4; 56; 87; 117; 120; 188], сизая чайка (*Larus canus*) [31; 36; 110; 168; 199; 213], грач (*Corvus frugilegus*) [106; 117; 154; 212], речная крачка (*Sterna hirundo*) [162; 224; 244], что позволило описать гетерогенность яиц и птенцов по комплексу характеристик.

Разнородность яиц служит одной из предпосылок, приводящих к детерминированному уровню элиминации. Изучение этого процесса и в настоящее время является перспективным, так как действенность естественного отбора определяется интенсивностью элиминации, проявляющейся в различных формах [232] и характеризует взаимоотношения организмов с окружающей средой. Известно, что изменчивость параметров яиц в колониях озерных чаек и черношейных поганок является показателем приспособленности к условиям гнездования [84]. В итоге возможно установление причинно-следственных связей между структурой колониального поселения птиц и условиями, в которых происходит гнездование, а также и интенсивностью элиминации, проявление которой влияет на эффективность действия естественного отбора.

Гибель неприспособленных особей в процессе борьбы за существование есть элиминация [232], закономерности

и варианты классификации форм которой приведены в литературе [51; 148; 161; 177; 194; 194; 195; 222; 231; 260].

Колониальное гнездование связано с рядом факторов, которые могут приводить к гибели яиц и птенцов [94]. Элиминация как случайный и закономерный процесс влияет на динамику популяций у птиц и млекопитающих [92]. Так, в Латвии на озере Энгуре в 1974–1981 гг. процент вылупления птенцов озерной чайки составлял 70,7–86,0 %, выжило до 25 дня жизни примерно 66,4 % из числа вылупившихся или 57,1 % из числа снесенных яиц. Смертность птенцов до 25 дня жизни в среднем составляла 42,9 %, до 4-дневного возраста – 60,5 %, до 10-дневного возраста – 80 % [44].

Известно, что структура колонии определяет успешность размножения колониально гнездящихся видов птиц, и эта характеристика колонии связана с поведением размножающихся животных [18].

Взаимосвязь элиминации и структуры колонии представлена в работе А.М. Болотникова и В.М. Борисова [31]. Анализ элиминации яиц и гнездовых птенцов сизой чайки показал, что процент этого результата составил 89,2 %. Также установлена различная степень выживаемости птенцов из центра и периферии колонии. Так, в центре колонии до подъема на крыло из птенцов, вылупившихся из первых яиц, выжило 97 %, из яиц второго порядкового номера – 88 %, из третьих – 68 %. На периферии колониального поселения из первых и вторых яиц выжило по 78 % птенцов, а из третьих – 50 %. Наибольшая элиминация эмбрионов отмечена для третьих яиц: в центре колонии она составляла 14 %, а на периферии – 23 % [31].

Исследование колонии грачей, формирующихся на территории г. Пскова, показало, что успешность размножения в центре колонии составила 47,9 %, на ее периферии – 36,8 %. Это свидетельствует о том, что периферийные части колонии могут служить определенным популяционным резервом при гибели основной части колонии [154].

На выживаемость птенцов грача большое влияние оказывает неравномерное развитие птенцов в выводках. Дефицит пищи при раннем гнездовании и конкуренции за корм среди птенцов разного ранга приводят к отставанию в росте младших птенцов и их частой гибели. По данным, полученным в Пермской области, выживаемость птенцов в выводках грача ( $n = 44$ ) из первых отложенных яиц составила 75 %, из последних – лишь 4,2 % [26]. В южных, западных и центральных частях ареала гибель птенцов у грача в первые 5–10 суток жизни составляет 43–54 % от числа вылупившихся [182]. Выживаемость птенцов речной крачки как колониально гнездящегося вида, связана с зарастанием колонии [103].

Путем обмена яиц и искусственного формирования кладок было показано, что смертность птенцов достоверно зависит от последовательности вылупления, а не от порядка откладывания и размеров яиц [258]. Так, гибель эмбрионов в периоды яйцекладки и насиживания у грача весьма значительна, она составляет в разных частях ареала 5–43 % [181].

Высокая эмбриональная смертность у рано гнездящегося грача связана с ухудшением погодных условий в период откладки яиц и насиживания. На это также влияет качественная разнородность яиц в кладках, гибель эмбрионов

статистически достоверно чаще происходит в последних по рангу яйцах [154]. На смертность в раннем онтогенезе влияют взаимоотношения между птенцами и взрослыми особями [108].

Критическим моментом в раннем онтогенезе птиц является продолжительность вылупления птенцов из яиц [257]. Данные проведенных исследований указывают на то, что из более крупных яиц, вероятнее всего, вылупляются и более крупные птенцы. Так как величина яиц в кладках – показатель видоспецифичный, различия в размерах только что вылупившихся птенцов будут зависеть от различий в размерах яиц [179]. Вместе с тем следует отметить, что большая масса вылупляющихся птенцов не всегда говорит об их более высокой жизнеспособности. Для объективной оценки степени развития птенцов разного ранга в выводках следует учитывать морфофизиологические характеристики [257].

Выявлена закономерность между плотностью гнездования и степенью элиминации на ранних стадиях онтогенеза. Колониальный вариант гнездования влияет на некоторые экологические особенности птиц [32]. Исследования Ю.В. Лохмана показали, что величина элиминации яиц и птенцов у хохотуны (*Larus cachinnans*) составляет 6,3 % от общего количества птенцов и яиц ( $n = 6$ ). Повышенный показатель смертности на эмбриональном этапе в колониях с невысокой плотностью гнездостроения (расстояние между гнездами 5–10 метров) составляет 3,3 % ( $n = 762$ ), в более плотных поселениях (1–2 м), отход составил 1,6 %. На ювенильной стадии развития на интенсивность элиминации влияют особенности расположения строительного материала гнезда [135].

Элиминацию зародышей в самом начале яйцекладки предотвращает способность птиц насиживать с первого яйца, что является проявлением инстинкта заботы о потомстве [66]. На интенсивность элиминации и развития эмбрионов оказывает влияние положение в инкубационных лотках [93].

В литературе описаны различия в успешности размножения в зависимости от сроков гнездования – наивысшие показатели соответствуют либо самым ранним, либо средним срокам [44; 46; 164; 186], а также плотности расположения гнезд на территории колонии. Погодные условия оказывают относительно меньшее влияние на смертность птенцов до 10-х суток жизни, а на более поздних этапах онтогенеза зависимость проявляется четче, так как возрастает потребность старших птенцов в большом количестве корма [246].

В литературе приводятся данные по элиминации яиц озерной чайки на озерах в северной лесостепи Западной Сибири. Уровень гибели составил 2–3 % и был вызван антропогенными факторами [244]. Также влияние деятельности человека, как одной из причин элиминации яиц и птенцов колониальных видов птиц, описана в ряде работ [14; 96; 174; 113].

Анализ литературы, в которой освещаются вопросы раннего онтогенеза, в том числе колониальных видов птиц, интенсивность элиминации на ранних этапах онтогенеза, показал, что элиминация является результатом комплексного воздействия экологических факторов на проявление изменчивости структурных параметров птиц в популяции.

## **3.2. Факторы, определяющие изменчивость оологических параметров и интенсивность элиминации**

### **3.2.1. Величина кладки**

Разнородность оологических параметров служит одной из причин гетерогенности птенцов [22; 130; 184] и описана на примере колониальных видов птиц [86; 119; 123; 156; 184; 243].

Интенсивность элиминации в совокупностях организмов разной величины отражает проявляющуюся в раннем онтогенезе птиц разнородность оологических параметров по комплексу характеристик. Актуальность изучения этого процесса обусловлена, например, тем, что элиминация – явление, противоположное естественному отбору, и ее интенсивность определяет характер взаимоотношений со средой обитания.

Одним из обусловленных генетических признаков, определяющих видовую принадлежность птиц, является величина яиц и завершенной кладки, характеризующие репродуктивный потенциал вида [152]. Величина кладки, в свою очередь, указывает на зависимость величины кладки от плотности популяции [16]. В литературе описана связь между величиной кладки и интенсивностью элиминации зародышей [39].

При изучении связи между морфологическими параметрами яиц и величиной кладки выявлены некоторые закономерности:

- а) кладки, состоящие из большого количества яиц, содержат яйца меньших размеров;
- б) кладки, состоящие из небольшого количества яиц, составлены яйцами больших размеров;

в) модальные кладки содержат яйца более крупных размеров [101].

В литературе описаны четыре типа изменчивости оологических параметров в зависимости от величины кладки и стадии ее завершения. К этим типам относятся:

1) 1-й тип, при котором значение признака уменьшается к концу кладки;

2) 2-й тип, при котором значение признака имеет тренд возрастания;

3) 3-й тип, при котором значение признака возрастает к середине кладки;

4) 4-й тип, при котором значение признака мало отклоняется от средней величины и не зависит от временного ранга [161; 240; 241].

Характер изменчивости признаков яиц приводит к формированию гетерогенности, которая определяет интенсивность элиминации в раннем онтогенезе птиц.

В ходе многолетних полевых исследований получены данные, доказывающие гетерогенность яиц в одной кладке по ряду оологических параметров [20; 24; 208; 241]. Несмотря на наличие огромного эмпирического материала по гетерогенности яиц, недостаточно разработанным остается вопрос о гетерогенности птенцов разного ранга в выводках и возможной взаимосвязи между качеством вылупляющихся птенцов и порядком их вылупления.

Масса яиц, отложенных самкой, влияет на выводимость птенцов [2; 75], жизнеспособность потомства [38] и на уровень смертности птенцов [205; 210]. Анализ опубликованных материалов показывает, что яйца различаются по массе

и размерам в зависимости от порядкового номера яйца в гнезде [7; 41; 128; 191]. В процессе инкубации масса яиц уменьшается, что связано с испарением воды и постоянным газообменом между яйцом и окружающей средой [68; 126; 133]. Сведения о потере воды в процессе инкубации важны, так как водный режим в яйце имеет большое значение для развития зародыша [62], а потеря воды яйцами при хранении влияет на выводимость птенцов [47] и их массу при вылуплении [261].

Уменьшение массы яиц связано с количеством каротиноидов в яйце [166], строением скорлупы и зависит от степени насиженности яйца [39]. Уменьшение массы яиц, как одно из следствий инкубации, изучалось на сизой чайке [12], деревенской ласточке (*Hirundo rustica*) [237], береговой ласточке (*Riparia riparia*) [146], кукушке (*Cuculus canorus*) [203].

В.З. Ангалът показал, что у сизого голубя (*Columba livia*) масса птенцов, вылупившихся первыми, значительно больше массы вторых птенцов по порядку вылупления. Различия в массе птенцов выступают в качестве одной из причин гетерогенности птенцов на последующих после вылупления стадиях развития [3].

В работе Т.И. Соколовой описан рост птенцов разного ранга в выводках грача. Для этого вида характерно уменьшение параметров яиц при увеличении их порядковых номеров, а также статистически достоверное уменьшение массы птенцов, вылупившихся из яиц последующих порядковых номеров. Позднее появившиеся птенцы характеризуются замедленным ростом и развитием [204].

Неоднозначные данные получены для береговой ласточки [27]. Показано, что мелкие яйца этого вида по ряду параметров уступают более крупным. Птенцы, вылупившиеся из мелких яиц, имеют значимо меньшую массу тела, медленнее растут, дольше находятся в гнезде, их гибель в период нахождения в гнезде в 3,5 раза выше по сравнению с крупными птенцами. В то же время показано, что у береговой ласточки наблюдается закономерное увеличение яиц в порядке их откладки. Таким образом, у этого вида птицы элиминируют в первую очередь птенцы, вылупившиеся первыми [229].

Выявлена закономерность, описывающая связь между массой, объемом и размерами яиц. Названные параметры увеличиваются в зависимости от порядкового номера, что является характерным для кряквы (*Anas platyrhynchos*), серой утки (*Anas strepera*), чирка-трескунка (*Anas querquedula*), шилохвости (*Anas acuta*) [61], обыкновенной горихвостки (*Phoenicurus phoenicurus*) [180], серой мухоловки (*Muscicapa striata*), лесной завирушки (*Prunella modularis*) [53].

У полевого воробья (*Passer montanus*) [237] самыми крупными в кладках являются яйца среднего ранга. Наконец, у ряда видов не отмечено какой-либо зависимости между величиной яиц и их порядковым номером в кладке. Отмеченная закономерность проявляется в раннем онтогенезе черношейной поганки [117], деревенской ласточки [146], обыкновенной пустельги (*Falco tinnunculus*) и ушастой совы (*Asio otus*) [180].

Анализ внутрикладковой изменчивости ооморфологических показателей позволяет сделать вывод о том,

что размеры яиц у гусеобразных (*Anseriformes*), соколообразных (*Falconiformes*) и чайковых имеет внутрикладковый тренд уменьшения, а у воробьинообразных, наоборот, увеличения [101].

Гетерогенность яиц в пределах одного гнезда может проявляться по окраске и рисунку скорлупы. Выявлена зависимость фоновой окраски скорлупы от их ранга. Фоновая окраска скорлупы яиц, откладываемых последними, чаще всего бледнее. Окраска скорлупы яиц связана с успешностью вылупления цыплят [71]. Рисуночные отклонения также довольно обычны у последних яиц кладки. Таким образом, яйца внутри кладки гетерогенны по тем или иным признакам, что является одной из причин разнокачественности птенцов [22; 181].

В итоге анализ опубликованных материалов и собственных исследований по проблеме изменчивости ооморфологических параметров в зависимости от величины кладки и ранга яиц свидетельствует о высокой видоспецифичности ответных реакций птиц на действие факторов, определяющих их вариабельность.

### *3.2.2. Положение гнезда в структуре колонии*

В исследованиях М.В. Мельникова (1997) описана степень выраженности ооморфологических показателей в функционально разных частях (центр и периферия) колоний озерной, серебристой и сизой чаек. Анализ линейных размеров, объема, формы и окраски яиц, размеров гнезд показал, что прослеживается довольно четкая дифференцировка их поселений на центральную и периферийную

части. Отличия центра и периферии поселения у птиц этой группы установлены в 77,2 % по средним значениям и в 75,2 % случаев по величине изменчивости признаков [149].

При изучении биологии раннего онтогенеза птиц учитывают особенности скорлупы, которая с эволюционной точки зрения является ценогенезом, влияющим на выводимость птенцов. Особенности скорлупы связаны с инкубационными качествами яйца [71; 80]. В свою очередь качественные характеристики скорлупы могут изменяться при загрязнении среды ядовитыми веществами, что впоследствии влияет на интенсивность элиминации яиц и птенцов [84; 100; 161; 200].

В работе Ю.Г. Ламехова (2008) показано, что в гнездах озерной чайки с периферии колонии окраска яиц светлее. Окраска и рисунок на скорлупе играют защитную роль, маскируя яйца на фоне гнездового материала. При этом отмечается связь между окраской основного фона и окраской строительного материала гнезда. Состав гнездового материала различен в разных гнездах, поэтому гетерогенность яиц по окраске скорлупы повышает вероятность успешной маскировки яйца. Однако против изложенной точки зрения говорит то, что кладки озерных чаек насиживаются с повышенной плотностью, а в случае оставления гнезд взрослыми птицами осуществляется коллективная защита всех гнезд колонии. Снижение покровительственного характера окраски компенсируется в настоящее время этологическими особенностями взрослых птиц, которые оцениваются в гнездовой период через плотность насиживания [126].

Окраска и рисунок скорлупы могут быть связаны с особенностями обмена веществ самки. В этом случае можно

допустить, что определенный вариант скорлупы по цвету и рисунку может быть показателем инкубационных качеств яйца, а значит, возможна связь между признаками скорлупы как изменяющегося признака и вероятностью элиминации яйца и птенца [81; 124].

Таким образом, колониальный вариант гнездования, проявляющийся в формировании биологического центра и периферии колонии, сопровождается фенотипическими отличиями между яйцами из гнезд биологического центра и периферии колониального поселения.

### *3.2.3. Возраст самки*

По литературным данным известно, что в биологическом центре колонии размножаются птицы старшего, по сравнению с периферией, возраста [126; 249]. Птицы старшей возрастной группы откладывают яйца большей массы, и для них характерна большая степень изменчивости ооморфологических параметров [127; 169; 253]. К причинам гетерогенности яиц относятся также физиологическое состояние самки и кормовые условия [137; 143; 180].

Увеличение размеров яиц с возрастом птицы отмечено в большинстве систематических групп. Тренд уменьшения размеров яйца с возрастом птиц наблюдается в основном у Воробьинообразных.

Отсутствие связей между величиной яиц и возрастом птиц выявлено у отдельных видов Гусеобразных, Соколообразных, Курообразных, Ржанкообразных [181]. Однако, по данным Барановской Т.И., вес потомства зависит от возраста родителей [8].

Связь между возрастом, гетерогенностью ооморфологических параметров и положением гнезда в структуре колонии носит следующий характер. Судя по литературным данным, возраст птицы влияет на размещение гнезда в колонии, степень изменчивости параметров раннего онтогенеза и вероятность элиминации гнезд.

### *3.2.4. Плотность гнездования*

В литературе приведены данные об успешности размножения колониальных видов птиц в зависимости от плотности расположения гнезд [65; 66; 220]. Исследования Ю.В. Лохмана показали, что величина элиминации яиц и птенцов у хохотуньи составляет 6,3 % от общего количества птенцов и яиц ( $n = 6$ ). Повышенный показатель смертности на эмбриональном этапе в колониях с невысокой плотностью гнездостроения (расстояние между гнездами 5–10 м), составляет 3,3 % ( $n = 762$ ), в более плотных количествах (1–2 м), отход составил 1,6 %. На ювенильной стадии развития чем плотнее гнездо, тем выше элиминация до 25 % [135].

Анализ эмпирических данных по степени элиминации в раннем онтогенезе колониальных видов птиц в зависимости от плотности гнездования доказывает, что определенная степень уплотнения гнезд может оказать влияние на интенсивность элиминации в раннем онтогенезе птиц.

### *3.2.5. Абиотические факторы*

Уменьшение размеров яиц, откладываемых птицей, может быть связано с воздействием низких температур [235; 240; 256; 262]. Другие авторы доказывают возрастание величины

яйца в холодные и влажные сезоны [134; 219] и отсутствие каких-либо различий между параметрами откладываемых яиц в благоприятных и неблагоприятных погодных условиях [89; 259].

Большинство авторов склонно объяснять гетерогенность ооморфологических параметров динамикой кормовой базы [263; 239; 97], характером гнездования [86; 126; 174], генотипом самки [247; 255]. Все перечисленные причины следует рассматривать комплексно, учитывая географическое положение и биотопические размещение популяции размножающихся птиц.

У одного и того же вида могут существовать значительные отличия сезонной изменчивости ооморфологических параметров в разных частях ареала [11]. Так, например, у сороки (*Pica pica*) в Европейском центре России размеры яиц увеличиваются к концу сезона размножения, а в Западной Сибири откладка наиболее крупных яиц осуществляется в начале сезона. При этом величина кладки, как в Липецкой, так и в Новосибирской областях, была выше в начале репродуктивного цикла. Вместе с тем в разных биотопах одной и той же природной зоны проявляются сходные закономерности в сезонной изменчивости параметров раннего онтогенеза размножающихся птиц [99].

Таким образом, в одних и тех же биотопах у птиц существует дифференцировка на сезонные группировки, позволяющие популяции адекватно реагировать на те или иные изменения окружающей среды в течение репродуктивного периода [41].

Волнообразный характер размножения свойственен многим видам. Например, у рябинника (*Turdus pilaris*) две волны яйцекладки, а в благоприятные годы даже три [99].

Возможно, что полицикличность размножения птиц возникла на базе временных различий одних и тех же местообитаний, когда в отдельные годы преимущества в размножении получают ранние, а в другие сезоны размножения поздно размножающиеся группировки птиц.

### *3.2.6. Антропогенное влияние на оологические параметры*

В литературе приводятся сведения о степени воздействия доз радиоактивных загрязнений на оологические параметры [60; 83; 160; 222]. Воздействие техногенных токсикантов приводит к уменьшению средних размеров и увеличению доли мелких яиц в кладках [170; 216], что в свою очередь может влиять на уровень выживаемости птенцов. Так, в 1995 году в колонии, сформировавшейся на территории Оренбургской области, была зафиксирована высокая элиминация гнездовых птенцов озерной чайки (89,2 %), что, вероятно, является результатом отравления пестицидами, во время выкармливания их родителями [222].

Причины, обуславливающие перечисленные направления изменчивости величины и размеров яиц, различны даже в пределах семейства и связаны с характером гнездования, привязанностью к гнездовым станциям, особенностью насиживания, состояния кормовой базы и др. [180].

В итоге антропогенные факторы окружающей среды оказывают влияние на формирование морфотипа яйца и воздействуют на характер проявления изменчивости, что влияет на интенсивность элиминации и успешность выживания птенцов.

## 4. ЭТАПЫ ФОРМИРОВАНИЯ МОНОВИДОВЫХ И ПОЛИВИДОВЫХ КОЛОНИЙ ПТИЦ С ТОЧКИ ЗРЕНИЯ ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННОГО ПОДХОДА

### 4.1. Начальные стадии формирования колониального поселения птиц

Прилет птиц в район гнездования сменяется выбором места для размещения колонии. По данным наблюдений, проведенных в 1988–2016 годах на территории оз. Курлады и оз. Смолино, колониальные поселения озерных чаек и черношейных поганок формируются ближе к берегу, который интенсивно освоен в процессе хозяйственной деятельности человека. В пределах оз. Курлады птицы длительно гнездились в районе очистных сооружений. На оз. Смолино в качестве гнездового биотопа использовался участок, прилегающий к территории, на которой располагаются поселения человека. Сравнение экологических условий, характерных для выбираемых территорий, позволяет выявить следующие особенности:

- участок, выбираемый для размещения колонии, является частью пространства, относящегося к большому водоему, в данном случае к экосистеме озера;

- на территории, где размещается колония, развита надводная растительность, представленная тростником обыкновенным или рогозом широколистным;

- в пределах размещения колонии участки, занятые надводной растительностью, чередуются с участками, представляющими собой открытые территории;

- на размещение колонии в пределах гнездового биотопа влияют биотические и абиотические факторы среды;
- из абиотических факторов большее влияние на размещение колонии оказывают температура воды и воздуха, а также скорость ветра;
- биотические взаимоотношения, определяющие выбор места для размещения колонии, относятся к межвидовым и внутривидовым взаимоотношениям;
- в районе размещения колонии гнездятся виды птиц, относящиеся к разным таксонам и экологическим группам;
- совместное гнездование в окрестностях колонии видов птиц из разных систематических и экологических групп снижает напряженность межвидовых взаимоотношений;
- напряженность межвидовых взаимоотношений на территории колонии и в ее окрестностях снижается благодаря выбору микроучастков для размещения гнезд и разным срокам размножения.

Таким образом, при выборе места для размещения колонии учитываются экологические особенности территории и характер их влияния на птиц, приступающих к размножению.

В окрестностях поливидовой колонии на оз. Курлады зарегистрировано присутствие 48 видов птиц, относящихся к 7 отрядам. Это соответствует 21 % от общего количества видов, обитающих на территории Челябинской области. Наиболее населенными участками, с точки зрения видового состава птиц, являются заросли тростника обыкновенного в окрестностях озера и на мелководье, насыпь, а также

участки вдоль озера с поселениями человека. В районе очистных сооружений оз. Курлады с 2014 года стали отмечаться залеты кудрявого пеликана, образующего колониальное поселение в юго-западной части озера.

Началом строительства колониального поселения из озерных чаек и черношейных поганок является размещение одиночных гнезд озерных чаек на территории будущей колонии. По литературным данным [45] у озерных чаек первыми приступают к размножению особи старших возрастных групп. Кроме того, известно, что первыми на место гнездования прилетают старые особи [45; 149; 172]. Таким образом, первыми на территории будущей колонии размножаются особи, принадлежащие к определенной возрастной группировке и с ранним сроком прилета. Прилетевшие особи находятся в районе формирования колонии. Процесс распределения территории будущей колонии происходит до построения гнезд. Озерные чайки сначала одиночно, а затем парами рассредоточиваются среди зарослей тростника. На этом этапе формирования колонии осуществляется защита территории от потенциальных врагов. По многолетним данным, гнезда озерных чаек с первым отложенным яйцом появляются в третьей декаде апреля. Группировка особей, которая раньше других приступает к размножению, состоит из 6–8 пар. Гнезда птиц удалены друг от друга на несколько метров и размещаются в разных частях гнездового биотопа. Гнезда, построенные на этой стадии формирования пространственно-временной структуры колонии, располагаются только на заламах тростника. Такое расположение гнезда обеспечивает надежную

фиксацию в пространстве и снижает вероятность элиминации кладки. Ранние сроки формирования гнезд могут совпадать с весенними заморозками и даже выпадением снега.

Схема распределения первых гнезд на территории будущей колонии представлена на рис. 5.

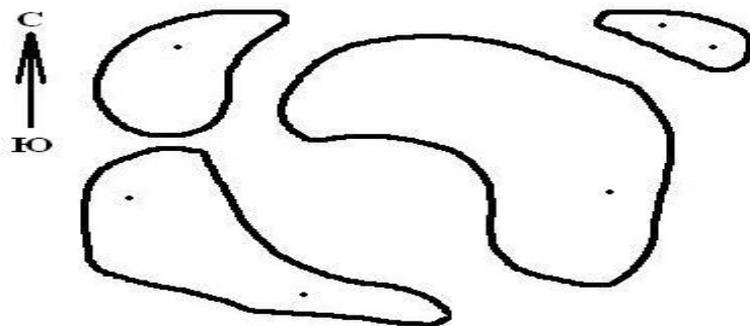


Рис. 5. Схема распределения первых гнезд на территории колонии (оз. Курлады, 2003 г.)

На рис. 5 точками показаны места размещения первых гнезд. Сплошные линии соответствуют границам распределения тростника. Приведенный на рисунке участок колонии описан на оз. Курлады в 2003 г. В этот же год наблюдений описаны начальные стадии формирования колонии в других частях гнездового биотопа. Участок колонии, представленный на данном рисунке, соответствует состоянию колонии на 30.04.03 г. Севернее описанного участка также зафиксированы начальные стадии формирования колонии, но этот участок был занят птицами позднее. Так, два первых гнезда на удаленных территориях появились 03.05.2003 г.

Сравнение условий на территории, занятой первыми из размножающихся птиц, позволяет заключить, что птицы испытывают разную интенсивность воздействия экологических факторов среды обитания. Различия, по нашим наблюдениям, относятся как к биотическим, так и к абиотическим факторам среды.

Характер биотических взаимоотношений зависит, например, от расстояния между гнездами. Гнезда удалены друг от друга на минимальное расстояние от 4 метров и более. Возможно, при такой степени удаленности гнезд с одной стороны снижается напряженность внутривидовых взаимоотношений, но не нарушаются зрительные контакты между птицами, гнездящимися в пределах одного колониального поселения. Такой характер размещения гнезд соответствует одиночному гнездованию. Для строительства гнезд птицы выбирают участки среди зарослей тростника. Вокруг этих участков есть территория, не занятая тростниковой растительностью. Последующее вселение птиц на территорию колонии приводит к повышению плотности гнездования и формированию типичного для вида варианта колониального размещения гнезд во время размножения.

Начальные стадии формирования колонии описывались также при наблюдении за размножением озерных чаек на оз. Смолино в 2007 г., где в течение нескольких десятков лет формируется моновидовая колония из озерных чаек. Размещение участков надводных растений на территории колонии влияет на распределение гнезд в качестве одного из факторов.

Моновидовая колония, расположенная на оз. Смолино, занимает несколько участков, представленных зарослями рогоза широколистного. Первые гнезда озерных чаек появляются на некоторых участках, которые позднее окажутся в биологическом центре колонии. Соседние участки осваиваются позднее. Как и в пределах гнездового биотопа оз. Курлады, первые гнезда размещаются на заломках надводных растений, в данном случае рогоза широколистного. Птицы, как и на оз. Курлады, выбирают участки растительности, чередующиеся с открытым пространством водоема.

Таким образом, первая стадия формирования пространственно-временной структуры колонии является стадией одиночных гнезд, диффузно распределенных на территории, где впоследствии будет размещаться колония. Стадия одиночных гнезд проявляется в процессе формирования, как моновидовой, так и поливидовой колонии. Проявление стадии в формировании колонии, на которой гнезда располагаются на большем, чем в колонии, расстоянии, можно рассматривать в качестве доказательства того, что первичный вариант размещения гнезд птиц при размножении является вариантом одиночного гнездования. Затем, в процессе эволюции, птицы некоторых видов от одиночного гнездования перешли к колониальному размещению гнезд.

На следующей стадии формирования колонии образуются микроколонии. По данным С.П. Харитонова [218], эти группировки размножающихся озерных чаек состоят обычно из 2–5 или 3–4 гнезд. В микроколонии может достигаться большая синхронность откладки яиц и вылупления

птенцов [217]. Эти особенности доказывают высокую степень сходства биологических особенностей птиц, входящих в состав микроколониального формирования. В течение сезона размножения в микроколониях увеличивается количество входящих в них гнезд.

Описываемые группировки птиц, получившие название микроколонии, строятся сначала вокруг первых гнезд, которые появляются еще в апреле. Позднее появляются новые гнезда, дающие начало новым микроколониям. Первое гнездо, вокруг которого размещается микроколония, названо гнездо-основатель. Размещение гнезд вокруг гнезда-основателя происходит на определенном расстоянии, в разных направлениях и в определенной последовательности. В качестве причин, влияющих на характер формирования микроколонии, можно назвать следующие: особенности размещения растительности в месте формирования колонии, интенсивность действия абиотических факторов среды, пресс хищных видов птиц, гнездящихся в районе формирующейся колонии, а также величина колониального поселения птиц. В ходе многолетних наблюдений выявлено несколько вариантов размещения гнезд в пределах микроколонии (рис. 6).

На рис. 6 точками показано расположение гнезд, входящих в микроколонию. Цифры соответствуют последовательности появления гнезд. При составлении схемы учтено взаимное расположение гнезд и угол размещения линий, соединяющих центры гнезд.

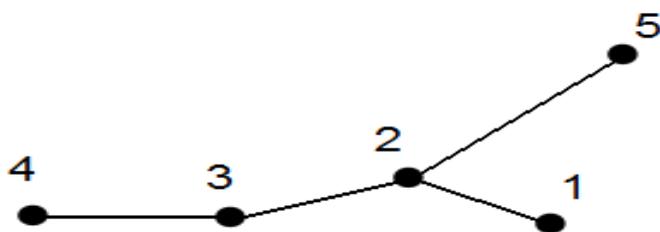


Рис. 6. Расположение гнезд в микроколонии озерных чаек

Расстояние между первым и вторым гнездом равно 0,8 м, а угол наклона оси, соединяющей гнезда, составляет  $320^\circ$ . После появления гнезда № 2, на расстоянии 0,8 м от него началось строительство гнезда № 3, под углом  $220^\circ$ . Четвертое гнездо удалено от гнезда № 3 на расстояние 0,9 м, при угле наклона линии соединения в  $240^\circ$ . На завершающем этапе строительства описываемой микроколонии сформировалось гнездо № 5, координаты которого определены по отношению к гнезду № 2: расстояние от гнезда № 2 до гнезда № 5 составляло 2 м, а угол по отношению к оси север-юг –  $50^\circ$ . В итоге для описанной микроколонии характерны определенная временная последовательность в строительстве гнезд и их пространственное размещение. При изучении биологических аспектов размножения птиц, поселившихся в пределах одной микроколонии, выявлены следующие особенности:

- гнезда одной микроколонии различаются по высоте и остальным показателям метрического характера;
- величина завершённой кладки в гнездах одной микроколонии может быть одинаковой или различной;

– формирующиеся кладки различаются по ритмичности.

Выявленные отличия, связанные с характером формирования завершенных кладок в пределах одного микроколониального поселения, можно рассматривать в качестве одного из вариантов проявления групповой адаптации, направленной на выработку механизмов формирования и сохранения микроколоний. Адаптивная ценность выявленных различий может быть связана с растянутостью сроков откладки яиц при размножении птиц в сходных микроклиматических условиях.

В составе завершенной микроколонии у озерной чайки может быть 3 гнезда. Схема такого варианта микроколонии представлена на рис. 7.



Рис. 7. Микроколония озерной чайки из трех гнезд

Гнездо № 2 удалено от гнезда-основателя микроколонии на 2,4 м и расположено под углом в  $45^\circ$ , а гнездо № 3 находится от гнезда № 1 на расстоянии в 2,6 м, при угле наклона в  $260^\circ$ .

Характер формирования микроколонии, проявляющийся в пространственном и временном распределении

гнезд, зависит, в большой степени, по нашим наблюдениям, от характера размещения надводной растительности.

Микроколония, показанная на рис. 6, сформировалась на участке в пределах колонии, который занят равномерно размещенной растительностью. Площадь, занимаемая микроколонией, значительно меньше площади того участка, на котором размещены растения. На рис. 7 изображена микроколония, которая сформировалась на узком участке, заросшем тростником. Возможно, что вытянутая территория, выбранная для размещения микроколонии, определила почти линейный характер расположения гнезд.

В пределах колониального поселения удастся выделить микроколонии, состоящие из двух гнезд. Третье гнездо, которое находится в окрестностях гнезда-основателя, возможно, входит в состав этой группировки или является гнездом, которое, в силу невыясненных причин, не стало структурой, вокруг которой сформировалась микроколония. Пример такой совокупности гнезд показан на рис. 8.

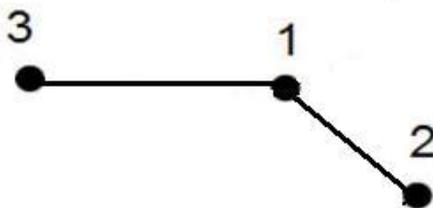


Рис. 8. Микроколония озерной чайки

Приведенный на рис. 8 пример микроколонии описывается следующими параметрами. Расстояние между гнездами № 1 и № 2 равно 2 м, а угол  $140^\circ$ , а между гнездами № 1 и № 3 – 2,9 м, при угле в  $270^\circ$ . Описанный вариант микроколонии сформировался среди равномерно распределенных зарослей тростника обыкновенного, но он обнаружен на границе биологического центра. Возможно, своеобразие экологических условий, складывающихся в этой части колонии, влияет на структурные характеристики микроколоний.

За все годы наблюдений единственный раз, в 2005 г., была обнаружена микроколония с необычным расположением гнезд. Гнездо-основатель микроколонии было зафиксировано на заломе тростника, но размещалось на высоте, превышающей среднюю высоту гнезд: при средней высоте гнезд в 17,7 см гнездо-основатель находилось на высоте около 40 см. В окрестностях гнезда находились густые заросли тростника, среди которых было размещено 4 гнезда, при равном удалении от гнезда-основателя. Если допустить, что высота расположения гнезда отражает статус птицы в пределах колониального поселения, то гнезда, построенные птицами и расположенные на большой высоте, принадлежат птицам с достаточно высоким статусом.

Процесс формирования микроколоний, как элементарных группировок птиц в пределах колонии, связан с этологическими особенностями озерных чаек. Для озерных чаек описано явление, которое заключается в стремлении птиц построить свое гнездо как можно ближе к другому

гнезду [259]. Возможно, указанная этологическая особенность является одним из механизмов, приводящих к колониальному характеру гнездования.

При формировании моновидовой колонии, в разных частях колониального поселения, строятся микроколонии. В составе поливидовой колонии сначала появляются микроколонии озерной чайки, а затем, через стадию одиночных гнезд, микроколонии черношейных поганок. При формировании микроколоний у птиц этого вида, как и у озерных чаек, вокруг гнезда-основателя размещались гнезда, входящие в состав микроколонии. Однако при изучении микроколоний черношейных поганок выявлены следующие отличия:

- в пределах колонии чаще выявляются гнезда, которые не удастся однозначно отнести к какой-либо микроколонии, что, возможно, говорит о низком уровне развития колониальности;

- на характер распределения гнезд черношейных поганок влияет распределение гнезд озерных чаек;

- при формировании микроколоний черношейной поганки проявляются два варианта размещения гнезд: фиксация среди стеблей тростника или расположение около гнезд озерных чаек.

Таким образом, микроколония, как совокупность гнезд, является второй по времени формирования структурой, входящей в состав колонии птиц. Процесс формирования микроколонии протекает в течение определенного времени и приводит к пространственному распределению гнезд.

Третьей стадией в формировании моно- и поливидовых колоний является появление биологического центра колонии. Этот участок колонии располагается на территории, занятой первыми гнездящимися птицами. Элементарной структурной единицей биологического центра является микроколония. Процесс формирования микроколоний, по многолетним данным, происходит у озерной чайки до конца мая, а у черношейной поганки до 10–15 июня. В итоге биологический центр моновидовой колонии формируется раньше, чем поливидовой. С течением времени происходят два процесса: увеличение плотности гнездования птиц и увеличение площади территории, на которой размещается биологический центр колонии. Увеличение плотности гнездования в процессе формирования колонии озерных чаек, по мнению С.П. Харитоновой [218], может быть связано со стремлением птиц селиться ближе к гнезду соседа и давлением со стороны чаек, которые находятся в промежутках между группами. Одной из причин, приводящих к увеличению площади, занимаемой колонией, является описанная С.П. Харитоновой способность к экспансии – попыткам расширять занимаемую территорию [218].

Место для гнезда в пределах биологического центра определяется еще во время предгнездового периода. Процесс вселения новых пар на территорию колонии приводит не только к увеличению плотности гнездования, но и влияет на структуру биологического центра: расстояние между гнездами уменьшается и микроколонии начинают соприкасаться. Формирование микроколоний и их изменение

при строительстве как биологического центра, так и периферии колонии у озерных чаек описывает С.П. Харитонов [219]. На стадии завершенных кладок озерных чаек и черношейных поганок в пределах биологического центра (оз. Курлады, 2007 г.) нами измерялось расстояние между центрами гнезд. Полученные данные приведены в табл. 2.

Данные табл. 2 показывают, что расстояние между центрами гнезд озерных чаек больше, чем между центрами гнезд черношейных поганок. Если учесть диаметры гнезд обоих видов, то получится, что в период гнездования озерные чайки удалены друг от друга на большее расстояние. Черношейные поганки во время насиживания кладок располагаются ближе друг к другу.

Таблица 2

**Расстояние между центрами гнезд в биологическом центре поливидовой колонии (оз. Курлады, 2007 г.)**

Пара гнезд	n	$\bar{x}$ , см	m	V (%)	min	max
Озерная чайка - озерная чайка	20	77,5	4,41	25,44	50	120
Черношейная поганка - черношейная поганка	26	68,85	3,68	27,19	40	100
3. Озерная чайка - черношейная поганка	27	77,59	3,77	25,19	50	120

Расстояние между центрами гнезд озерных чаек и черношейных поганок по средней величине не отличается от среднего расстояния между центрами гнезд озерных чаек. Минимальные величины расстояний между центрами гнезд,

в пределах биологического центра, соответствует 40 или 50 см. При таких величинах гнезда, принадлежащие как одному, так и разным видам птиц, соприкасаются между собой.

В пределах биологического центра поливидовой колонии выделяются как смешанные группировки птиц, так и группировки, представленные одним видом. По данным 1988–2007 гг., среди гнезд озерных чаек в поливидовой колонии всегда располагаются гнезда черношейных поганок. Черношейные поганки на отдельных участках колонии образуют моновидовые поселения. Количество гнезд в таких поселениях составляет  $1/4$ – $1/3$  часть от общего количества гнезд черношейных поганок, гнездящихся в пределах биологического центра.

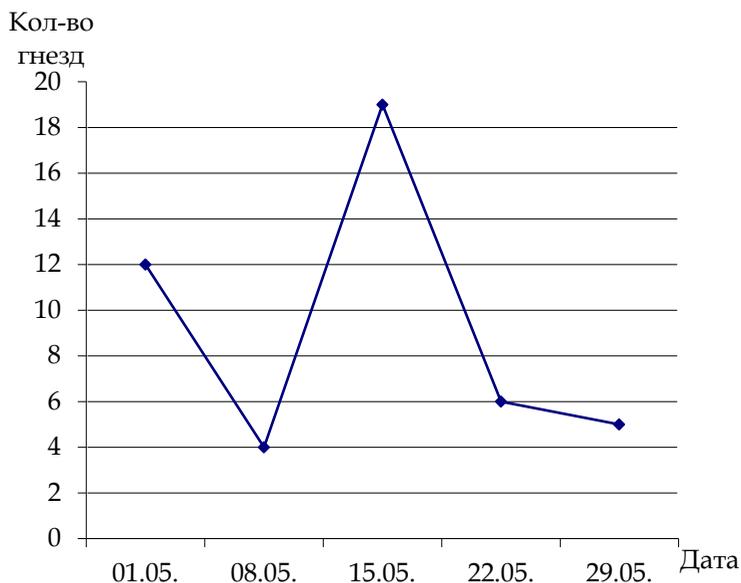
Таким образом, процесс формирования как поливидовых, так и моновидовых колоний птиц протекает по определенным стадиям. Выделяемые стадии проявляются в определенной последовательности и существуют в течение определенного времени, что позволяет говорить о формировании колониального поселения как пространственно-временной структуры.

#### **4.2. Динамика количества гнезд озерной чайки в процессе формирования колонии**

Процессы формирования гнезд, микроколоний и биологического центра происходят в течение определенного промежутка времени. Для характеристики этих явлений через определенный интервал времени подсчитывалось

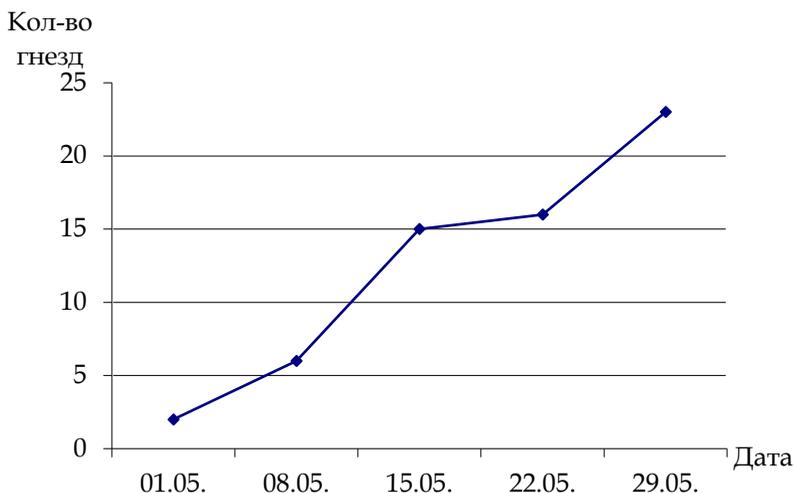
количество гнезд с одним, двумя и тремя яйцами. Данные, полученные в 2006 г. на оз. Курлады по озерной чайке, представлены на рис. 9.

Данные, приведенные на рис. 9, показывают, что количество гнезд озерной чайки с одним яйцом изменялось на протяжении всего срока наблюдений. Среди причин, приводящих к такому результату, можно назвать следующие: элиминация гнезд на стадии откладки первого яйца и процесс завершения кладок, в ходе которого гнезда с одним яйцом переходят в другую категорию гнезд в зависимости от количества яиц.



**Рис. 9.** Динамика численности гнезд озерной чайки с одним яйцом (оз. Курлады, 2006 г.)

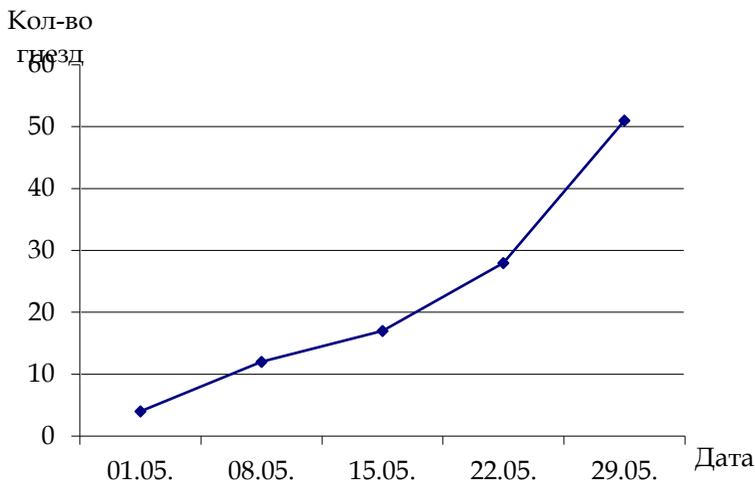
При подсчете количества гнезд с двумя яйцами получены данные, представленные на рис. 10.



**Рис. 10.** Динамика численности гнезд озерной чайки с двумя яйцами

Количество гнезд озерной чайки с двумя яйцами за период наблюдений, увеличилось с 2 до 23. В отличие от изменения количества гнезд с одним яйцом, для гнезд с двумя яйцами выявилось однонаправленное увеличение. Это связано с тем, что в течение мая происходил процесс завершения кладок, приводящий к увеличению количества яиц в гнезде. Второй причиной, приводящей к увеличению количества гнезд с двумя яйцами, является снижение их элиминации из-за увеличения плотности насиживания.

Подсчет количества гнезд с тремя яйцами привел к результатам, представленным на рис. 11.



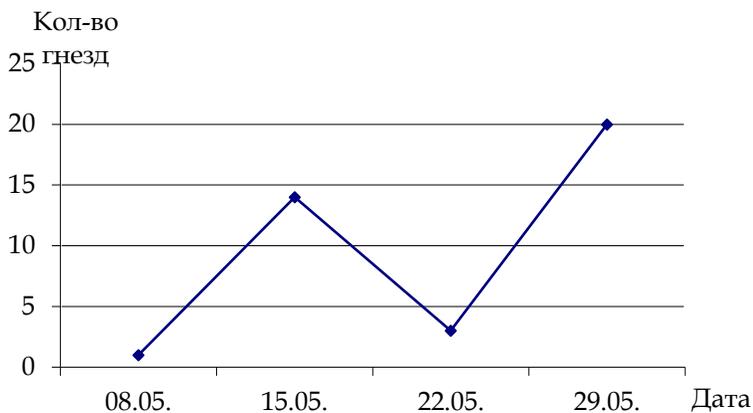
**Рис. 11.** Динамика численности гнезд озерной чайки с тремя яйцами

Анализ данных по изменению количества гнезд с тремя яйцами показывает, что их количество возрастает в течение всего периода наблюдений, что соответствует процессу завершения кладок и увеличению количества гнезд на территории биологического центра.

Наблюдения за динамикой количества гнезд с одним, двумя и тремя яйцами проводились на периферии колониального поселения. Получены следующие результаты. Динамика количества гнезд с одним яйцом показана графически на рис. 12.

На графике, представленном на рис. 12, видно, что количество гнезд озерной чайки с одним яйцом на периферии колонии изменяется скачкообразно. Первое гнездо с одним яйцом зарегистрировано в 2006 г. 08.05., т.е. процесс

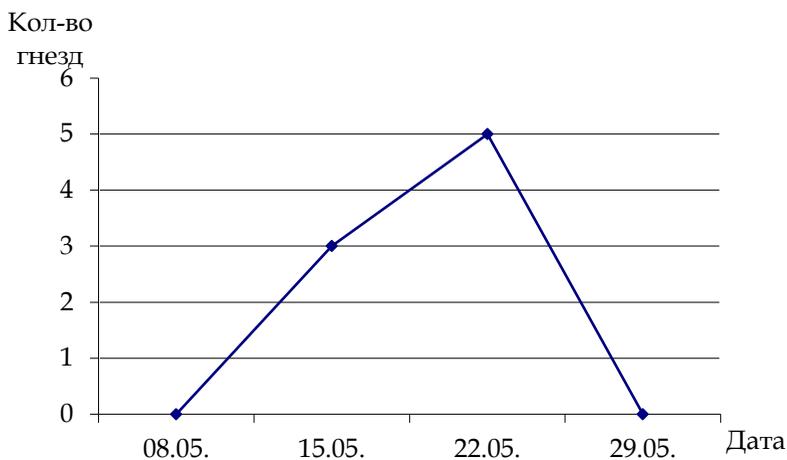
откладки яиц на периферии происходил с первой декады мая. Этот срок совпадает со сроками начала размножения озерных чаек на периферии колонии в другие годы наблюдений. С 08.05 по 15.05 отмечено существенное увеличение количества гнезд с одним яйцом, а затем резкое уменьшение количества таких гнезд. Это снижение вызвано элиминацией гнезд с одним яйцом, что происходит достаточно часто как в центре, так и на периферии колонии. К 29.05.06 г. количество гнезд с одним яйцом достигает 20.



**Рис. 12.** Динамика количества гнезд озерной чайки с одним яйцом на периферии колонии (оз. Курлады, 2006 г.)

Сравнение динамики количества гнезд озерной чайки с одним яйцом в центре и на периферии колонии показало, что в обеих частях колонии количество таких гнезд изменяется скачкообразно. Это объясняется высокой степенью элиминации гнезд на этом этапе размножения птиц. Отличие заключается в сроках появления гнезд с одним яйцом: на периферии такие гнезда появляются позднее.

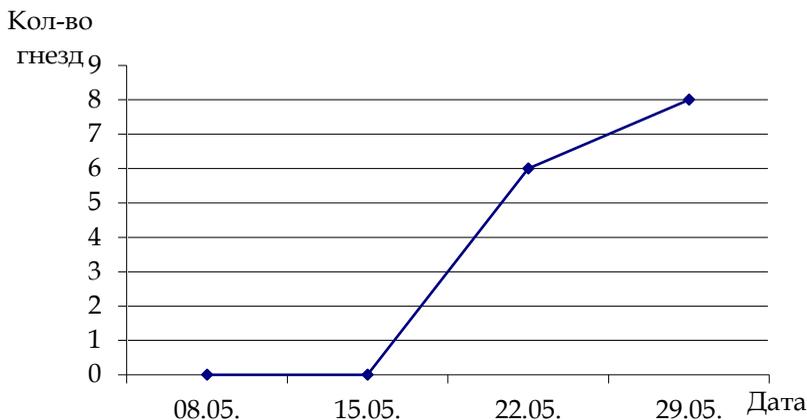
В процессе завершения кладок появляются сначала гнезда с двумя, а затем и с тремя яйцами. Количество гнезд с двумя яйцами изменялось за период наблюдений следующим образом. К 15.05.06 г. на территории периферии колонии отмечены три гнезда с двумя яйцами, к 22.05.06 г. – четыре, а 29.05.06 г. такие гнезда не зарегистрированы. Изменение количества гнезд из двух яиц показано на графике (рис. 13).



**Рис. 13.** Динамика количества гнезд озерной чайки с двумя яйцами на периферии колонии (оз. Курлады, 2006 г.)

Отсутствие гнезд с двумя яйцами 29.05.06 г. связано с тем, что на этом этапе формирования периферии колонии все двухъяйцевые гнезда стали гнездами, содержащими по три яйца, т.е. завершилось формирование кладок. В отличие от динамики количества гнезд с двумя яйцами в центре колонии, для периферии отмечен спад их количества до нуля, что не выявлено для биологического центра.

Завершенные кладки озерной чайки, состоящие из трех яиц, появляются на периферии колонии к 29.05.06 г. Таких гнезд в указанную дату зафиксировано восемь. Динамика изменения количества гнезд с тремя яйцами представлена на рис. 14.



**Рис. 14.** Динамика количества гнезд озерной чайки с тремя яйцами на периферии колонии (оз. Курлады, 2006 г.)

В последующие даты наблюдений количество гнезд озерной чайки с тремя яйцами возрастало на фоне уменьшения количества гнезд с одним и двумя яйцами.

Сравнение динамики количества гнезд с тремя яйцами в биологическом центре и периферии колонии, по данным 2007 г., позволяет заключить, что в пределах обоих участков происходит достоверное увеличение количества гнезд с тремя яйцами.

Описанный результат связан с тем, что у озерной чайки завершенная кладка состоит из трех яиц, а также с тем,

что вероятность элиминации таких кладок ниже, чем кладок с одним или двумя яйцами.

В целом, наблюдения за динамикой количества гнезд озерной чайки, как в центре, так и на периферии колонии позволили выявить следующие особенности:

- количество гнезд с одним яйцом изменяется скачкообразно, что связано с интенсивной элиминацией на этом этапе размножения;

- число гнезд с тремя яйцами увеличивается до начала вылушления птенцов;

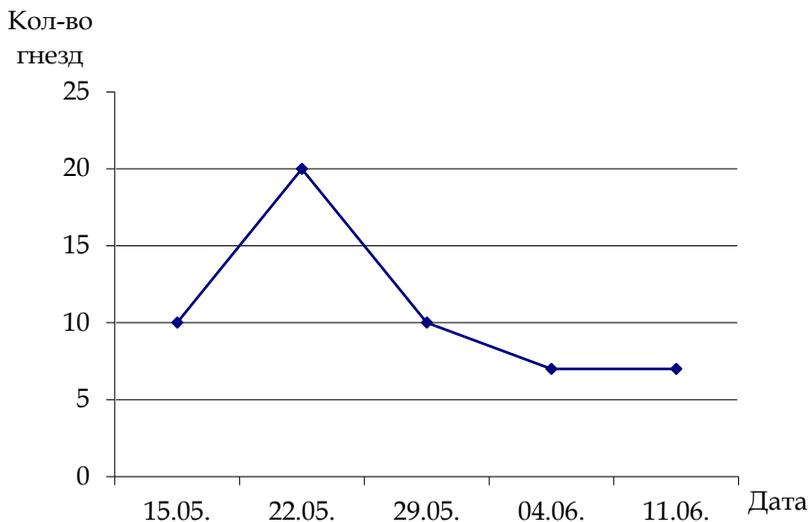
- динамика количества гнезд с одним, двумя и тремя яйцами в биологическом центре и на периферии колонии приводит к уменьшению количества гнезд с одним и двумя яйцами и увеличению количества завершенных кладок, состоящих из трех яиц;

- процесс формирования гнезд с одним, двумя и тремя яйцами происходит в более ранние сроки на территории биологического центра колонии.

#### **4.3. Динамика количества гнезд черношейной поганки при формировании поливидовой колонии**

При изучении размножения черношейной поганки в каждую из дат наблюдений отмечались гнезда как с одинаковым, так и с разным количеством яиц. Эта ситуация связана с процессом завершения кладок и элиминацией гнезд на разных этапах завершения кладок. По наблюдениям 2006 г. получены следующие данные, описывающие изменение количества гнезд с одним яйцом. Динамика этого процесса показана на рис. 15.

На графике, представленном на рис. 15, выделяется пик количества гнезд с одним яйцом, отмеченный 22.05.06 г. После указанной даты происходит существенное уменьшение количества гнезд, в которые отложено еще по одному яйцу.

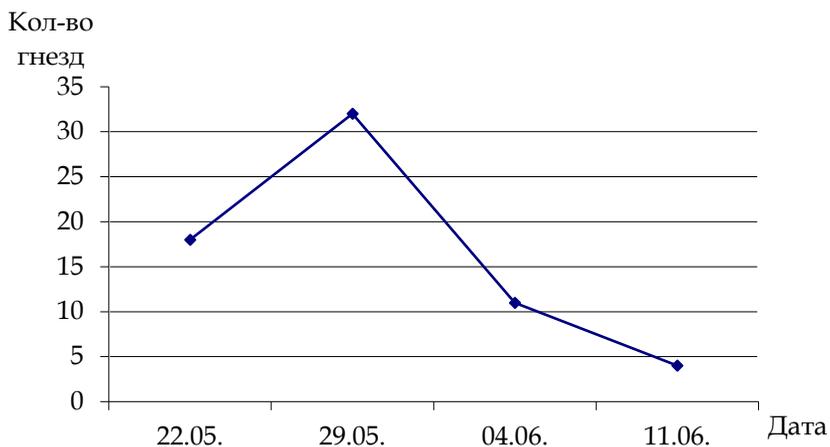


**Рис. 15.** Динамика количества гнезд черношейной поганки с одним яйцом в биологическом центре колонии (оз. Курлады, 2006 г.)

Количество гнезд с одним яйцом соответствует началу массового размножения черношейной поганки в изучаемом биотопе. Спад количества гнезд объясняется тем, что в процессе размножения увеличивается количество яиц в гнезде, а также тем, что на этой стадии размножения отмечается высокий уровень элиминации яиц и гнезд. Стадия в размножении черношейных поганок, на которой

в гнезде одно яйцо, является одной из самых неустойчивых по отношению к неблагоприятным воздействиям внешних факторов. Это связано с особенностями гнезда и поведением насидывающих птиц.

Динамика количества гнезд черношейной поганки с двумя яйцами показана графически на рис. 16.

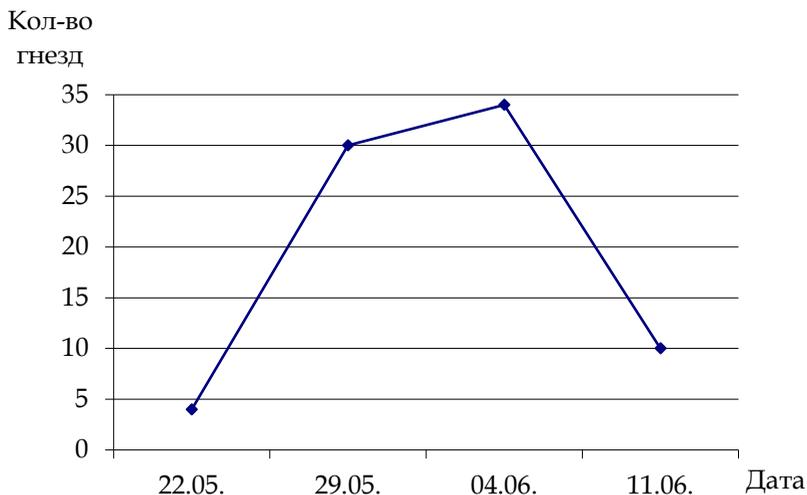


**Рис. 16.** Динамика количества гнезд черношейной поганки с двумя яйцами (оз. Курлады, 2006 г.)

Достоверное увеличение количества гнезд к 29.05.06 г. связано с процессом завершения кладок, в ходе которого изменяется количество яиц в гнезде. Интенсивная откладка яиц приводит к резкому сокращению количества гнезд с двумя яйцами.

Гнезда с тремя яйцами отмечены в биологическом центре колонии к 22.05.06 г. Процесс завершения кладок, приводящий к увеличению яиц в гнезде, представлен графически на рис. 17. График, представленный на рис. 17,

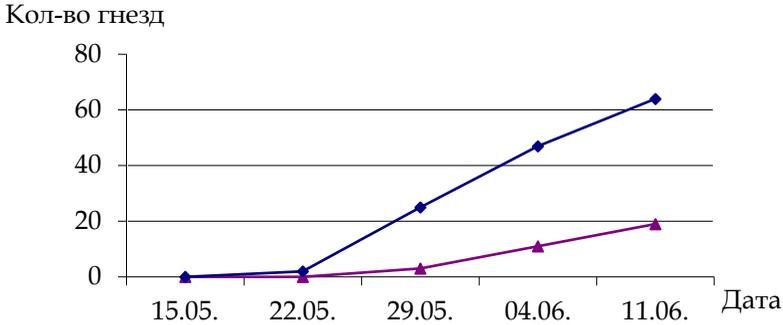
описывает результат взаимодействия двух процессов: завершения кладок, сопровождающегося уменьшением количества гнезд с тремя яйцами, и сохранения определенного количества гнезд с завершенной кладкой в три яйца до процесса вылупления птенцов.



**Рис. 17.** Динамика количества гнезд черношейной поганки с тремя яйцами (оз. Курлады, 2006 г.)

Завершенная кладка черношейной поганки чаще состоит из 4 или 5 яиц. Процесс завершения кладки оказывает влияние на динамику количества гнезд черношейной поганки из 4 и 5 яиц (рис. 18).

Анализ динамики количества гнезд с четырьмя и пятью яйцами доказывает, что количество таких гнезд неуклонно возрастает, т.к. гнезда, содержащие четыре или пять яиц, являются вариантом завершенной кладки, которая может сохраняться до вылупления птенцов.



**Рис. 18.** Динамика количества гнезд черношейной поганки с четырьмя и пятью яйцами (оз. Курлады, 2006 г.)

- ◆— График № 1. Динамика количества гнезд с четырьмя яйцами
- ▲— График № 2. Динамика количества гнезд с пятью яйцами

Динамика количества гнезд черношейной поганки, содержащих 1, 2, 3, 4 и 5 яиц на периферии колонии, описывается теми же особенностями, что и в биологическом центре колонии. Отличие заключается в сроках формирования гнезд. Гнезда с биологическом центре колонии у черношейной поганки, как и у озерной чайки, появляются раньше, чем на периферии.

Данные по динамике количества гнезд с завершенной или незавершенной кладкой, полученные при изучении гнездовой жизни озерной чайки и черношейной поганки, в сравнительном аспекте для биологического центра и периферии колонии позволяют сделать следующие выводы:

- в поливидовой колонии, на территории биологического центра и периферии в течение всего периода размножения изменяется количество гнезд с незавершенными

и завершенными кладками, что доказывает растянутость периода, в течение которого происходит формирование колонии;

– у озерной чайки и черношейной поганки динамика количества гнезд с разным количеством яиц определяется процессами завершения кладки и элиминацией;

– увеличение количества гнезд с разным количеством яиц в гнездах как биологического центра, так и периферии колонии, происходящее одновременно с элиминацией, доказывает преобладающее значение процесса завершения кладки в формировании колониального поселения птиц;

– количество гнезд обоих видов птиц с незавершенными кладками как в биологическом центре, так и на периферии, то возрастает, то уменьшается, что в большой степени определяется интенсивностью элиминации незавершенных кладок;

– динамика количества гнезд с завершенными кладками проявляется в увеличении их численности до периода вылупления птенцов;

– увеличение количества гнезд с завершенными кладками и низкая интенсивность их элиминации, по сравнению с незавершенными кладками, позволяет сделать вывод об их ведущей роли в формировании пространственно-временной структуры колониального поселения птиц.

#### **4.4. Общая характеристика основных этапов формирования поливидовых и моновидовых колоний птиц**

В годовом жизненном цикле птиц выделяют несколько этапов, следующих друг за другом и связанных между собой: прилет в район гнездования, появление первого гнезда с отложенным яйцом, яйцекладка, вылупление птенцов. По отношению к колониально гнездящимся видам птиц события, связанные с размножением, следует описывать с учетом положения гнезда в структуре колониального поселения. На основании данных (1988–2007 гг.) определены средние даты основных этапов в жизни поливидовых колоний птиц оз. Курлады.

К учтенным этапам и периодам в размножении колониальных видов птиц отнесены: прилет в район гнездования, появление первого яйца, длительность откладки яиц, появление первого птенца, длительность вылупления птенцов. Все этапы и события отмечены для озерной чайки и черношейной поганки по отношению к биологическому центру и периферии колонии и приведены в табл. 3.

Данные табл. 3 показывают, что сроки протекания основных событий, связанных с формированием пространственно-временной структуры и размножением озерных чаек и черношейных поганок, различаются у названных видов. Эти различия уменьшают напряженность межвидовых взаимоотношений и являются одной из предпосылок формирования поливидовой колонии на одной территории.

Таблица 3

**Основные этапы годового жизненного цикла в жизни  
поливидовой колонии птиц на примере размножения  
озерной чайки и черношейной поганки  
(оз. Курлады, 1988–2007 гг.)**

Название этапа	Месяц, декада								
	апрель			май			июнь		
	I	II	III	I	II	III	I	II	III
1. Прилет в район гнездования		○	□						
2. Появление первого яйца в колонии: – биологический центр; – периферия			○		□				
3. Массовая откладка яиц: – биологический центр; – периферия			-----			-----			
4. Появление первых птенцов: – биологический центр; – периферия					○		□	○	□
5. Массовое вылупление птенцов: – биологический центр; – периферия						-----			

Обозначения: ○ – озерная чайка; □ – черношейная поганка;

|-----| – интервал времени в жизни озерной чайки;

|-----| – интервал времени в жизни черношейной поганки.

Изучение последовательности формирования пространственно-временной структуры поливидовой и моновидовой колонии птиц позволяет сделать следующие выводы:

- пространственно-временная структура поливидовой колонии птиц формируется по этапам, протекающим в определенной последовательности и с определенной длительностью;

- элементарной совокупностью гнезд в пределах колонии является микроколония как группа, в состав которой входят гнездо-основатель микроколонии и гнезда, расположенные вокруг гнезда-основателя;

- основными структурными группировками птиц в пределах колониального поселения являются биологический центр и периферия колонии;

- процесс формирования моновидовой и поливидовой колонии птиц зависит от расположения гнезд в пределах колонии, скорости строительства гнезда, длительности и ритмичности яйцекладки, а также биологических аспектов раннего онтогенеза колониально гнездящихся птиц.

## 5. ИНТЕНСИВНОСТЬ ЭЛИМИНАЦИИ ГНЕЗД В ПОЛИВИДОВОЙ КОЛОНИИ ПТИЦ

### 5.1. Интенсивность элиминации и способ фиксации гнезд в гнездовом биотопе

На территории Челябинской области прилет озерной чайки в район гнездования отмечается в конце марта – начале апреля [126]. Выбор места для размещения гнезда и его строительства являются началом гнездового периода в годовом жизненном цикле.

Изучение расположения гнезд озерной чайки проводилось в колонии, сформировавшейся на озере Смолино в 2016 году. Данные приведены в табл. 4.

Таблица 4

#### Интенсивность элиминации гнезд озерной чайки в зависимости от способа фиксации в гнездовом биотопе (оз. Смолино, 2016 г.)

Способ фиксации гнезда	Кол-во гнезд	Процент от общего кол-ва гнезд в колонии, %	Кол-во элиминированных гнезд	Процент элиминированных гнезд от общего количества, %
На заломе тростника	41	34,5	1	0,8
На заломе рогоза	60	50,4	2	1,7
На спла-вине тростника	18	15,1	1	0,8

В колонии под наблюдением находилось 119 гнезд, для которых выявлены три типа фиксации гнезда: на заломе тростника, на заломе рогоза и на сплаvine тростника (рис. 19, 20). Самый часто встречающийся способ размещения гнезда – на заломе рогоза (50,4 %). Для названного способа расположения гнезда отмечается максимально высокий уровень элиминации, который равен 1,7 %. Меньшее количество гнезд располагается на заламах тростника (34,5 %). Сплавины тростника – самый редкий способ размещения гнезда (15,1 %).



**Рис. 19.** Гнездо озерной чайки на заломе тростника

Преобладание в изучаемой экосистеме таких видов надводных макрофитов, как тростник обыкновенный и рогоз широколистный, объясняет распространенность фиксации гнезд озерных чаек на заламах вегетативных органов этих растений.

На выбор места для постройки гнезда также влияет интенсивность развития растительности.



**Рис. 20.** Гнездо озерной чайки на сплаvine тростника

В ходе наблюдений установлено, что фиксация гнезда на заломах рогоза широколистного и тростника обыкновенного является более распространенной (85 %) и более оптимальной для успешности протекания раннего онтогенеза потомства и снижения уровня элиминации. Следует отметить, что чаще встречается надводная растительность вокруг всего гнезда (49,5 %) и с северной стороны (51 %) (рис. 21, 22). Данные о характере фиксации гнезд озерной чайки в пределах гнездового биотопа приведены в табл. 5. Все это можно объяснить преобладанием весной ветров южного и юго-западного направления со средней скоростью 3–4 м/с. Наименее типичным вариантом при постройке гнезда является наличие поросли с западной стороны (39 %).

Таблица 5

**Характер фиксации гнезд озерной чайки в зависимости  
от наличия околוגнездовой растительности  
(оз. Смолино, 2016 г.)**

		Характер растительности					
Кол-во гнезд	Наличие поросли / процент от общего количества гнезд, %					Без поросли / процент от общего кол-ва гнезд, %	
	101 / 85					18 / 15	
	Вокруг всего гнезда	С севера	С юга	С во- стока	С за- пада		
	50/49,5	26/51	25/49	22/43	20/39		



**Рис. 21.** Наличие растительности вокруг всего гнезда озерной чайки



**Рис. 22.** Наличие растительности с одной стороны гнезда озерной чайки

В июне–августе ветер в Челябинске дует с запада и северо-запада, средняя скорость при этом не увеличивается, но при грозах наблюдается кратковременное шквалистое усиление ветра до 16–25 м/с.

Одиночные гнезда (15 %) располагались на территории периферии колонии на сплавинах тростника и не были окружены растительностью.

Таким образом, строительство гнезда среди определенного варианта расположения надводной растительности носит адаптивный характер и снижает вероятность гибели гнезд, яиц и потомства. Различия в характере фиксации гнезд в зависимости от окружения макрофитами связаны, по-видимому, с возрастными различиями птиц, гнездящихся в разных частях колонии.

## **5.2. Интенсивность элиминации гнезд в зависимости от положения гнезда в структуре колонии**

### **5.2.1. Размеры гнезд озерной чайки из разных участков колонии и интенсивность элиминации**

Выделение в пределах колониального поселения биологического центра и периферии позволяет изучать параметры раннего онтогенеза для разных участков колонии. Описание характеристик биологии гнездовой жизни поливидовой колонии по ряду признаков позволит выявить зависимость возрастной структуры колонии и механизмов адаптивного преобразования в пределах колониального поселения птиц.

Изучение размеров гнезд озерной чайки из биологического центра и периферии колонии, в сравнительном аспекте, позволило выявить статистические достоверные различия по их параметрам [127; 141; 142; 192].

В литературе описана зависимость изменчивости размеров гнезд от расположения в пределах гнездового биотопа. Так, на озере Киево гнезда на сухих участках имели меньший диаметр у основания и меньшую высоту, чем гнезда, расположенные на влажных участках колонии.

Размеры гнезд озерной чайки из биологического центра колонии измерялись на озере Смолино в 2014 году, полученные данные приведены в табл. 6. Данные табл. 6 показывают, что размеры гнезд увеличиваются за период яйцекладки, что не противоречит литературным данным [126; 128].

При этом разные параметры гнезд увеличиваются в разной степени. Так, больший и меньший диаметр гнезда

увеличились в наибольшей степени на 1,2 см и 2,1 см соответственно. Показатель «высота гнезда» изменился незначительно – на 0,1 см по средним величинам.

Таблица 6

**Параметры гнезд озерной чайки из биологического центра колонии (оз. Смолино, 2014 г.)**

<b>При незавершенной кладке</b>						
<b>Признак</b>	<b>n</b>	<b><math>\bar{x}</math>, см</b>	<b><math>\pm\sigma</math></b>	<b>V (%)</b>	<b>min</b>	<b>max</b>
Больший диаметр гнезда	15	44,4	3,5	19,5	32	60
Меньший диаметр гнезда	15	37,2	7,1	27,2	20	55
Больший диаметр лотка	15	15,6	1,4	8,8	13	18
Меньший диаметр лотка	15	14,1	1,2	8,3	11	16
Высота гнезда	15	11,4	4,5	39,4	8	25
Глубина лотка	15	3,7	0,8	21,1	3	5,5
<b>При завершенной кладке</b>						
Больший диаметр гнезда	15	45,6	7,8	17,1	30	60
Меньший диаметр гнезда	15	39,3	4,9	12,5	28	45
Больший диаметр лотка	15	15,8	1,2	7,4	14	18

## Окончание таблицы 6

Меньший диаметр лотка	15	14,6	1,5	10,0	12	18
Высота гнезда	15	11,5	4,5	39,0	8	25
Глубина лотка	15	4,0	0,6	16,9	3	5,5

За период яйцекладки гнезда озерной чайки достраиваются, что носит адаптивный характер, т.к. этим обеспечивается создание оптимальных условий для инкубации, тем самым снижается вероятность гибели кладок.

При изучении связи между размерами гнезд рассчитывался коэффициент корреляции (табл. 7). Для незавершенных кладок высокие значения коэффициента корреляции в биологическом центре колонии описывают связь большего и меньшего диаметров гнезда и так же проявляются для признаков: меньший диаметр гнезда и больший диаметр лотка, меньший диаметр гнезда и глубина лотка, больший и меньший диаметры лотка. Для завершенной кладки выявляется связь таких параметров гнезда, как: больший и меньший диаметр гнезда, больший и меньший диаметр лотка.

Следует отметить, что больший и меньший диаметры гнезда формируются под влиянием погодных условий и взаимоотношений между особями в колонии. Остальные параметры: диаметр лотка, высота гнезда, глубина лотка – формируются в зависимости от размеров тела насиживающей птицы, а также количества яиц в кладке.

Таблица 7

**Коэффициент корреляции параметров гнезд озерной чайки из биологического центра колонии (при незавершенной кладке / при завершенной кладке; оз. Смолино, 2014 г.)**

Признак	Больший диаметр гнезда	Меньший диаметр гнезда	Больший диаметр лотка	Меньший диаметр лотка	Высота гнезда
Меньший диаметр гнезда	+0,86/ +0,79	-	-	-	-
Больший диаметр лотка	+0,27/ -0,01	+0,76/ -0,02	-	-	-
Меньший диаметр лотка	-0,17/ +0,20	-0,39/ +0,11	+0,70/ +0,81	-	-
Высота гнезда	+0,22/ +0,47	+0,06/ +0,34	+0,19/ -0,01	+0,35/ +0,59	-
Глубина лотка	-0,47/ -0,16	+0,91/ -0,36	+0,23/ +0,16	-0,007/ +0,13	-0,03/ +0,47

Размеры гнезд озерной чайки на периферии колонии и значения коэффициента корреляции представлены в табл. 8 и табл. 9.

За период яйцекладки озерной чайки, на периферии колонии большой и меньший диаметры гнезда увеличиваются в большей степени по сравнению с увеличением других параметров, как и в биологическом центре. Неизменной осталась глубина лотка, а параметр «высота гнезда» уменьшился по средним величинам от 10,3 см до 9,8 см.

Таблица 8

**Параметры гнезд озерной чайки с периферии колонии  
(оз. Смолино, 2014 г.)**

<b>При незавершенной кладке</b>						
<b>Признак</b>	<b>n</b>	<b><math>\bar{x}</math>, см</b>	<b><math>\pm\sigma</math></b>	<b>V (%)</b>	<b>min</b>	<b>max</b>
Больший диаметр гнезда	12	42,8	9,3	21,7	31	62
Меньший диаметр гнезда	12	36,3	6,1	16,9	29	51
Больший диаметр лотка	12	15,1	2,0	13,4	12	19
Меньший диаметр лотка	12	13,4	2,1	15,4	10	16
Высота гнезда	12	10,3	0,7	6,3	10	12
Глубина лотка	12	4,1	0,7	18,0	3	5
<b>При завершенной кладке</b>						
Больший диаметр гнезда	10	44,8	10,9	24,4	33	61
Меньший диаметр гнезда	10	38,0	10,5	27,9	30	50
Больший диаметр лотка	10	15,9	1,7	10,8	12	18
Меньший диаметр лотка	10	14,5	1,2	8,3	12	16
Высота гнезда	10	9,8	1,5	15,8	9	11
Глубина лотка	10	4,4	0,6	12,9	3,5	5

Анализ величин коэффициента корреляции по параметрам гнезд при незавершенной кладке показывает высокую степень связи большего и меньшего диаметров гнезда, а также большего и меньшего диаметров лотка. Аналогичные результаты получены и при завершенной кладке.

Таблица 9

**Коэффициент корреляции параметров гнезд озерной чайки с периферии колонии (при незавершенной кладке / при завершенной кладке; оз. Смолино, 2014 г.)**

Признак	Больший диаметр гнезда	Меньший диаметр гнезда	Больший диаметр лотка	Меньший диаметр лотка	Высота гнезда
Меньший диаметр гнезда	+0,88/ +0,95	–	–	–	–
Больший диаметр лотка	+0,58/ +0,65	+0,58/ +0,70	–	–	–
Меньший диаметр лотка	+0,15/ +0,35	+0,46/ +0,52	+0,77/ +0,78	–	–
Высота гнезда	–0,17/ +0,41	–0,11/ –0,16	–0,001/ +0,55	+0,24/0	–
Глубина лотка	–0,07/ +0,03	0,06/ –0,15	–0,12/ +0,14	+0,14/ –0,15	–0,14/ +0,39

Результаты 2014 года показывают, что размеры гнезд при незавершенной кладке из биологического центра выше, чем с периферии колонии. Исключением является параметр «глубина лотка», средняя величина которого выше для гнезд с периферии колонии.

Для завершенных кладок также проявляется тенденция увеличения размеров гнезд в биологическом центре колонии по сравнению с периферией. Параметр «глубина лотка» также увеличивается от биологического центра к периферии колонии и соответственно равен 4,0 см и 4,4 см по средним величинам.

Показатель среднего квадратического отклонения ( $\pm\sigma$ ) характеризует степень изменчивости признака. Наибольшая степень изменчивости в биологическом центре при завершенной кладке характерна для параметра «высота гнезда», а признак «диаметр лотка» – самый стабильный. Анализ значений среднего квадратического отклонения на периферии колонии при завершенной кладке показал, что наибольшая изменчивость характерна для параметра «диаметр гнезда».

Следовательно, можно предположить связь степени изменчивости параметров гнезд из центра и периферии колонии. Известно, что высота гнезда формируется в зависимости от количества яиц в кладке, их параметров и увеличивается к завершению кладки. Самый стабильный признак «диаметр лотка» формируется в зависимости от размеров тела насиживающей птицы и остается относительно постоянным в течение периода инкубации.

Сравнение размеров гнезд из разных участков колонии показало, что значения диаметра гнезда и лотка выше в биологическом центре, что может быть связано с возрастными особенностями птиц, гнездящихся в биологическом центре. Увеличение внутренних размеров гнезд, в частности глубины лотка, от биологического центра к периферии колонии можно объяснить повышенным уровнем экстремальных факторов на данном участке колонии, поэтому оно носит адаптивный характер, снижая интенсивность элиминации кладки. Интенсивность элиминации гнезд в зависимости от расположения в колонии приведена в табл. 10.

Таблица 10

## Элиминация гнезд озерной чайки (оз. Смолино, 2014 г.)

Участок колонии	Гибель гнезд, %	
	Начало кладки (n=1)	Завершенная кладка
Биологический центр	0	0
Периферия	0	17

Анализ результатов табл. 10 показал, что гнезда с периферии колонии при завершённой кладке элиминируют в большей степени (17 %). Это доказывает присутствие на данном участке колонии особей, не выдерживающих конкуренции за более оптимальные условия гнездования, а также подтверждает проявление действия экстремальных факторов окружающей среды. Данные 2016 года по размерам гнезд озерной чайки из биологического центра представлены в табл. 11.

Показатель среднего квадратичного отклонения ( $\pm\sigma$ ) доказывает высокую степень изменчивости высоты гнезда. Самый стабильный признак – «диаметр гнезда».

Высокий показатель коэффициента корреляции параметров гнезд озерной чайки при завершённой кладке (табл. 12) показывает связь большего и меньшего диаметров гнезда, а также пары признаков: «большой и меньший диаметр лотка». Данные по уровню элиминации гнезд из биологического центра колонии приведены в табл. 13.

Таблица 11

**Параметры гнезд озерной чайки из биологического центра колонии при завершенной кладке (оз. Смолино, 2016 г.)**

Признак	n	$\bar{x}$ , см	$\pm\sigma$	V (%)	min	max
Больший диаметр гнезда	16	33,0	3,4	10,0	28	40
Меньший диаметр гнезда	16	29,0	2,2	7,0	24	32
Больший диаметр лотка	16	17,0	1,9	11,0	15	21
Меньший диаметр лотка	16	15,0	1,9	13,0	13	20
Высота гнезда	16	18,0	6,4	36,0	12	32
Глубина лотка	16	4,0	1,1	27,0	2	6

Таблица 12

**Коэффициенты корреляции параметров гнезд озерной чайки из биологического центра при завершенной кладке (оз. Смолино, 2016 г.)**

Признак	Больший диаметр гнезда	Меньший диаметр гнезда	Больший диаметр лотка	Меньший диаметр лотка	Высота гнезда
Меньший диаметр гнезда	+0,98	-	-	-	-
Больший диаметр лотка	+0,68	+0,57	-	-	-
Меньший диаметр лотка	+0,69	+0,71	+0,97	-	-

## Окончание таблицы 12

Высота гнезда	+0,65	+0,59	+0,58	+0,72	–
Глубина лотка	+0,45	+0,72	+0,63	+0,43	+0,62

Таблица 13

**Элиминация гнезд озерной чайки из биологического центра колонии при завершённой кладки (оз. Смолино, 2016 г.)**

Участок колонии	Общее количество гнезд	Количество элиминирующих гнезд	%
Биологический центр	16	1	6,3

Из 16 исследованных гнезд погибло только одно гнездо, что составляет 6,3 % от общего количества. Это объясняется большей плотностью гнездования на данном участке и возрастными особенностями гнездящихся птиц. Возможно, повышение уровня коллективной защиты гнезд, а также территории колонии в целом приводит к снижению интенсивности элиминации кладок.

Таким образом, изучение гнезд озерной чайки по метрическим показателям позволяет выявить различия между гнездами в зависимости от этапа постройки гнезда и стадии яйцекладки, размещения в структуре колонии и одновременно с этим оценить интенсивность элиминации гнезд в пределах колониального поселения птиц.

### *5.2.2. Размеры гнезд черношейной поганки из разных участков колонии и интенсивность элиминации*

Черношейная поганка на водоемах Южного Урала начинает формирование кладки в зависимости от биологии размножения озерных чаек или белокрылых крачек (*Chlidonias leucopterus*), создавая колонии до 400 пар [188].

В литературе приведены данные по гнездованию черношейной поганки в условиях Северного Казахстана [55], Центрального Предкавказья [188], Ленинградской [87], и Челябинской областях [127]. Описаны размеры [4; 56; 91; 141], масса гнезд [33] и состав строительного материала [56]. Однако размеры могут варьировать в зависимости от положения гнезда в структуре колонии [126]. Кладки поганок могут подвергаться элиминации на разных стадиях их формирования [54].

Параметры гнезд черношейной поганки изучались в 2013 году на озере Курлады. В табл. 14 представлены данные по размерам гнезд из биологического центра колонии при незавершенной и завершенной кладках.

Размеры гнезд увеличиваются в период яйцекладки, но в разной степени. Так, параметр «диаметр лотка» увеличился в большей степени, а в меньшей – «глубина лотка».

Следовательно, глубина лотка к моменту откладки первого яйца является оптимальной для завершения кладки. Достраивание гнезд оптимизирует условия для успешного насиживания, уменьшая элиминацию кладки.

Самым изменчивым параметром гнезда при незавершенной кладке является диаметр лотка, а более стабильным – диаметр гнезда. При завершенной кладке диаметр лотка становится, напротив, самым стабильным признаком, высота гнезда – самым изменчивым.

Таблица 14

**Параметры гнезд черношейной поганки  
из биологического центра колонии  
(оз. Курлады, 2013 г.)**

<b>При незавершенной кладке</b>						
<b>Признак</b>	<b>n</b>	<b><math>\bar{x}</math>, см</b>	<b><math>\pm\sigma</math></b>	<b>V (%)</b>	<b>min</b>	<b>max</b>
Больший диаметр гнезда	14	31,2	3,0	9,6	25	36
Меньший диаметр гнезда	14	27,4	3,2	11,7	22	35
Больший диаметр лотка	13	7,4	2,7	36,5	5	14
Меньший диаметр лотка	13	6,2	1,8	29,4	4	11
Высота гнезда	13	3,1	0,8	24,7	2	4,5
Глубина лотка	13	2,5	0,5	19,4	2	3,5
<b>При завершенной кладке</b>						
Больший диаметр гнезда	9	34,9	5,0	14,3	30	42
Меньший диаметр гнезда	8	30,5	4,7	15,2	25	40
Больший диаметр лотка	9	12,8	1,3	10,2	11	14
Меньший диаметр лотка	9	12,2	1,6	12,8	10	14
Высота гнезда	9	5,5	2,2	39,9	3	9
Глубина лотка	9	3,6	0,8	22,7	2,5	5

Взаимосвязь между параметрами гнезд отражает коэффициент корреляции (табл. 15).

Высокие значения коэффициента корреляции в биологическом центре описывают связь между всеми параметрами гнезд.

Интенсивность элиминации гнезд черношейной поганки в биологическом центре колонии показана в табл. 16.

Таблица 15

**Коэффициент корреляции параметров гнезд  
черношейной поганки из биологического центра  
(при незавершенной кладке / при завершенной кладке;  
оз. Курлады, 2013 г.)**

Признак	Больший диаметр гнезда	Меньший диаметр гнезда	Больший диаметр лотка	Меньший диаметр лотка	Высота гнезда
Меньший диаметр гнезда	+0,97/ +0,96	–	–	–	–
Больший диаметр лотка	+0,96/ +0,97	+0,96/ +0,95	–	–	–
Меньший диаметр лотка	+0,96/ +0,97	+0,96/ +0,96	+0,96/+ 0,99	–	–
Высота гнезда	+0,96/ +0,89	+0,95/ +0,88	+0,89/+ 0,81	+0,96/+ 0,85	–
Глубина лотка	+0,94/ +0,94	+0,94/ +0,95	+0,90/+ 0,93	+0,95/+ 0,95	+0,96/ +0,84

Таблица 16

**Интенсивность элиминации гнезд черношейной  
поганки в биологическом центре колонии  
(оз. Курлады, 2013 г.)**

Участок колонии	Элиминация гнезд (%)	
	Начало кладки (n=1)	Завершенная кладка
Биологический центр	0	25

На стадии начала яйцекладки не отмечена элиминация гнезд. При завершенной кладке процент гибели гнезд составил 25 %. К одной из причин элиминации гнезд при завершении кладки можно отнести разорение гнезд хищниками.

Размеры гнезд черношейной поганки из периферии колонии приведены в табл. 17.

Таблица 17

**Параметры гнезд черношейной поганки с периферии колонии (оз. Курлады, 2013 г.)**

<b>При незавершенной кладке</b>						
<b>Признак</b>	<b>n</b>	$\bar{x}$ , см	$\pm\sigma$	<b>V (%)</b>	<b>min</b>	<b>max</b>
Больший диаметр гнезда	2	30,5	0,7	2,3	30	31
Меньший диаметр гнезда	2	27,0	2,8	10,5	25	29
Больший диаметр лотка	1	6,0	–	–	–	–
Меньший диаметр лотка	1	5,0	–	–	–	–
Высота гнезда	2	3,0	0	0	3	3
Глубина лотка	2	2,8	0,4	12,9	2,5	3
<b>При завершенной кладке</b>						
Больший диаметр гнезда	2	34,0	5,7	16,6	30	38
Меньший диаметр гнезда	2	31,5	2,1	6,7	30	33
Больший диаметр лотка	2	14,0	2,8	20,2	12	16
Меньший диаметр лотка	2	11,0	2,8	25,7	9	13
Высота гнезда	2	4,8	0,4	7,4	4,5	5
Глубина лотка	2	3,0	0,7	23,6	2,5	3,5

На периферии колонии зафиксированы размеры двух гнезд черношейной поганки. Для черношейной поганки, как и озерной чайки, установлено увеличение параметров гнезда за время завершения кладки. В наименьшей степени размер увеличился для параметра «глубина лотка». Аналогичные данные получены и для размеров гнезд из биологического центра колонии. Следует учесть, что признак «глубина лотка» является и самым изменчивым как для незавершенной, так и для завершенной кладок.

Значения коэффициента корреляции между основными параметрами гнезд приведены в табл. 18.

Таблица 18

**Коэффициент корреляции параметров гнезд с периферии колонии (при незавершенной кладке / при завершенной кладке; оз. Курлады, 2013 г.)**

Признак	Больший диаметр гнезда	Меньший диаметр гнезда	Больший диаметр лотка	Меньший диаметр лотка	Высота гнезда
Меньший диаметр гнезда	-1/+1	-	-	-	-
Больший диаметр лотка	+1/-1	-1/-1	-	-	-
Меньший диаметр лотка	1/-1	-1/-1	+1/+1	-	-
Высота гнезда	0/-1	0/-1	0/+1	0/+1	-
Глубина лотка	1/-1	-1/-1	+1/+1	+1/+1	0/+1

По данным, приведенным табл. 18, положительный коэффициент корреляции описывает связь большего и меньшего

диаметров гнезда при завершенной кладке, а также большего и меньшего диаметров лотка, диаметра лотка и глубины лотка.

При сравнении размеров гнезд черношейной поганки из разных участков колонии получены следующие результаты. Значения таких параметров, как меньший диаметр гнезда и больший диаметр лотка, выше на периферии колонии. Результаты не противоречат литературным данным, по которым гнезда большего диаметра располагаются на периферии колонии и имеют большую устойчивость к абиотическим факторам среды.

Изучение гнезд озерной чайки и черношейной поганки в начале яйцекладки и при ее завершении, а также из разных участков колонии, позволяет сделать следующие выводы:

- размеры гнезд увеличиваются к завершению кладки;
- параметры гнезд имеют разную степень изменчивости на разных этапах яйцекладки;
- гнезда исследуемых видов из разных участков колонии различаются на статистически достоверном уровне, что увеличивает уровень выживаемости птиц в раннем онтогенезе;
- интенсивность элиминации в большей степени характерна для гнезд с завершенными кладками.

## **6. ГЕТЕРОГЕННОСТЬ ООЛОГИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ И ИНТЕНСИВНОСТЬ ЭЛИМИНАЦИИ В РАННЕМ ОНТОГЕНЕЗЕ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ПОЛОЖЕНИЯ ГНЕЗДА В СТРУКТУРЕ КОЛОНИАЛЬНОГО ПОСЕЛЕНИЯ**

### **6.1. Гетерогенность яиц по массе и интенсивность элиминации**

Интенсивность элиминации связана с ооморфологическими параметрами, а также с условиями, в которых протекает инкубация яиц. В литературе описывается связь между положением зародышей в курином яйце и интенсивностью гибели зародышей. Особую роль в предотвращении элиминации играют ориентация и перемещение яиц в гнезде как самостоятельные факторы эмбрионального развития птиц. Кроме вышесказанного, доказано адаптивное значение прерывистой инкубации в период яйцекладки. Эта особенность раннего онтогенеза птиц направлена на снижение вероятности гибели потомства [20]. В целом анализ литературы доказывает, что существуют определенные направления изменчивости яиц в кладках, которые связаны с интенсивностью элиминации в раннем онтогенезе [241].

Разнокачественность яиц диких видов птиц описана, например, по содержанию в них каротиноидов и витамина А [28]. Эта особенность яиц одной кладки связана с выживаемостью птенцов [25].

Морфология яиц изучалась рядом ученых [22; 99; 101; 127], что подтверждает значимость данных исследований

для развития систематики птиц [243]. Морфологическая гетерогенность яиц одной кладки связана с их биологической разнокачественностью [24]. Вопросы биологии раннего онтогенеза неразрывно связаны с изучением яйца и незаменимы в разработке общебиологических проблем [215]. Вместе с тем в комплексе с анализом воздействия экологических факторов оологический материал позволяет изучать микроэволюционные процессы [98; 105; 225]. Морфологические признаки яиц влияют на выводимость птенцов и интенсивность их элиминации [105].

Масса в отличие от метрических параметров уменьшается в процессе насиживания и хранения, что причисляет данный показатель к непостоянным величинам [6; 40]. В литературе описан механизм регуляции испарительной влагоотдачи инкубационных птичьих яиц и его роль в снижении вероятности гибели зародышей [58]. Масса яиц влияет на успешность инкубации [75; 167] и уровень элиминации птенцов [38; 209], а также связана с массой вылупляющихся птенцов [89]. Описана зависимость между массой птенцов при вылуплении и вероятностью их элиминации [254]. Зависимость продуктивности бройлеров в большой степени зависит от массы яиц, из которой они вылупляются [76]. В литературе приведены сведения о средней массе яиц озерной чайки [124; 137; 144; 197]. Масса яиц может быть связана с другими характеристиками яйца, которые также влияют на интенсивность элиминации в раннем онтогенезе. Описано влияние мраморности скорлупы яиц на успешность развития эмбрионов [112].

Результаты математической обработки изучения массы яиц озерной чайки представлены в табл. 19 и 20.

Таблица 19

**Масса яиц озерной чайки из биологического  
центра колонии (оз. Смолино, 2014 г.)**

Порядковый номер яйца	n	$\bar{x}$ , см	$\pm\sigma$	V (%)	min	max
1	15	37,5	2,0	0,05	30,4	39,4
2	15	36,2	2,3	2,7	32,9	40,0
3	13	35,0	2,2	6,2	31,2	38,0

Средняя масса первых яиц из центра колонии равна 37,5 г. Вторые и третьи яйца меньше по массе, и их средняя масса соответственно равна 36,2 г и 35,0 г. Яйца первого временного ранга с периферии колонии имели среднюю массу 35,4 г. С увеличением порядкового номера яйца масса также уменьшается. Так, третьи яйца имели массу 34,1 г.

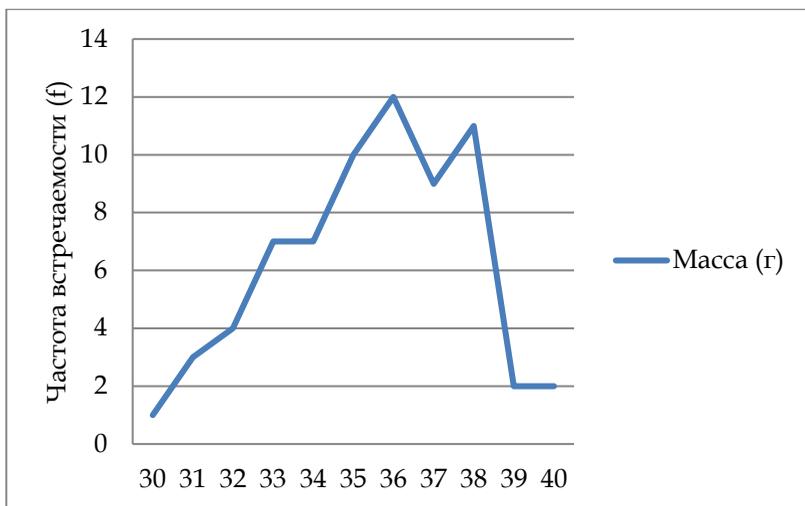
Таблица 20

**Масса яиц озерной чайки из периферии колонии  
(оз. Смолино, 2014 г.)**

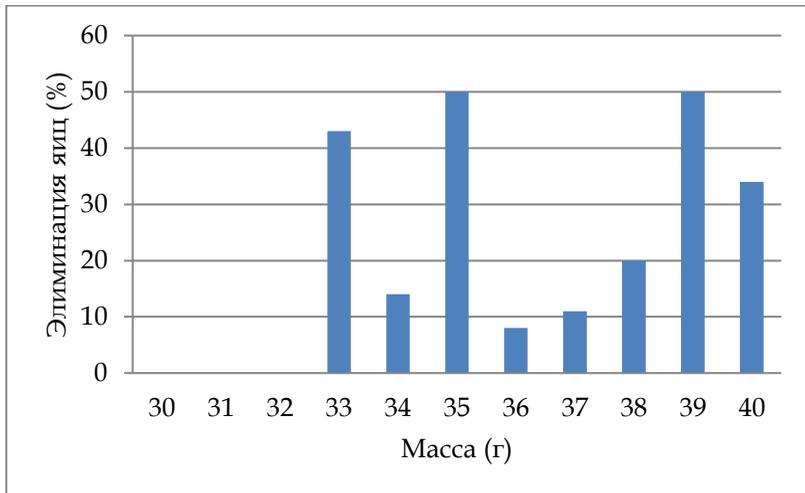
Порядковый номер яйца	n	$\bar{x}$ , см	$\pm\sigma$	V (%)	min	max
1	11	35,4	2,4	6,64	31,5	38,7
2	9	35,4	2,5	7,15	30,5	38,2
3	6	34,1	1,6	4,76	31,3	35,6

О степени изменчивости признака можно судить по значениям среднего квадратичного отклонения ( $\pm\sigma$ ). Показатель изменчивости яиц по массе не различается на статистически достоверном уровне для биологического центра и периферии колонии.

Соотношение интенсивности элиминации и массы яиц озерной чайки приведены на рис. 23 и 24.



**Рис. 23.** Изменчивость массы яиц озерной чайки (оз. Смолино, 2014 г.)



**Рис. 24.** Элиминация яиц озерной чайки в зависимости от массы (%) (оз. Смолино, 2014 г.)

Минимальная частота встречаемости яиц определенной массы соответствует максимальной интенсивности элиминации. Например, самый высокий процент гибели – 50 % и 42 %, имеют яйца с массой 39 г и 33 г, при наименьшей частоте встречаемости. Вместе с тем, самый низкий показатель элиминации соответствует максимальной частоте встречаемости яиц. Так, низкий процент гибели 8 % и 11 % отмечен для яиц с высокой частотой встречаемости при средней массе яиц.

Масса яиц черношейной поганки изучалась в 2013 году на оз. Курлады, полученные данные приведены в табл. 21 и 22.

Таблица 21

**Масса яиц черношейной поганки из биологического центра колонии (оз. Курлады, 2013 г.)**

Порядковый номер яйца	n	$\bar{x}$ , см	$\pm\sigma$	V (%)	min	max
1	16	21,4	2,6	12,1	16,4	26,0
2	16	20,9	1,8	8,5	17,2	23,7
3	14	21,6	1,6	7,4	17,4	23,7
4	12	21,4	0,9	4,1	19,5	22,8
5	6	21,6	1,3	6,2	20,0	23,3

В биологическом центре не выявлено зависимости между изменчивостью массы яиц и их порядковым номером. Так, средняя масса яйца первого ранга равна 21,4 г, пятого – 21,6 г. На периферии колонии наблюдается тенденция увеличения данного показателя от первого яйца со средней массой 19,9 г к пятому со средней величиной массы 23,1 г.

**Масса яиц черношейной поганки с периферии колонии  
(оз. Курлады, 2013 г.)**

Порядковый номер яйца	n	$\bar{x}$ , см	$\pm\sigma$	V (%)	min	max
1	13	19,9	2,0	10,1	17,3	24,3
2	13	20,5	1,7	8,3	17,7	24,5
3	12	20,7	1,6	7,5	18,2	24,8
4	8	21,5	1,7	7,9	19,4	24,5
5	2	23,1	0,1	0,3	23,0	23,1

Анализ среднего квадратичного отклонения ( $\pm\sigma$ ) показал, что наибольшая степень изменчивости признака характерна для первых яиц из биологического центра, она уменьшается с увеличением временного ранга яйца. Данная тенденция снижения уровня изменчивости признака проявляется и для периферии колонии. Однако средний показатель квадратического отклонения ниже, чем в биологическом центре колонии.

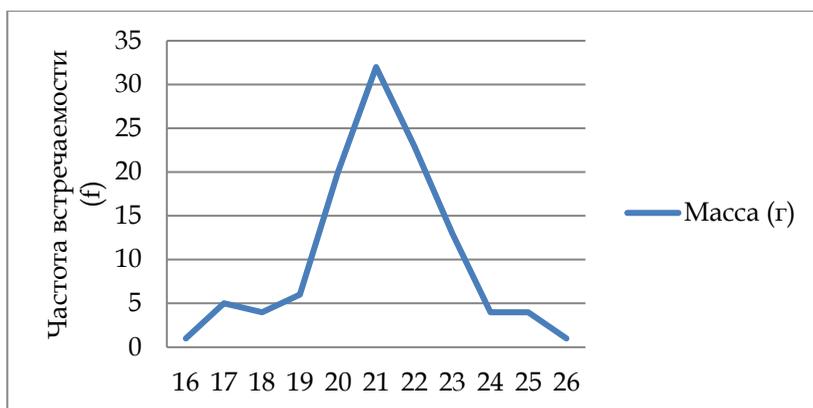
Данные по элиминации яиц в зависимости от массы представлены на рис. 25 и 26.

Максимальная частота встречаемости яиц (32) соответствует массе 21 г и является средним показателем. Не прослеживается четкой зависимости между частотой встречаемостью и интенсивностью элиминации яиц. Однако крайние значения массы 16 г и 26 г не подвергаются элиминации.

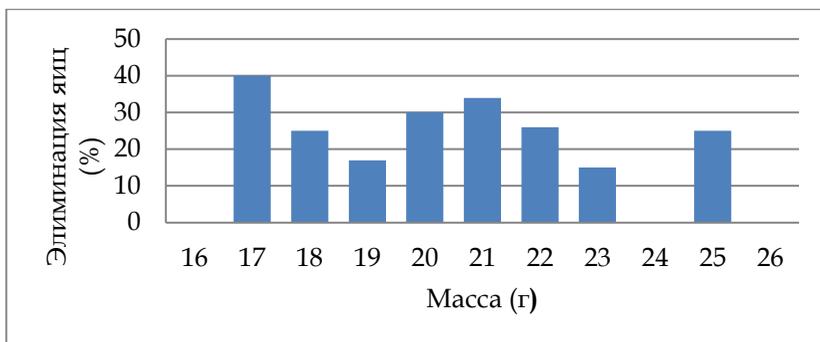
Обобщая результаты, полученные при изучении массы яиц озерной чайки и черношейной поганки, можно сформулировать следующие выводы:

– масса яиц из биологического центра кладок выше, чем на периферии колонии;

- прослеживается тенденция уменьшения массы с увеличением порядкового номера яйца в гнезде у озерной чайки;
- яйца черношейной поганки увеличиваются в массе с увеличением порядкового номера яйца;
- степень изменчивости массы яиц для кладок из биологического центра выше, чем с периферии колонии;
- яйца исследуемых видов элиминируют в разной степени в зависимости от частоты встречаемости признака;
- самый высокий уровень элиминации соответствует максимальным отклонениям по массе при минимальной частоте встречаемости.



**Рис. 25.** Изменчивость массы яиц черношейной поганки (оз. Курлады, 2013 г.)



**Рис. 26.** Интенсивность элиминации яиц черношейной поганки (оз. Курлады, 2013 г.) в зависимости от массы (%)

## **6.2. Длина яиц озерной чайки и черношейной поганки и интенсивность элиминации в раннем онтогенезе птиц**

Длина яиц, как одна из метрических характеристик, отличается высокой степенью детерминированности. В литературе приводятся данные по длине яиц озерной чайки [127; 186; 189; 192] и черношейной поганки [56; 127]. Эколого-ооморфологические особенности играют определенную роль в изучении пространственной структуры поселений птиц [150]. Известно, что морфологические признаки яиц зависят от экологических факторов, что позволяет использовать эти признаки в экологических исследованиях [150]. Вместе с тем длина и диаметр птичьих яиц изменяются в определенных пределах под действием ряда факторов среды обитания [25]. Измерения длины яиц озерной чайки осуществлялись на озере Смолино в 2014 году. Данные представлены в табл. 23 и 24.

Таблица 23

**Длина яиц озерной чайки из биологического центра  
колонии (оз. Смолино, 2014 г.)**

Порядковый номер яйца	n	$\bar{x}$ , см	$\pm\sigma$	V %	min	max
1	15	51,4	2,7	5,4	45,8	55,3
2	15	51,8	1,5	2,8	49,2	55,2
3	13	50,5	1,9	3,76	48,0	53,0

Таблица 24

**Длина яиц озерной чайки с периферии колонии  
(оз. Смолино, 2014 г.)**

Порядковый номер яйца	n	$\bar{x}$ , см	$\pm\sigma$	V (%)	min	max
1	11	52,2	1,5	2,91%	50,7	55,0
2	9	51,8	2,3	4,43%	47,9	54,9
3	6	50,9	2,6	5,02%	46,9	54,5

Средняя длина яиц озерной чайки с периферии колонии уменьшается от первого яйца к третьему. Так, средняя длина яиц первого порядкового номера – 52,2 мм, а третьего – 50,9 мм. Для биологического центра достоверных различий по длине яиц разных порядковых номеров не выявлено, что характерно и для показателя степени изменчивости признака для данного участка колониального поселения птиц. Однако самый высокий показатель изменчивости характерен для первых яиц из биологического центра. На периферии колонии прослеживается уменьшение степени изменчивости длины яиц с увеличением порядкового номера яйца. Например, значение среднего квадратического отклонения для яиц первого и второго порядковых номеров соответственно равны 1,5 и 2,6.

Зависимость степени элиминации яиц от значений длины яиц озерной чайки представлена на рис. 27 и 28.

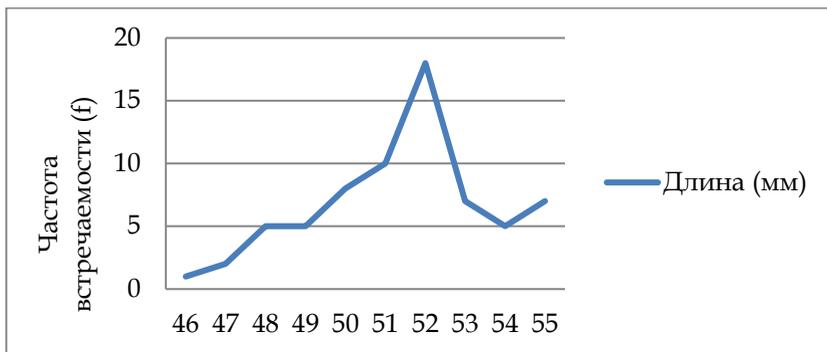


Рис. 27. Изменчивость длины яиц озерной чайки (оз. Смолино, 2014 г.)

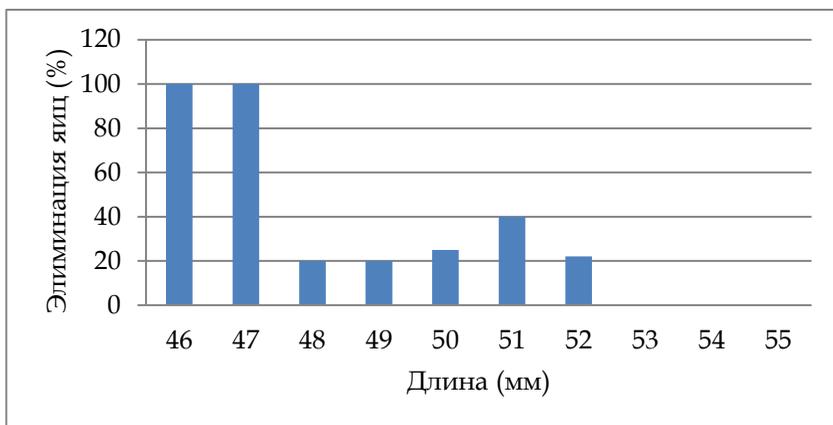


Рис. 28. Интенсивность элиминации яиц озерной чайки (оз. Смолино, 2014 г.) в зависимости от длины (в %)

Минимальная длина яиц соответствует максимальной интенсивности элиминации. Например, при самом высоком проценте гибели, равном 100 %, яйца имеют среднее

значение длины 46 мм и 47 мм при минимальной частоте встречаемости. Вместе с тем самый низкий показатель элиминации соответствует максимальной частоте встречаемости яиц. Так, низкий процент гибели – 21 % соответствует длине яиц с высокой частотой встречаемости. Яйца со значениями длины 53 мм, 54 мм и 55 мм не были подвержены элиминации, и отличаются самыми максимальными значениями длины. Вместе с тем яйца с минимальным показателем длины подвергаются 100 % элиминации.

Изменчивость длины яиц черношейной поганки из биологического центра и периферии колонии представлены в табл. 25 и 26.

Таблица 25

**Длина яиц черношейной поганки из биологического центра колонии (оз. Курлады, 2013 г.)**

Порядковый номер яйца	n	$\bar{x}$ , см	$\pm\sigma$	V (%)	min	max
1	16	44,4	2,1	4,7	40,6	48,0
2	16	44,0	2,0	4,5	41,4	48,8
3	14	44,2	1,8	4,2	41,2	48,0
4	13	43,9	1,5	3,5	42,0	46,2
5	6	44,4	1,1	2,4	43,2	46,3

Средняя длина яиц черношейной поганки с периферии колонии уменьшается с увеличением временного ранга яйца. Так, средняя длина первых яиц равна 43,0 мм, пятых – 44,9 мм. Статистически достоверных различий по длине яиц в зависимости от временного ранга в биологическом центре не выявлено.

**Длина яиц черношейной поганки с периферии  
Колонии (оз. Курлады, 2013 г.)**

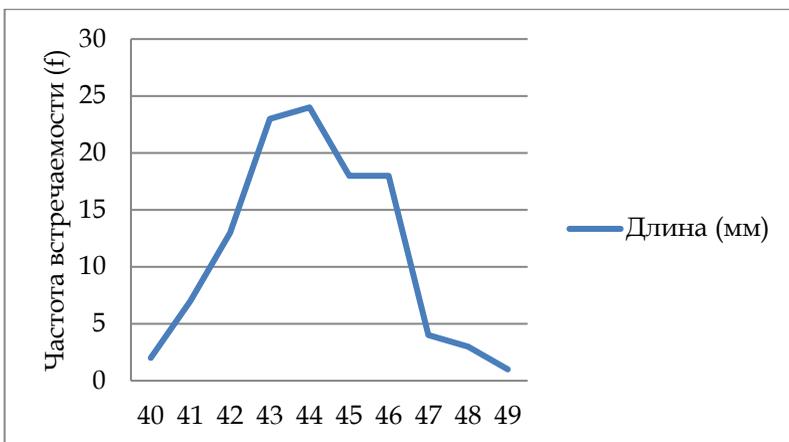
Порядковый номер яйца	n	$\bar{x}$ , см	$\pm\sigma$	V (%)	min	max
1	13	43,0	2,1	4,9	40,0	46,4
2	13	43,7	1,4	3,3	41,1	46,7
3	12	44,2	1,8	4,2	41,4	46,6
4	8	44,9	0,8	1,7	43,4	45,9
5	2	44,9	1,3	3,0	43,9	45,8

Средняя длина яиц черношейной поганки с периферии колонии уменьшается с увеличением временного ранга яйца. Так, средняя длина первых яиц равна 43,0 мм, пятых – 44,9 мм. Статистически достоверных различий по длине яиц в зависимости от временного ранга в биологическом центре не выявлено.

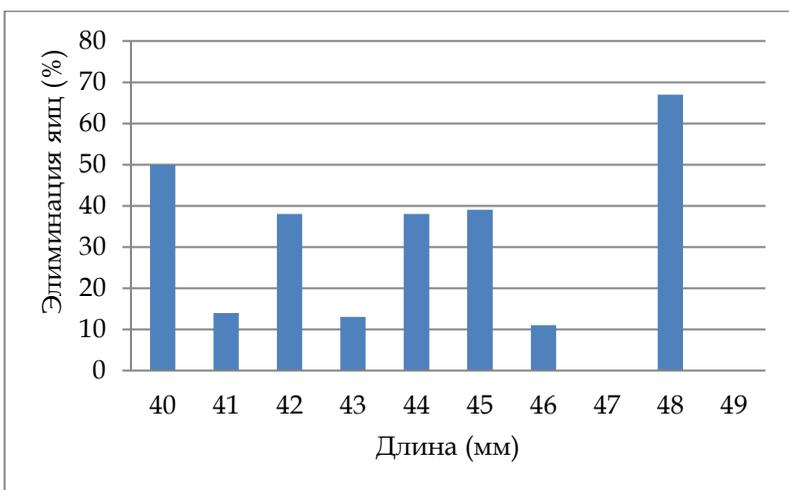
Наибольшая изменчивость признака при значении стандартного отклонения в  $\pm 2,1$  характерна для яиц первого ранга обоих участков колонии, наименьшее – для четвертых и пятых яиц.

Материал по количеству элиминированных яиц в зависимости от длины яиц черношейной поганки представлен на рис. 29 и 30.

Максимальная частота встречаемости яиц (24) соответствует длине, равной 44 мм и является средним показателем. Однако четкой зависимости между показателями длины яиц и интенсивностью элиминации не выявлено.



**Рис. 29.** Изменчивость длины яиц черношейной поганки (оз. Курлады, 2013 г.)



**Рис. 30.** Интенсивность элиминация яиц черношейной поганки (оз. Курлады, 2013 г.) в зависимости от длины (%)

Следует отметить, что одно из крайних значений длины – 48 мм имеет максимальную степень элиминации – 64 %.

В результате наших исследований установлено, что средний показатель длины уменьшается от первых яиц к третьим с периферии колонии, что не свойственно для яиц из биологического центра колонии. Наибольшую степень изменчивости имели яйца первого временного ранга обоих участков колонии. Прослеживается тенденция гибели яиц озерной чайки в зависимости от значений длины, что не характерно для яиц черношейной поганки. Яйца озерной чайки с минимальной длиной элиминируют в 100 % случаев, с максимальной – не подвергаются элиминации. Вместе с тем высокий процент выживших яиц имеет показатель длины с высокой частотой встречаемости.

### **6.3. Диаметр яиц озерной чайки и черношейной поганки**

Диаметр яиц озерной чайки, как и другие оологические параметры, определен с учетом порядкового номера яйца и положения гнезда в структуре колонии. Результаты математической обработки представлены в табл. 27 и 28.

Таблица 27

#### **Диаметр яиц озерной чайки из биологического центра колонии (оз. Смолино, 2014 г.)**

Порядковый номер яйца	n	$\bar{x}$ , см	$\pm\sigma$	V(%)	min	max
1	15	36,5	09	2,4	34,8	37,5
2	15	36,5	0,8	2,1	35,1	38,5
3	13	35,6	1,4	3,8	32,2	37,3

**Диаметр яиц озерной чайки с периферии колонии  
(оз. Смолино, 2014 г.)**

Порядковый номер яйца	n	$\bar{x}$ , см	$\pm\sigma$	V(%)	min	max
1	11	35,9	1,4	4,0	33,3	37,8
2	9	35,8	1,2	3,3	33,4	37,4
3	6	35,3	1,0	2,9	33,6	36,6

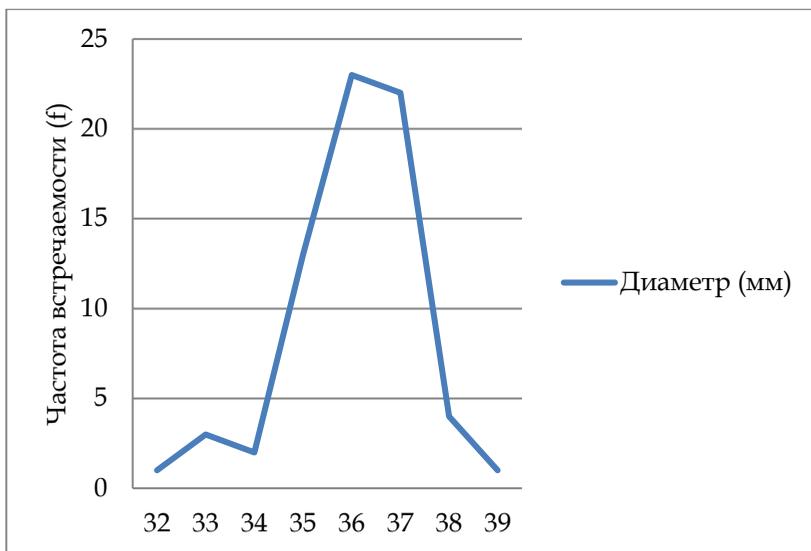
Диаметр яиц озерной чайки из биологического центра колонии имеет тенденцию к уменьшению средних показателей с увеличением порядкового номера яйца. Так, средний диаметр первых яиц равен 36,5 мм, а третьих – 35,6 мм.

Данная закономерность проявляется и для яиц с периферии колонии, где средний диаметр первых и третьих яиц соответственно равны 35,9 мм, 35,3 мм.

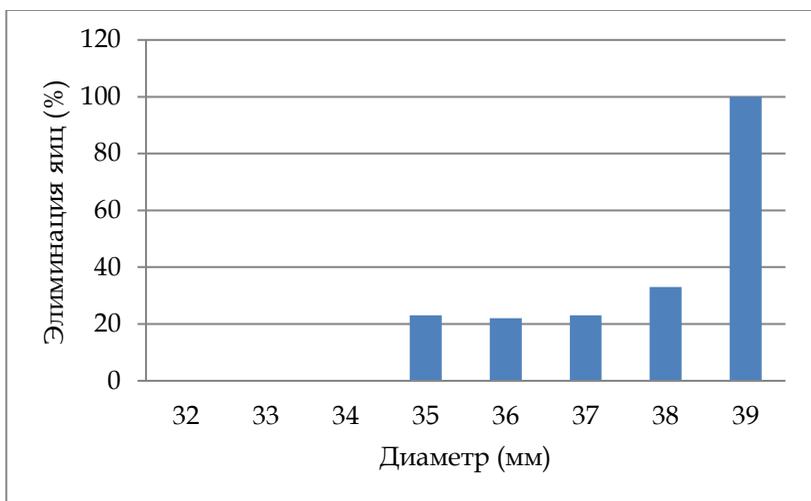
Наибольшая степень изменчивости признака характерна для третьих яиц из биологического центра и первых яиц из периферии колонии. Следует отметить, что прослеживается закономерность изменчивости степени признака в зависимости от временного ранга яйца на периферии колонии. В биологическом центре указанная закономерность не выявлена.

Интенсивность элиминации яиц озерной чайки в зависимости от диаметра представлен на рис. 31 и 32.

Максимальная частота встречаемости яиц соответствует минимальной интенсивности элиминации. Например, самый низкий процент гибели – 21% отмечен при диаметре яиц в 36 мм, при наибольшей частоте встречаемости.



**Рис. 31.** Диаметр яиц озёрной чайки (оз. Смолино, 2014 г.)



**Рис. 32.** Элиминация яиц озёрной чайки (оз. Смолино, 2014 г.) в зависимости от диаметра (%)

Вместе с тем самый высокий показатель элиминации соответствует минимальной частоте встречаемости яиц. Так, высокий процент гибели – 100 % отмечен для яиц с низкой частотой встречаемости.

Данные, полученные при изучении интенсивности элиминации яиц озерной чайки в зависимости от метрических показателей, позволяют прийти к выводу о том, что с увеличением частоты встречаемости яиц происходит уменьшение интенсивности элиминации.

Однако показатели наименьшего диаметра не подвержены элиминации в отличие от длины яйца, где наименьшие показатели в 100 % случаев подвергаются элиминации. Вместе с тем яйца максимального диаметра гибнут в 100 % случаев.

Анализ данных по измерению диаметра яиц черношейной поганки из колонии на озере Курлады представлен в табл. 29 и 30.

Таблица 29

**Диаметр яиц черношейной поганки из биологического центра колонии (оз. Курлады, 2013 г.)**

Порядковый номер яйца	n	$\bar{x}$ , см	$\pm\sigma$	V (%)	min	max
1	16	29,5	1,6	5,5	25,2	31,2
2	16	30,4	2,1	6,9	28,1	37,4
3	14	30,3	0,8	2,5	28,2	31,2
4	13	30,3	0,5	1,6	29,5	30,7
5	6	30,4	0,7	2,6	29,4	31,6

**Диаметр яиц черношейной поганки из периферии  
колонии (оз. Курлады, 2013 г.)**

Порядковый номер яйца	n	$\bar{x}$ , см	$\pm\sigma$	V (%)	min	max
1	13	29,5	1,1	3,7	27,9	31,7
2	13	29,6	1,0	3,4	28,0	32,0
3	12	29,6	1,0	3,3	28,2	31,7
4	8	30,0	1,2	4,1	28,3	32,0
5	2	31,1	0,3	0,9	30,9	31,3

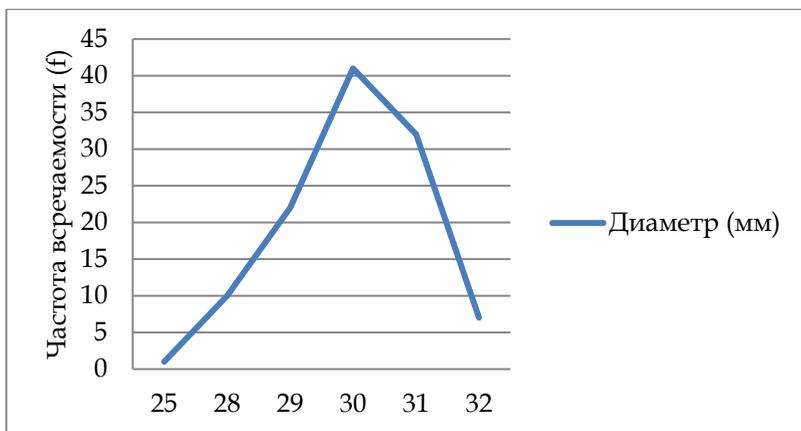
Прослеживается тенденция увеличения среднего диаметра в зависимости от временного ранга яйца из разных участков колонии. Так, в биологическом центре средний диаметр первых яиц – 29,5 мм, а пятых – 30,4 мм. На периферии колонии диаметр первых яиц – 29,5 мм, а пятых – 31,1 мм.

Степень изменчивости признака выше для первых и вторых яиц из биологического центра колонии. Достоверных различий в изменчивости диаметра яиц из периферии колонии не выявлено.

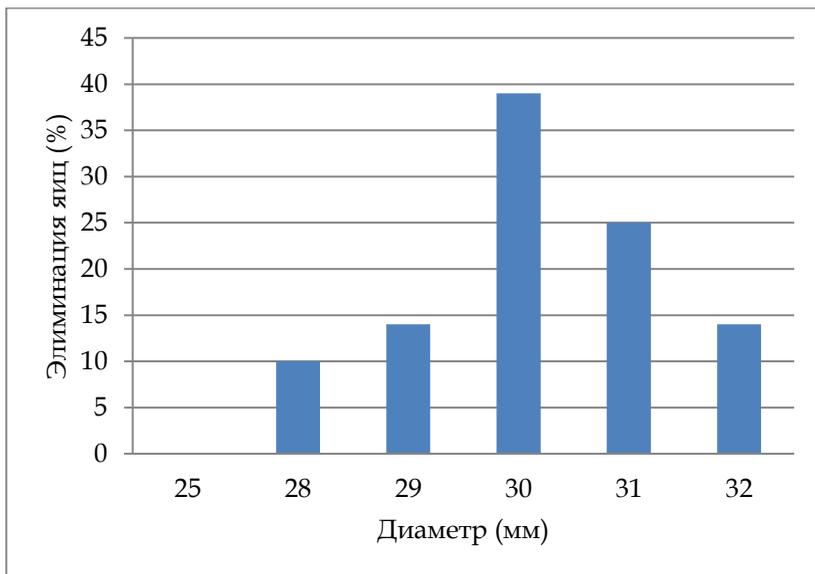
На рис. 33 и 34 представлены данные по элиминации яиц в зависимости от диаметра.

Максимальная частота встречаемости яиц (41) соответствует максимальной интенсивности элиминации (39 %). Вместе с тем крайние значения показателей диаметра 25 мм и 32 мм имеют наименьший процент элиминации – 0 % и 12 % соответственно.

Данные по линейным параметрам яиц черношейной поганки свидетельствуют о высокой частоте встречаемости средних показателей и низкой интенсивности элиминации.



**Рис. 33.** Диаметр яиц черношейной поганки (оз. Курлады, 2013 г.)



**Рис. 34.** Интенсивность элиминации яиц черношейной поганки (оз. Курлады, 2013 г.) в зависимости от диаметра (%)

В ходе наших исследований установлено, что максимальная частота встречаемости яиц соответствует средним показателям массы и метрических параметров и в большей степени подвергается элиминации. Наибольшие и наименьшие крайние значения подвергаются элиминации в разной степени, относительно большего процента гибели средних показателей.

Таким образом, в ряду поколений прослеживается постепенное смещение признака в определенном направлении, что говорит о действии движущего отбора. Движущая форма естественного отбора играет решающую роль в приспособлении живых организмов к меняющимся во времени внешним условиям, приводящим к гетерогенности параметров раннего онтогенеза.

Результаты исследования диаметра яиц озерной чайки и черношейной поганки позволяют сделать некоторые выводы:

- для озерной чайки характерно уменьшение диаметра яиц с увеличением порядкового номера;
- яйца черношейной поганки увеличиваются в диаметре с увеличением порядкового номера;
- статистически достоверных различий в степени изменчивости диаметра яиц из разных участков колонии не выявлено;
- разнородность яиц по значениям диаметра определяет интенсивность элиминации;
- низкий уровень элиминирующихся яиц озерной чайки наблюдается при максимальной частоте встречаемости;

– гибель яиц черношейной поганки имеет высокий показатель при наибольшей частоте встречаемости.

Для выявления характера связи между параметрами яиц вычислялся коэффициент корреляции (табл. 31 и 32).

Таблица 31

**Коэффициент корреляции параметров яиц озерной чайки из биологического центра колонии**

Признак	Масса яиц			Длина яиц		
	n=1	n=2	n=3	n=1	n=2	n=3
Длина яиц	+0,712	+0,092	+0,019	–	–	–
Диаметр яиц	+0,815	+0,729	+0,317	+0,402	– 0,243	– 0,355

Высокие значения коэффициента корреляции яиц озерной чайки из биологического центра описывают связь между массой и длиной, массой и диаметром первых яиц. Отрицательные значения получены для признаков «длина» и «диаметр» вторых и третьих яиц.

Таблица 32

**Коэффициент корреляции параметров яиц озерной чайки из периферии колонии**

Признак	Масса яиц			Длина яиц		
	n=1	n=2	n=3	n=1	n=2	n=3
Длина яиц	– 0,633	+ 0,177	– 0,284	–	–	–
Диаметр яиц	+ 0,989	+ 0,948	+ 0,961	– 0,785	– 0,030	– 0,460

Для периферии колонии характерна взаимосвязь признаков «масса» и «диаметр» первых, вторых и третьих

яиц. Признаки «масса» и «длина», «длина» и «диаметр» имеют наименьшие показатели коэффициента корреляции, что говорит о низкой степени их взаимосвязи.

Значения коэффициентов корреляции, полученные по параметрам яиц черношейной поганки для яиц из гнезд биологического центра, имеют высокие положительные значения.

На периферии колонии черношейной поганки высокие значения коэффициента корреляции отмечены лишь для признаков «масса и длина», «масса и диаметр». Однако по признакам «масса» и «длина» пятых яиц не подтверждена взаимосвязь, при показателе коэффициента корреляции, равному – 1. Низкие результаты выявлены и для признаков «длина» и «диаметр» яиц.

#### **6.4. Сравнительные аспекты уровня элиминации яиц в зависимости от порядкового номера и положения гнезда в структуре колонии**

В пределах колонии озерной чайки выделяют биологический центр и периферию, которые различаются по срокам строительства гнезд и характеру протекания раннего онтогенеза [126]. По литературным данным, в центре колонии успешность выведения птенцов, а также величина и масса яиц в кладках выше [212], что свидетельствует о возрастной гетерогенности колонии [101]. Наиболее жизнеспособные особи (как правило, имеющие опыт гнездования) первыми приступают к яйцекладке, образуя центр колонии. Позже молодые птицы гнездятся на периферии колонии и откладывают яйца меньшей массы и размеров, но с более

высокой изменчивостью оологических параметров [161; 129]. Выявление зависимости интенсивности гибели яиц от расположения гнезда в структуре колонии и порядкового номера яйца имеет важное значение при изучении периодизации онтогенеза, которая до сих пор остается слабо разработанной, а также для классификации форм элиминации в раннем онтогенезе.

Собранный нами материал по интенсивности элиминации в зависимости от порядкового номера яйца представлен в табл. 33 и 34.

Данные, приведенные в табл. 33, подтверждают наличие элиминации яиц в разных участках колонии и в зависимости от порядкового номера яйца. В меньшей степени элиминируют яйца первого временного ранга обоих участков колонии. В большей степени гибнут яйца второго временного ранга из биологического центра (20 %) и третьего порядкового номера с периферии колонии (50 %).

Таблица 33

**Элиминация яиц озерной чайки в зависимости от порядкового номера яйца (оз. Смолино, 2014 г.)**

<b>Участок колонии</b>	<b>Порядковый номер яйца</b>	<b>% гибели</b>
Биологический центр	1	7
	2	20
	3	17
Периферия	1	27
	2	33
	3	50

Анализ литературы показал, что значения массы и метрических показателей яиц озерной чайки, а также их изменчивость выше в центре колонии по сравнению с периферией [126].

Данные табл. 33 доказывают большую степень элиминации яиц на периферии колонии. Следовательно, выявлена следующая зависимость изменчивости оологических параметров в зависимости от положения гнезда в структуре колонии и вероятности элиминации: яйца с периферии колониального поселения в меньшей степени гетерогенны и в большей степени подвергаются элиминации.

В биологическом центре колонии в большей степени подвержены гибели первые и пятые яйца из кладок черношейной поганки, имеющие процент гибели 44 % и 40 % соответственно. Меньший процент элиминации характерен для вторых, третьих и четвертых яиц.

Таблица 34

**Элиминация яиц черношейной поганки в зависимости от порядкового номера яйца (оз. Курлады, 2013 г.)**

<b>Участок колонии</b>	<b>Порядковый номер яйца</b>	<b>% гибели</b>
Биологический центр	1	44
	2	25
	3	31
	4	31
	5	40
Периферия	1	15
	2	8
	3	18
	4	25
	5	50

В ходе работы выявлена высокая степень изменчивости признаков для яиц первого временного ранга. Соответственно, определенный уровень гетерогенности яиц оказывает существенное влияние на процент и вероятность гибели яиц.

На периферии колонии в большей степени гибнут яйца черношейной поганки пятого порядкового номера (50 %). В меньшей степени подвергаются элиминации яйца первого и второго временных рангов. Как показал анализ массы и метрических показателей яиц черношейной поганки из периферии колонии, пятые по счету яйца из кладки имеют большие размеры и вместе с тем низкий процент изменчивости признака. Первые по рангу яйца имеют наименьшие размеры и наивысший показатель изменчивости признака.

Данные математической обработки результатов по интенсивности элиминации в зависимости от расположения гнезда в структуре колонии представлены в табл. 35 и 36.

Таблица 35

**Интенсивность элиминации яиц озерной чайки  
и черношейной поганки в зависимости от положения  
гнезда в структуре колонии**

Вид	Центр колонии			Периферия		
	Общее кол-во яиц	Кол-во элиминированных яиц	%	Общее кол-во яиц	Кол-во элиминированных яиц	%
Озерная чайка	43	6	13	26	7	26
Черношейная поганка	66	19	28	48	7	15

Данные табл. 35 свидетельствуют о наличии элиминации яиц в разных участках колонии. Анализ полученных данных показывает, что яйца озерной чайки с периферии колонии в большей степени подвержены гибели, чем яйца из биологического центра. Обратная тенденция наблюдается у черношейной поганки: яйца из биологического центра имеют больший показатель элиминации в отличие от периферии.

Таблица 36

**Элиминация яиц озерной чайки из разных участков колонии (оз. Смолино, 2016 г.)**

Участок колонии	Общее кол-во яиц	Кол-во элиминируемых яиц	Процент элиминируемых яиц (%)
Биологический центр	275	36	13
Периферия	41	12	29

Данные 2016 г. подтверждают наличие гибели яиц в зависимости от расположения гнезда в структуре колонии. Так, в большей степени подвержены гибели яйца из периферии колонии, имеющие показатель элиминации 29 %.

Из литературных данных известно, что значения массы, длины и диаметра яиц, а также их изменчивость, у озерной чайки и черношейной поганки выше в центре колонии по сравнению с ее периферией. Наблюдается следующая зависимость гетерогенности ооморфологических параметров от положения гнезда в колонии: яйца из биологического центра в большей степени гетерогенны по ооморфологическим параметрам и в меньшей подвержены элиминации.

Анализ интенсивности элиминации яиц в раннем онтогенезе колониальных видов птиц позволяет сделать следующие выводы:

- элиминация яиц происходит в зависимости от положения гнезда в колонии;
- степень элиминации яиц озерной чайки ниже в центре колонии по сравнению с периферией;
- яйца из биологического центра в большей степени гетерогенны и в меньшей подвержены элиминации;
- яйца первого ранга больше подвержены элиминации, при наименьшей изменчивости;
- яйца черношейной поганки первого и второго ранга меньше всего подверглись элиминации, в отличие от яиц 3, 4 и 5 порядков.

## 7. БИОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ РАННЕГО ОНТОГЕНЕЗА КОЛОНИАЛЬНЫХ ВИДОВ ПТИЦ

### 7.1. Длительность и порядок вылупления птенцов озерной чайки

К числу актуальных проблем экологии размножения и раннего онтогенеза птиц кроме морфологии яиц и ритмичности яйцекладки, относится изучение последовательности вылупления птенцов и причин, приводящих к асинхронному характеру этого процесса [236].

Вылупление птенцов является одним из важнейших этапов онтогенеза. Длительность и темп паранатального развития описан на примере видов, относящихся к разным отрядам в пределах класса Птицы [242].

Визуальные наблюдения за состоянием скорлупы яиц озерной чайки перед вылуплением птенца позволили описать следующую последовательность событий: появление трещин на скорлупе, формирование проклева, вылупление птенца. Названные события в указанной последовательности проявляются при размножении птиц как в биологическом центре, так и на периферии колонии.

Появлению трещин на скорлупе яиц озерной чайки предшествуют периодические постукивания, совершаемые эмбрионом по скорлупе. Эти постукивания ощущаются, если наблюдатель держит яйцо в руке. Благодаря движениям, совершаемым птенцом до вылупления, на поверхности скорлупы образуются трещины. Сначала совокупность

трещин имеет вид скопления на небольшой площади. Затем от места локализации первых трещин расходятся длинные трещины, охватывающие некоторую часть поверхности скорлупы. Первые трещины появляются в области тупого конца. За все годы наблюдений отмечено 2 случая проклеывания птенца с острого конца. Оба случая отмечены в гнездах из биологического центра колонии и завершились появлением нормально развитого птенца. Однако Т. Биерли и М. Ольсен [15] в опытах на курах показали, что положение зародыша головой к острому концу значительно снижает успешность вылупления птенцов.

Ежедневными наблюдениями оценивалась длительность промежутка времени от появления трещин на скорлупе до появления проклева. Проклев в скорлупе, как и первые трещины, формируется в области тупого конца. Из сформированного проклева виден конец клюва еще не вылупившегося птенца. На конце надклювья располагается яйцевой зуб, имеющий форму небольшого бугорка и более светлую, по сравнению с клювом, окраску. Двигая клювом, невылупившийся птенец увеличивает размеры проклева.

Результаты математической обработки данных по длительности промежутка времени от появления трещин на скорлупе до формирования проклева представлены в табл. 37.

Длительность интервала от появления трещин на скорлупе до формирования проклева изменялась от двух до трех суток. Средние величины анализируемого интервала времени различались в зависимости от порядкового номера яйца и положения гнезда в структуре колонии.

Таблица 37

**Длительность интервала времени от появления трещин на скорлупе до формирования проклева у озерной чайки (оз. Курлады, 2002 г.)**

Участок колонии	Порядковый номер яйца	n	$\bar{x}$ , сут.	m	V(%)	min	max
Биологический центр	1	21	2,24	0,09	19,19	2	3
	2	16	2	-	-	-	-
	3	15	2,07	0,07	12,08	2	3
	4	1	4	-	-	-	-
Периферия	1	5	2,6	0,22	18,85	2	3
	2	4	2,25	0,22	19,11	2	3
	3	2	2	-	-	-	-

Для биологического центра статистически достоверными являются различия между первыми и вторыми яйцами ( $t=2,7$ ;  $p<0,01$ ). На периферии колонии средние величины длительности интервала от появления трещин на скорлупе до формирования проклева изменялись от двух суток до трех суток. Статистическая достоверность различий не доказана. При сравнении средних величин длительность изучаемой стадии для яиц из гнезд биологического центра и периферии не выявлено.

Описываемый интервал времени в раннем онтогенезе озерной чайки изучался при размножении этого вида птицы в районе очистных сооружений. Полученные данные приведены в табл. 38.

Таблица 38

**Длительность интервала времени от появления трещин на скорлупе до формирования проклева у озерной чайки (оз. Курлады, 2003 г.)**

Участок колонии	Порядковый номер яйца	n	$\bar{x}$ , сут.	m	V(%)	min	max
Биологический центр	1	42	2,43	0,08	20,16	2	3
	2	38	2,21	0,07	18,55	2	3
	3	29	2,21	0,08	18,55	2	3
Периферия	1	10	2,2	0,13	18,18	2	3
	2	8	2,13	0,12	15,49	2	3
	3	6	2,17	0,15	17,05	2	3

Длительность анализируемого параметра изменялась по абсолютным величинам как в биологическом центре, так и на периферии колонии от двух до трех суток, как и в предыдущие годы исследований.

Средние арифметические величины описываемого периода в размножении птиц различны в зависимости от порядкового номера яйца и положения гнезда в структуре колонии. Как в центре, так и на периферии колонии отмечается некоторое увеличение промежутка времени до формирования проклева у первых яиц по сравнению с последующими. В биологическом центре колонии статистически достоверны различия между первыми и вторыми яйцами ( $t=2,2$ ;  $p<0,05$ ), а также первыми и третьими ( $t=2,2$ ;  $p<0,05$ ). Для средних величин, полученных на яйцах с периферии колонии, статистически достоверные различия не выявлены. По средним величинам длительности интервала от появления трещин до формирования проклева статистическая достоверность между яйцами из центра и периферии не выявлена.

Аналогичные особенности выявлены на материале 2005, 2006 и 2007 гг. при размножении озерных чаек в районе очистных сооружений.

Интервал времени до формирования проклева определялся при размножении озерных чаек на оз. Смолино в 2001 г. Длительность названного промежутка времени, по выборке материала из биологического центра, изменялась от одних до четырех суток, причем и минимальное и максимальное значения отмечены для первых яиц из гнезд биологического центра. Средняя величина составляла 2,25 суток, для вторых – 2,56 суток и для третьих – 2,25 суток. Статистически достоверные различия между средними величинами не выявлены.

В пределах колониального поселения на оз. Смолино выделяется несколько субколоний. Интервал времени от появления трещин до формирования проклева определялся для яиц разных порядковых номеров из гнезд, размещенных в двух субколониях (№ 1 и № 2). Абсолютные значения этого показателя в субколонии № 1 изменялись от одних суток до четырех суток, а в субколонии № 2 были в пределах от двух суток до четырех суток.

Сравнение длительности интервала времени от появления трещин на скорлупе до формирования проклева при размножении озерных чаек в разных гнездовых биотопах показывает, что этот параметр чаще составляет двое-трое суток. Несмотря на низкую степень изменчивости признака могут сформироваться статистически достоверные различия между яйцами разных порядковых номеров.

Формирование проклева является началом следующего этапа, который заканчивается вылуплением птенца. Проклев, появившийся на скорлупе, постепенно изменяется. Сначала образуется участок на скорлупе яйца, где выбивается скорлупа, но остается подскорлуповая оболочка. На этой стадии, предшествующей вылуплению птенца, еще, скорее всего, не установлен контакт развивающегося птенца с окружающей средой. Движения, совершаемые клевом с яйцевым зубом, разрушают сначала подскорлуповую оболочку, а затем увеличиваются размеры отверстия.

Длительность промежутка времени от появления проклева до вылупления 0-суточного птенца определялась в 2002 г. при размножении озерных чаек в районе очистных сооружений, на оз. Курлады (табл. 39).

**Длительность интервала времени от появления проклева на скорлупе до вылупления птенца озерной чайки (оз. Курлады, 2002 г.)**

Участок колонии	Порядковый номер яйца	n	$\bar{x}$ , сут.	m	V(%)	min	max
Биологический центр	1	20	2	0	0	-	-
	2	17	2	0	0	-	-
	3	16	2,06	0,06	11,6	2	3
	4	2	2	0	0	-	-
Периферия	1	3	2	0	0	-	-
	2	4	2,5	0,25	20,0	2	3
	3	2	2,5	-	-	2	3

Интервал времени от появления проклева на скорлупе до вылупления птенца, по всей выборке 2002 г., изменялся от двух до трех суток. Средние величины для яиц из гнезд биологического центра находились в пределах от двух суток до 2,06 суток, а на периферии от двух суток до 2,5 суток. Не выявлены статистически достоверные различия по длительности описываемого интервала в зависимости от порядкового номера яйца и положения гнезда в пределах колонии.

Аналогичные особенности в изменчивости длительности описываемого параметра выявляются на материале 2003 г. (табл. 40).

При изучении длительности интервала от формирования проклева до вылупления птенца в условиях оз. Смолино (2001 г.) выявлено, что по абсолютным величинам этот

показатель изменялся от двух до трех суток. По средним величинам, длительность описываемого интервала варьировала от 2 суток до 2,38 суток. Средние величины уменьшаются от первых яиц к третьим, но статистическая достоверность различий не доказана.

Таблица 40

**Длительность интервала времени от появления проклева на скорлупе до вылупления птенца озерной чайки (оз. Курлады, 2003 г.)**

Участок колонии	Порядковый номер яйца	n	$\bar{x}$ , сут.	m	V(%)	min	max
Биологический центр	1	39	2,03	0,03	7,88	2	3
	2	38	2,11	0,05	14,7	2	3
	3	27	2,15	0,07	16,52	2	3
Периферия	1	10	2,0	0	0	–	–
	2	8	2,13	0,14	15,53	2	3
	3	6	2,17	0,15	17,17	2	3

В моновидовой колонии озерных чаек оз. Смолино, в 2007 г., длительность интервала от формирования проклева до вылупления птенца, определялась в двух субколониях. В первой субколонии описываемая характеристика составляла для первых яиц 2,38 суток, для вторых – 2,33 суток, а для третьих – 2 суток. Во второй субколонии, для яиц всех порядковых номеров, длительность интервала составляла двое суток. Статистически достоверными являлись различия между первыми яйцами из гнезд обеих субколоний.

Таким образом, длительность интервала времени от появления проклева до вылупления птенца у озерной чайки

в разные годы исследований и при размножении в разных гнездовых биотопах составляла в среднем около двух суток. При этом, как правило, не выявлялись статистически достоверные различия по этой характеристике в зависимости от порядкового номера яйца и положения гнезда в структуре колонии.

Вылупление птенцов у озерной чайки происходит, по многолетним наблюдениям, чаще с 10 ч 00 мин. до 12 ч 00 мин. Указанный интервал времени совпадает со временем откладки яиц озерными чайками. Перед выходом птенца из яйца от скорлупы отламывается ее часть из области тупого конца, которая имеет полусферическую форму. Совершая движения, птенец покидает оставшуюся часть скорлупы, выходя из нее шей и одним плечом. Позднее появляется голова и туловище. Часть скорлупы из области тупого конца, сброшенная птенцом, остается с неповрежденной воздушной камерой. Остатки скорлупы выбрасываются в воду и тонут. Появившийся птенец обсыхает в течение некоторого времени и первые сутки находится в гнезде, почти не перемещаясь.

В ходе наблюдений выяснены последовательность вылупления птенцов и длительность процесса их вылупления. При изучении этих характеристик в 2002 г. получены следующие результаты (табл. 41).

Для двухъяйцевых ритмичных кладок из биологического центра колонии выявлено три варианта вылупления птенцов: в один день вылупляются оба птенца, по одному птенцу в день и между появлением первого и второго птенца отмечен суточный интервал.

Таблица 41

**Порядок вылупления птенцов озерной чайки  
в гнездах биологического центра (оз. Курлады, 2002 г.)**

Ритмичность кладки	Вариант откладки яиц	Порядок вылупления птенцов	Количество гнезд
Ритмичные	111	1,2,3	1
	111	13,2	1
	111	12,3	1
	111	13,(2)	1
Аритмичные	1101	1,23	3
	10101	1,3(2)	1
	10011	1(23)	1
	1101	1,2,3	1
	10101	12,3	1
	11011	12,34	1
	1011	1,23	1
	10101	12,(3)	1

**Примечание к таблице 41:** Цифры 123 соответствуют порядковому номеру яйца, из которого вылупился птенец. Запятая между цифрами обозначает, что вылупление птенцов произошло через сутки. Цифра в скобках – гибель яйца. Запись 1,2,3 – ежесуточно вылупляется по одному птенцу; 12,3 – в первые сутки вылупились два птенца, во вторые сутки – один; 13,(2) – в первые сутки вылупились два птенца, во вторые сутки – погиб второй птенец.

В гнезде с аритмичной откладкой яиц (второе яйцо появилось в гнезде через трое суток от первого) оба птенца вылупились в один день. Для двухъяйцевых кладок из гнезд биологического центра установлено, что порядок вылупления птенцов соответствует порядку откладки яиц. Трехъяйцевые кладки представлены несколькими вариантами с точки зрения порядка вылупления птенцов.

Для ритмичных трехъяйцевых кладок из биологического центра выявлено два варианта порядка вылупления птенцов: по одному птенцу в сутки, два птенца в одни сутки и один в другие. Однако, в трехъяйцевых ритмичных кладках возможны изменения порядка появления птенцов. Из четырех гнезд, находившихся под наблюдением, в двух из третьего яйца птенец вылупился раньше, чем из второго. Из первого яйца всегда отмечается появление первого птенца.

Ритмичный характер откладки яиц в трехъяйцевых гнездах проявился в формировании 5 вариантов гнезд, при этом зарегистрировано 7 вариантов порядка вылупления птенцов. Сходный вариант ритмичности яйцекладки не приводит к одинаковым типам в порядке вылупления птенцов и наоборот. Так, при варианте откладки яиц – 1101 возможно вылупление птенцов в виде 1,23 или 1,2,3. В другом случае порядок вылупления птенцов в виде 1,23 может соответствовать двум вариантам откладки яиц: 1011 и 1101.

В ходе наблюдений за последовательностью вылупления птенцов озерной чайки на периферии колонии получены следующие данные. В гнездах с завершенной кладкой из двух яиц выявлен один вариант вылупления птенцов – 1,2, т.е. каждые сутки появляется по птенцу, и сначала вылупился птенец из первого яйца, а затем из второго. Кладки из трех яиц заканчивались вылуплением птенцов в разных вариантах.

При ритмичной откладке яиц в форме 111 вылупление птенцов происходило следующим образом: 1-2,(3) и 1,23 (второй и третий птенцы вылупились на вторые сутки, одновременно).

При аритмичной кладке из трех яиц проявился следующий вариант вылупления птенцов: 1–23, т.е. через двое суток после вылупления первого птенца одновременно вылупились птенцы из второго и третьего яиц. Анализ данных по порядку вылупления птенцов озерной чайки в гнездах биологического центра и периферии показывает, что преобладает порядок вылупления птенцов, который соответствует порядку откладки яиц. Изменение последовательности вылупления птенцов чаще происходит в трехъяйцевых кладках. Последовательность вылупления птенцов в гнездах биологического центра и периферии колонии описывается сходными закономерностями.

При изучении порядка вылупления птенцов в районе очистных сооружений оз. Курлады в 2003 г. получены результаты, представленные в табл. 42.

Таблица 42

**Ритмичность яйцекладки и порядок вылупления птенцов озерной чайки (оз. Курлады, 2003 г.)**

Ритмичность кладки		Вариант откладки яиц	Порядок вылупления птенцов	Количество гнезд
Биологический центр				
Двухъяйцевые	Ритмичные	11	1,2	4
		11	12	2
	Аритмичные	101	1,2	2
		101	1–2	1
	Ритмичные	111	12,3	1
		111	1,23	9

## Окончание таблицы 42

	Арит- мичные	1011	1,23	5
		1011	12,3	2
		1011	1-23	3
		1101	1,2,3	1
Периферия				
Двухъяйце- вые	Рит- мичные	-	-	-
	Арит- мичные	101	1,2	1
Трехъяйце- вые	Рит- мичные	111	1,23	1
		1011	1,23	1
	Арит- мичные	10101	1-2-3	1
		1101	1-23	2

Результаты наблюдений 2003 г. показывают, что порядок вылупления птенцов как в биологическом центре, так и на периферии колонии соответствует порядку откладки яиц.

В гнездах биологического центра с двумя яйцами при ритмичной откладке яиц выявлено два варианта вылупления птенцов: 1,2 и 12. Преобладает первый вариант, т.е. чаще в таких гнездах появляется один птенец в сутки. Для аритмичных двухъяйцевых кладок установлены следующие варианты: 1,2 и 1-2. Вариант 1-2 заключается в том, что второй птенец вылупляется через двое суток после первого. Для аритмичных двухъяйцевых гнезд с периферии колонии выявлен вариант вылупления птенцов – 1,2.

Для трехъяйцевых ритмичных кладок центра колонии отмечено одно гнездо с вылуплением птенцов 12,3 и девять гнезд с вылуплением птенцов 1,23. На периферии

такой вариант откладки яиц приводит к появлению птенцов в следующем порядке: 1,23.

Аритмичные трехъяйцевые кладки озерной чайки как в биологическом центре, так и на периферии колонии приводят к большему числу вариантов вылупления птенцов: к четырем в центре и к трем на периферии колонии. В биологическом центре колонии с максимальной частотой встречается вариант 1,23, а с минимальной 1,2,3. Как в центре, так и на периферии колонии возможно вылупление двух птенцов в один день. Однако чаще это отмечается для вторых и третьих птенцов, чем для первых и вторых. Для аритмичных трехъяйцевых кладок, как в биологическом центре, так и на периферии выявлены гнезда, в которых птенцы вылупляются не каждые сутки. Таких вариантов два: 1-23 и 1-2-3.

При изучении последовательности вылупления птенцов в гнездовом биотопе оз. Смолино (2001 г.) получены следующие результаты.

Как и на оз. Курлады, при вылуплении птенцов на оз. Смолино порядок их вылупления соответствует порядку откладки яиц. Обнаружен один случай, при котором в гнезде с откладкой яиц 1101, вылупление птенцов происходило в виде 13,2, при этом из всех яиц вылупились птенцы.

Для двухъяйцевых ритмичных кладок выявлен порядок вылупления птенцов – 1,2, а для аритмичных – 1-2; 12; 1,2. Вариант вылупления птенцов 12 выявлен при откладке яиц 101.

Трехъяйцевые ритмичные кладки завершились одним вариантом вылупления птенцов: так, вариант 111 привел

к вылуплению птенцов в виде 12,3. Для аритмичных трехъяйцевых кладок обнаружены такие варианты: для кладки 1011 – 1,2,3; 12,3; 12 – 3; для кладки 1101 – 1 – 23; 13,2; 1,23; 1–23. Среди вариантов откладки яиц в 2001 г. в колонии оз. Смолино выявлены редкие варианты: 10101, 11001. Первый из названных вариантов привел к вылуплению птенцов в виде – 12,3; а второй – 1,2,3. Это говорит в пользу того, что вариант откладки яиц абсолютно не определяет вариант вылупления птенцов.

Длительность вылупления птенцов у озерной чайки определялась при размножении птиц этого вида в «зоне покоя» (1988–1990 гг.), в районе очистных сооружений оз. Курлады (2000–2007 гг.) и оз. Смолино (2007 г.). Результаты математической обработки данных 2002 г. представлены в табл. 43.

Длительность вылупления птенцов у озерной чайки, по данным 2002 г., изменялась от 1 суток до 3 суток. За одни сутки отмечено вылупление птенцов в гнездах с двумя отложенными яйцами, при этом почти одновременно.

Двухъяйцевые кладки могут завершаться вылуплением птенцов за трое суток, если между появлением первого и второго птенцов устанавливается двухсуточный интервал.

Аналогичные ситуации, связанные с длительностью вылупления птенцов, проявились в гнездах с периферии колонии.

Результаты математической обработки данных по длительности вылупления птенцов озерной чайки в 2003 г. представлены в табл. 44.

Таблица 43

**Длительность вылупления птенцов озерной чайки  
(оз. Курлады, 2002 г.)**

Участок колонии	Величина завершенной кладки	n	$\bar{x}$ , сут.	m	V(%)	min	max
Биологический центр	двухъяйцевые	5	1,8	0,34	41,67	1	3
	трехъяйцевые	11	2,18	0,12	17,89	2	3
Периферия	двухъяйцевые	1	2	0	0	-	-
	трехъяйцевые	3	2,67	0,27	17,60	2	3

Таблица 44

**Длительность вылупления птенцов озерной чайки  
(оз. Курлады, 2003 г.)**

Участок колонии	Величина завершенной кладки	n	$\bar{x}$ , сут.	m	V(%)	min	max
Биологический центр	двухъяйцевые	11	1,91	0,15	26,92	1	2
	трехъяйцевые	27	2,29	0,09	19,94	2	3
Периферия	двухъяйцевые	1	2	-	-	-	-
	трехъяйцевые	9	2,22	0,14	18,73	2	3

Как и в предыдущий год исследований, в 2003 г. длительность вылупления птенцов изменялась от одних до трех суток, при этом в трехъяйцевых кладках процесс вылупления птенцов протекал дольше. Не выявляются статистически достоверные различия по длительности вылупления птенцов между гнездами из биологического центра и периферии колонии.

Длительность вылупления птенцов у озерной чайки определялась для гнезд из разных субколоний, входящих в состав биологического центра. Получены сведения об этой характеристике размножения в 1988–1990 гг. и в 2001–2007 гг.

В 2003 г. в пределах колониального поселения самыми многочисленными были субколонии № 3 и № 4. В этот год наблюдений длительность вылупления птенцов из двух яиц в группе № 3, по средней величине составляла 1,5 сут., при этом абсолютные величины изменялись от одних до двух суток, а в группе № 4 – 2,25 сут., при крайних значениях показателя от двух до трех суток. В гнездах из трех яиц птенцы вылуплялись за 2,42 сут. (субколония № 3) и 2,4 сут. (субколония № 4). Для обеих совокупностей организмов анализируемый показатель изменялся от двух до трех суток. При изучении размножения озерных чаек в гнездовом биотопе оз. Смолино (2001 г.) получены данные по длительности вылупления птенцов, которые приведены в табл. 45.

По всей выборке материала, полученного в 2001 г., длительность вылупления птенцов озерной чайки изменялась от двух до четырех суток. В течение четырех суток вылуплялись птенцы в гнезде с тремя яйцами. Такая длительность вылупления птенцов не отмечалась в гнездовых биотопах оз. Курлады.

Как и в других гнездовых биотопах, при размножении озерной чайки на оз. Смолино вылупление птенцов происходило длительное в трехъяйцевых кладках. По данным, полученным для обеих изученных субколоний в гнездах из двух яиц, птенцы вылуплялись в среднем за двое суток, а из трех за 2,4 суток.

Таблица 45

**Длительность вылупления птенцов озерной чайки  
(оз. Смолино, 2001 г.)**

Участок колонии	Величина завершенной кладки	n	$\bar{x}$ , сут.	m	V(%)	min	max
Субколония № 1	двухъяйцевые	2	2,5	-	-	2	3
	трехъяйцевые	12	2,25	0,17	26,22	2	3
Субколония № 2	двухъяйцевые	3	1,5	-	-	1	2
	трехъяйцевые	8	2,63	0,24	26,24	2	4
Субколонии № 1 и 2	двухъяйцевые	5	2	0,30	35,5	1	3
	трехъяйцевые	20	2,4	0,15	27,5	1	4

Различия статистически недостоверны. По средним величинам выявляются различия в длительности вылупления птенцов из гнезд разных субколоний. Так, в субколонии № 1

птены в гнездах из двух яиц вылупляются за 2,5 суток, а в субколонии № 2 за 1,5 суток. Для гнезд с тремя яйцами получены соответственно следующие величины: 2,25 суток и 2,63 суток, различия статистически недостоверны.

## **7.2. Длительность и порядок вылупления птенцов черношейной поганки**

Визуальные наблюдения за изменением состояния скорлупы яиц черношейной поганки не позволили точно выявлять стадию формирования трещин на скорлупе. Эта особенность, вероятно, связана со структурой скорлупы, которая отличается от скорлупы озерной чайки.

Как и у озерной чайки, у черношейной поганки на определенной стадии развития зародыша появляется проклев. До формирования проклева ощущаются удары по скорлупе, совершаемые зародышем, находящимся в яйце. Проклев имеет округлую форму и располагается в области тупого конца скорлупы. За все годы наблюдений не отмечено случаев формирования проклева в других областях скорлупы.

По данным 1988 г. при размножении птиц в зоне покоя на оз. Курлады вылупление птенцов черношейной поганки в гнездах биологического центра происходило с 11 ч 00 мин до 13 ч 30 мин. Отмечен один случай вылупления птенца в 18 ч 00 мин. В гнездах с периферии колонии, по данным 1988 г. птенцы вылуплялись с 11 ч 30 мин до 13 ч 00 мин. В 1988 г. не удалось выявить зависимость между порядковым номером яйца и временем вылупления птенца.

Аналогичные результаты были получены в 1989–1990 гг., а также при изучении размножения черношейной поганки в районе очистных сооружений.

Порядок вылупления птенцов черношейной поганки сопоставлялся с вариантом откладки яиц. Полученные результаты представлены в табл. 46 и 47.

Таблица 46

**Порядок вылупления птенцов черношейной поганки  
в биологическом центре колонии в зоне покоя  
(оз. Курлады, 1988 г.)**

Ритмичность яйцекладки	Вариант откладки яиц	Порядок вылупления птенцов	Количество гнезд
Ритмичные кладки	111	1,2,3	1
	1111	1,2,3,4	2
	1111	1,2,4-(3)	1
Аритмичные кладки	10111	1,2-3,4	1
	11011	1,2,3,4	1
	11101	1,2,3,4	1
	11101	1-2-3,4	1
	110011	1,2,3 - -(4)	1
	110111	(1),2,3,4,5	1
	1101011	1,2,3,4- -5	1
1110111	1,2-3,4(6),(5)	1	

По данным 1988 г. в биологическом центре колонии выявлены три варианта вылупления птенцов для гнезд с ритмичной откладкой яиц и восемь вариантов для аритмичных кладок. Порядок вылупления птенцов черношейной поганки в гнездах с периферии колонии показан в табл. 47.

Данные, приведенные в табл. 47, показывают, что в гнездах периферии колонии выявлено пять вариантов порядка вылупления птенцов при ритмичной откладке яиц и одиннадцать вариантов для гнезд с аритмичной яйцекладкой. Анализ полученных результатов позволяет выявить следующие особенности.

Таблица 47

**Порядок вылупления птенцов черношейной поганки  
на периферии колонии в зоне покоя  
(оз. Курлады, 1988 г.)**

Ритмичность яйцекладки	Вариант откладки яиц	Порядок вылупления птенцов	Количество гнезд
Ритмичные кладки	111	1,2,3	1
	1111	1,2,3,4	4
	1111	1,3-4,(2)	1
	1111	1-(2)4-3	1
	111111	1,3,4,2(6),(5)	1
Аритмичные кладки	10101	1-2-3	1
	1011	1,2,3	1
	1011	1,3,2	1
	10111	1,2,3,4	1
	10111	1,2-3,4	1
	11011	2,1,3,4	1
	11101	1-23-4	1
	11101	1,2- - 3,(4)	1
	1010011	1,2- -3,(4)	1
	111101	(1)2- (3) -4,(5)	1
111011	1,2,3-5(4)	1	

Порядок вылупления птенцов, как правило, соответствует порядку откладывания яиц: первый птенец в гнезде

вылупляется из первого отложенного яйца, второй из второго и т.д. В 1988 г. нарушение порядка вылупления птенцов носило единичный характер, как в гнездах биологического центра, так и на периферии колонии. Отмечен единственный случай (из 30 гнезд), когда птенец из второго яйца вылупился раньше птенца из первого яйца (аритмичная кладка из четырех яиц с периферии колонии). После вылупления птенца из второго яйца порядок вылупления птенцов был следующий: птенец из первого яйца, третьего и четвертого яиц.

Между вылуплением птенцов одного гнезда могут быть интервалы более суток, которые устанавливаются между птенцами разных порядковых номеров. Таких вариантов вылупления птенцов несколько: 1 – 2 – 3 (второй птенец вылупился через двое суток после вылупления первого, а третий – через двое суток после второго), 1,2 – 3,4 и 1,2,3,4 – 5.

Установление интервала между вылуплением птенцов более одних суток и нарушение порядка вылупления птенцов может сопровождаться элиминацией яиц разных порядковых номеров. Так, установлены варианты вылупления птенцов при элиминации некоторых яиц в одном и том же гнезде: 1 – (2)4 – 3 (в один день гибель второго яйца и вылупление птенца из четвертого яйца), (1)2 – (3) – 4,(5), 1,3 – 4,(2), 1,2,4 – (3). Указанные варианты выявлялись как в гнездах биологического центра, так и периферии колонии.

Между ритмичностью яйцекладки и установлением длительности интервала при вылуплении птенцов не выявлена однозначная зависимость. Как ритмичный, так и аритмичный варианты откладки яиц могут приводить

к вылуплению птенцов через сутки или с большим интервалом. Так, при варианте откладки яиц 1111 вылупление птенцов произошло в следующем виде – 1,2,3,4. Такой же вариант появления птенцов выявлен для гнезда с откладкой яиц 11011, а также для гнезда, кладка в котором формировалась в виде 11101.

В итоге ритмичная откладка яиц не завершается ежесуточным вылуплением птенцов, а аритмичная может привести к тому, что при завершении периода инкубации птенцы вылупляются ежесуточно.

Порядок вылупления птенцов в гнездах с периферии и из биологического центра может приводить к тому, что в течение одних суток в гнезде появляются птенцы из яиц разных порядковых номеров. Указанная особенность может быть проиллюстрирована следующими схемами: 1 – 2 – 34 (аритмичная кладка, биологический центр), 1 – 23 – 4 (аритмичная кладка, периферия). В первом случае вылупление птенцов из третьего и четвертого яиц, происшедшее в одни сутки, отмечено, несмотря на то, что яйца соответствующих номеров были отложены через двое суток друг от друга. Вторая из указанных ситуаций, при которой в один день вылупились птенцы из второго и третьего яиц, отмечена при появлении яиц с суточным интервалом.

Данные по порядку вылупления птенцов черношейной поганки в гнездах из разных участков колонии (периферии и биологического центра) не позволяют выявить достоверных различий по названной характеристике.

Особенности, выявленные при изучении порядка вылупления птенцов черношейных поганок в 1988 г. были отмечены также в 1989 и 1990 гг.

При изучении порядка вылупления птенцов черношейной поганки получены данные, приведенные в табл. 48 и 49. Наблюдения за вылуплением птенцов проводились в субколониях № 2 и № 3.

Таблица 48

**Порядок вылупления птенцов черношейной поганки  
в субколонии № 2 в районе очистных сооружений  
(оз. Курлады, 2007 г.)**

Ритмичность яйцекладки	Вариант откладки яиц	Порядок вылупления птенцов	Количество гнезд
Ритмичные кладки	111	1,32	1
	111	1,23	2
	1111	1,2,34	1
Аритмичные кладки	1101	1,2,3	2
	10011	1,23	1
	11011	2,1,34	1
	10111	1,3,24	1
	10111	1,23,(4)	1
	10111	1,2,34	1
	10111	1,3,24	1
	101111	1,23,45	1
	101111	2,13,(4),56	1
10011011	1,3,24,(5)	1	

При размножении черношейных поганок в районе очистных сооружений оз. Курлады в 2007 г. подтвердились особенности, выявленные в предыдущие годы исследования. Вместе с тем установлены некоторые отличия:

– при размножении черношейных поганок в районе очистных сооружений чаще, чем в зоне покоя, отмечается нарушение порядка вылупления птенцов из отложенных яиц;

– в районе очистных сооружений выше доля гнезд, в которых в течение одного дня происходит вылупление птенцов разных порядковых номеров, что приводит к сокращению срока вылупления птенцов.

Таблица 49

**Порядок вылупления птенцов черношейной поганки  
в субколонии № 3 в районе очистных сооружений  
(оз. Курлады, 2007 г.)**

Ритмичность яйцекладки	Вариант откладки яиц	Порядок вылупления птенцов	Количество гнезд
Аритмичные кладки	101	1-2	1
	1011	1-2,3	1
	1011	1,2,3	1
	10111	1,23,4	1
	10111	1,2-3,4	1
	10111	1-23,4	1
	10111	1,2,3,4	4
	11101	1,23,4	1
101111	1,23,4,5	1	

Длительность вылупления птенцов черношейной поганки изучалась при размножении птиц этого вида как в зоне покоя, так и в районе очистных сооружений оз. Курлады. В 1988 г. при изучении гнездовой жизни черношейной поганки в зоне покоя получены следующие результаты. Средняя продолжительность вылупления птенцов для ритмичных и аритмичных кладок в биологическом центре колонии равна 4,3 суток ( $n=12, \sigma=1,08$ ), а на периферии - 4,37 суток ( $n=19, \sigma=0,81$ ), различия статистически недостоверны.

Длительность вылупления птенцов в гнездах с аритмичной откладкой яиц несколько больше, но статистическая достоверность различий не доказана. Не выявляются достоверные различия в длительности вылупления птенцов из гнезд биологического центра и периферии колониального поселения. Средняя продолжительность вылупления птенцов в гнездах с ритмичной откладкой яиц для биологического центра - 3,75 суток ( $n=4, \sigma = 0,43$ ), а для периферии - 4,13 суток ( $n=8, \sigma = 0,59$ ). В гнездах с аритмичным вариантом откладки яиц птенцы вылупляются в среднем за 4,63 суток ( $n=8, \sigma = 1,1$ ) в биологическом центре и за 4,55 суток ( $n=11, \sigma = 0,89$ ) на периферии колониального поселения.

Наблюдения за вылуплением птенцов у озерной чайки и черношейной поганки, проведенные в биологическом центре и на периферии колонии, позволяют сделать вывод об асинхронности вылупления птенцов одного гнезда. Эта особенность гнездовой жизни изучаемых видов носит адаптивный характер, позволяя повысить вероятность выживания птенцов в изменяющихся условиях среды.

### **7.3. Размеры 0-суточных птенцов озерной чайки**

Вылупившиеся птенцы озерной чайки описывались по окраске оперения и размерам некоторых частей тела. В окраске оперения выделяются основной фон и пестрины. Окраска основного фона со спинной части тела - буроватая. Брюшная часть тела окрашена в темно-телесный цвет. Пестрины, расположенные на спинной части тела, имеют черную окраску. Визуальными наблюдениями не удалось

выявить различия в окраске птенцов разных порядковых номеров. Также не выявлены различия по окраске оперения между птенцами из гнезд биологического центра и периферии колонии.

Окраска спинной части тела птенцов озерной чайки является покровительственной. Птенец, имея буроватую окраску оперения, становится менее заметен на фоне гнездового материала, который представлен вегетативными органами растений, имеющих следующие варианты окраски: темно-дымчатый, бежевый, синевато-серый, ореховый и другие.

В целом абсолютного совпадения в окраске оперения птенцов и гнездового материала не отмечается. Однако степень морфологической защищенности птенца в первые сутки его жизни повышается наличием пестрин, имитирующих промежутки в гнездовом материале, а также низкой подвижностью птенца, занимающего лоток гнезда. На вторые сутки у птенцов начинают проявляться этологические механизмы защиты от потенциальной опасности: птенцы прячутся у основания гнезда и не проявляют двигательной активности. Таким образом, морфологические особенности птенцов находятся в комплексе с этологическими, что снижает вероятность их элиминации.

При описании птенцов использованы выборки материала из колоний, формировавшихся в разных частях оз. Курлады и в гнездовом биотопе оз. Смолино.

В 1988 г., при изучении колонии из зоны покоя в пределах оз. Курлады получены параметры птенцов, представленные в табл. 50.

Анализ средних величин, полученных при описании размеров тела 0-суточных птенцов, доказывает их фенотипическую гетерогенность по размаху крыльев, длине клюва, цевки и среднего пальца. Сравнение средних величин, каждого из параметров для птенцов разных порядковых номеров из гнезд одного участка колонии доказало отсутствие статистически достоверных различий.

Доказана статистически достоверная разница между средними значениями размаха крыльев у первых птенцов из биологического центра и периферии колонии при  $t=2,1$ ;  $p<0,05$ .

Таблица 50

**Размеры 0-суточных птенцов озерной чайки  
(оз. Курлады, 1988 г.)**

Уча- сток коло- нии	При- знак птенца	Поряд- ковый номер	n	$\bar{x}$	m	V(%)	min	max
Биоло- гиче- ский центр	Размах крыль- ев, см	1	14	10,93	0,14	4,61	10,1	12,0
		2	13	10,85	0,14	4,59	10,2	11,7
		3	8	10,86	0,26	6,72	9,5	11,7
	Длина клюва, мм	1	14	19,8	0,21	3,91	18	21
		2	13	20,0	0,24	4,39	19	22
		3	8	19,8	0,23	3,35	19	21
	Длина цевки, мм	1	14	18,2	0,22	4,59	17	20
		2	13	18,9	0,39	7,46	16	22
		3	8	19,0	0,25	3,72	19	20
	Длина среднего пальца, мм	1	14	20,7	0,34	6,17	19	24
		2	13	21,4	0,47	7,89	19	24
		3	8	21,4	0,58	7,74	19	25

Периферия	Размах крыльев, см	1	12	11,42	0,15	4,65	10,6	12,0
		2	9	11,1	0,15	3,96	10,4	11,8
		3	8	10,63	0,08	2,19	10,4	10,7
	Длина клюва, мм	1	12	20,2	0,23	3,97	19	22
		2	9	20,4	0,36	5,21	19	22
		3	8	19,8	0,39	5,73	18	21
	Длина цевки, мм	1	12	18,4	0,36	6,82	16	21
		2	9	17,9	0,36	6,15	16	19
		3	8	17,9	0,31	4,89	17	19
	Длина среднего пальца, мм	1	12	21,9	0,48	7,56	19	25
		2	9	21,8	0,38	5,20	20	24
		3	8	20,8	0,57	7,79	19	24

Статистически достоверны также различия для первых птенцов гнезд биологического центра и периферии колонии по длине среднего пальца ( $t=2,4$ ;  $p<0,05$ ).

Таким образом, по данным 1988 г., основные метрические характеристики 0-суточных птенцов озерной чайки разных порядковых номеров из гнезд биологического центра и периферии колонии не различаются на статистически достоверном уровне, за исключением доказанной достоверности различий по размаху крыльев и длине среднего пальца между первыми птенцами из гнезд центра и периферии колонии.

Анализ данных 1989 г. по размерам 0-суточных птенцов озерной чайки также доказал отсутствие статистически достоверных различий между птенцами разного статуса по размаху крыльев, длине клюва, цевки и среднего пальца. Так, средняя величина размаха крыльев у первых птенцов

из центра колонии – 11,45 см (n=22), а с периферии – 11,33 см (n=11). При обработке данных не доказаны также статистически достоверные различия между средними значениями параметров птенцов разных порядковых номеров.

По данным 1988 г. не выявляется статистически достоверная разница в массе яиц из гнезд биологического центра и периферии колонии. В этот год исследований при отсутствии статистически достоверных различий в массе яиц не выявлены достоверные различия в метрических характеристиках 0-суточных птенцов.

В 1989 г. доказана статистически достоверная разница между средними значениями массы яиц из гнезд биологического центра и периферии колонии, но различия в метрических параметрах птенцов недостоверны.

Измерения 0-суточных птенцов озерной чайки проводились в моновидовой колонии на оз. Смолино в 2001 г. Получены следующие результаты. Средняя длина клюва 0-суточных птенцов озерной чайки – 20,3 мм (n=6), размах крыльев – 10,3 см (n=6), а длина среднего пальца – 20,5 мм (n=6). Таким образом, для 0-суточных птенцов из моновидовой колонии оз. Смолино установлены размеры тела, близкие по средним величинам к размерам тела 0-суточных птенцов из колоний оз. Курлады.

Анализ метрических характеристик 0-суточных птенцов озерной чайки позволяет сделать следующие выводы:

- 0-суточные птенцы озерной чайки гетерогенны по размаху крыльев, длине клюва, цевки и среднего пальца;
- гетерогенность 0-суточных птенцов выявлена не только в зависимости от порядкового номера птенца, но и в зависимости от положения гнезда в структуре колониального поселения;

– гетерогенность 0-суточных птенцов озерной чайки по метрическим характеристикам выявлена на фоне гетерогенности яиц по массе, длине и диаметру;

– статистически достоверные различия в массе и размерах яиц, из которых вылупляются птенцы, не всегда приводят к проявлению статистически достоверных различий в размерах птенцов.

#### **7.4. Размеры 0-суточных птенцов черношейной поганки**

Вылупившиеся птенцы черношейной поганки сразу проявляют двигательную активность. Обсохнув, они способны плавать по поверхности воды, отталкиваясь при помощи передних и задних конечностей. Активное перемещение по поверхности гнезда осуществляется также благодаря движениям конечностей. В пределах гнезда птенцов удается обнаружить только в день вылупления. Позднее птенцы, прикрепляясь к спине одного из родителей, уползают за пределы колонии. При измерении 0-суточных птенцов, вылупившихся в колонии, расположенной в зоне покоя, получены следующие результаты (табл. 51 и 52).

Основные метрические характеристики 0-суточных птенцов черношейной поганки изучены для птенцов разных порядковых номеров из гнезд биологического центра и периферии колонии.

При измерении 0-суточных птенцов черношейной поганки по размаху крыльев выявлены следующие особенности. По абсолютным величинам названный параметр у птенцов третьего порядкового номера изменялся от 6,8 см

до 7,8 см. Различия между средними величинами размаха крыльев птенцов разных порядковых номеров статистически недостоверны.

Таблица 51

**Размеры 0-суточных птенцов черношейной поганки в биологическом центре колонии (оз. Курлады, 1988 г.)**

Характеристика птенца	Порядковый номер	n	$\bar{x}$	m	V (%)	min	max
Размах крыльев, см	1	12	7,34	0,49	2,26	7,0	7,6
	2	8	7,4	0,07	2,70	7,0	7,7
	3	4	7,43	0,19	5,07	6,8	7,8
	4	9	7,5	0,07	2,88	7,1	7,8
Длина клюва, мм	1	12	10,0	0,12	4,08	9,0	11,0
	2	8	10,25	0,15	4,23	10,0	11,0
	3	4	10,5	0,25	4,76	10,0	11,0
	4	9	10,3	0,16	4,56	10,0	11,0
Длина цевки, мм	1	12	13,17	0,26	6,82	12,0	14,0
	2	8	13,63	0,47	9,67	12,0	16,0
	3	4	14,0	1,18	16,75	12,0	18,0
	4	9	13,33	0,47	10,61	12,0	16,0
Длина среднего пальца, мм	1	12	16,33	0,39	8,42	14,0	19,0
	2	8	16,38	0,39	6,79	15,0	18,0
	3	4	18,5	0,56	6,04	17,0	20,0
	4	9	17,67	0,61	10,33	14,0	20,0

**Размеры 0-суточных птенцов черношейной поганки  
на периферии колонии (оз. Курлады, 1988 г.)**

Характеристика птенца	Порядковый номер	n	$\bar{x}$	m	V(%)	min	max
Размах крыльев, см	1	16	7,44	0,06	3,26	7,1	7,8
	2	9	7,56	0,04	1,78	7,3	7,8
	3	14	7,39	0,06	3,23	7,0	7,8
	4	12	7,57	0,06	2,87	7,2	7,9
	5	2	7,15	0,08	2,09	7,0	7,3
Длина клюва, мм	1	16	10,25	0,11	4,23	10,0	11,0
	2	9	10,67	0,31	8,84	10,0	13,0
	3	14	10,27	0,18	4,31	10,0	11,0
	4	12	10,31	0,17	5,88	9,0	11,0
	5	2	10,0	–	–	10,0	10,0
Длина цевки, мм	1	16	14,75	0,45	12,10	12,0	17,0
	2	9	15,11	0,51	10,08	13,0	18,0
	3	14	14,47	0,41	10,67	11,0	17,0
	4	12	14,77	0,61	14,34	10,0	18,0
	5	2	14,0	–	–	12,0	16,0
Длина среднего пальца, мм	1	16	17,94	0,24	5,39	17,0	19,0
	2	9	17,89	0,36	6,15	16,0	19,0
	3	14	18,07	0,19	3,89	17,0	19,0
	4	12	18,08	0,35	6,67	16,0	20,0
	5	2	18,50	–	–	18,0	19,0

Не доказана статистическая достоверность различий между средними величинами длины клюва у птенцов разных порядковых номеров. Средние величины длины цевки у птенцов разных порядковых номеров изменяются от 13,17 мм (первые птенцы) до 14,00 мм (третьи птенцы), различия

статистически недостоверны. Средняя величина длины пальца птенцов третьего порядкового номера – 18,5 мм, при статистически достоверных различиях по этой характеристике с первыми птенцами при  $t=3,19$ ;  $p<0,01$  и вторыми птенцами при  $t=3,12$ ;  $p<0,01$ .

Увеличение размеров длины среднего пальца у третьих птенцов сопровождается некоторым увеличением длины цевки. В целом данные, полученные в ходе математической обработки метрических характеристик птенцов разных порядковых номеров, доказывают наличие их фенотипической гетерогенности.

Птенцы черношейной поганки из гнезд периферии колонии, измеренные в 0-суточном возрасте, гетерогенны по размаху крыльев, длине клюва, цевки и среднего пальца. Как и для птенцов из гнезд биологического центра, не выявлена зависимость между порядковым номером птенца и его размерами. При сравнении средних значений метрических характеристик птенцов из гнезд биологического центра и периферии колонии не выявлены статистически достоверные различия по размаху крыльев и длине клюва.

Статистически достоверный уровень различий доказан между средними величинами длины цевки первых птенцов ( $t=3,0$ ;  $p<0,01$ ) и вторых птенцов ( $t=2,6$ ;  $p<0,05$ ) из гнезд биологического центра и периферии колонии. Выявлено также статистически достоверное увеличение длины среднего пальца у первых и вторых птенцов из гнезд периферии колонии. Различия между средними значениями длины среднего пальца статистически достоверны: для первых птенцов при  $t=3,56$ ;  $p<0,01$ , а для вторых при  $t=2,9$ ;  $p<0,05$ .

При изучении размеров 0-суточных птенцов черношейной поганки в 1989 г. также получены данные по птенцам разных порядковых номеров из гнезд биологического центра и периферии колонии. Как и в 1988 г., не выявлена связь между порядковым номером птенца в гнезде и значением метрических характеристик. Так, среднее значение размаха крыльев у первых птенцов из центра колонии – 7,57 (n=15), у вторых – 7,64 см (n=19), а длина клюва соответственно 9,93 мм (n=15) и 10,0 мм (n=19).

Не доказана статистически достоверная разница между средними значениями параметров птенцов разных порядковых номеров в гнездах как биологического центра, так и периферии колонии.

Статистически недостоверны различия между размерами птенцов одинаковых порядковых номеров, но из гнезд центра и периферии колонии. Размеры 0-суточных птенцов черношейной поганки измерялись в 2007 г. при размножении птиц в районе очистных сооружений.

Результаты математической обработки проведенных измерений приведены в табл. 53.

В целом, судя по выборке материала, размах крыльев у 0-суточных птенцов черношейной поганки изменялся от 7,0 см до 8,6 см, длина клюва от 9,0 мм до 12,0 мм, длина цевки от 9,00 мм до 20,0 мм, а длина среднего пальца на нижней конечности от 14,0 мм до 19,0 мм.

На материале 2007 г., как и на материале предыдущих лет исследования, не установлена связь между средней величиной метрического признака и порядковым номером птенца. Между средними величинами характеристик 0-суточных

птенцов разных порядковых номеров не выявлена статистически достоверная разница. Исключение составляет средняя длина цевки птенцов пятого порядкового номера.

Доказана статистическая достоверность различий между средней длиной цевки пятых и первых птенцов ( $t=3,14$ ;  $p<0,01$ ), пятых и вторых птенцов ( $t=2,67$ ;  $p<0,05$ ), пятых и третьих ( $t=2,3$ ;  $p<0,05$ ), а также пятых и четвертых ( $t=2,25$ ;  $p<0,05$ ). Меньшая длина цевки птенцов пятого порядкового номера сопровождается меньшей длиной среднего пальца. Средняя длина пальца первых птенцов – 17,07 мм, а пятых – 15,33 мм. Статистическая достоверность различий в средней длине пальца между первыми и пятыми птенцами проявилась при  $t=5,12$ ;  $p<0,001$ , пятыми и вторыми при  $t=3,81$ ;  $p<0,001$ , пятыми и третьими при  $t=3,85$ ;  $p<0,001$ , а пятыми и четвертыми при  $t=2,44$ ;  $p<0,05$ .

Изучение массы и размеров 0-суточных птенцов озерной чайки и черношейной поганки, проведенное с учетом их порядковых номеров и положения гнезда в структуре колониального поселения, позволило установить фенотипическую гетерогенность птенцов.

По данным А.С. Родимцева [180], фенотипическая разнородность птенцов в раннем онтогенезе является одной из причин элиминации. Названная особенность, выявляющаяся к окончанию вылупления птенцов, определяется размерами птиц, величиной кладки, типом насиживания в период яйцекладки, поведением взрослых птиц и погодными условиями сезона гнездования.

**Размеры 0-суточных птенцов черношейной поганки  
в районе очистных сооружений (оз. Курлады, 2007 г.)**

Характеристика птенца	Порядковый номер	n	$\bar{x}$	m	V (%)	min	max
Размах крыльев, см	1	27	7,56	0,06	3,93	7,2	8,5
	2	25	7,62	0,06	4,25	7,0	8,6
	3	22	7,59	0,06	3,43	7,1	8,2
	4	13	7,62	0,08	3,96	7,2	8,4
	5	3	7,97	0,21	4,84	7,6	8,5
	6	1	8,0	–	–	–	–
Длина клюва, мм	1	27	10,15	0,10	5,16	9,0	11,0
	2	25	10,20	0,13	6,20	9,0	12,0
	3	22	10,27	0,12	5,24	9,0	11,0
	4	13	10,62	0,14	4,58	10,0	11,0
	5	3	10,67	0,27	4,42	10,0	11,0
	6	1	10,00	–	–	–	–
Длина цевки, мм	1	27	14,37	0,46	16,74	11,0	19,0
	2	25	14,04	0,52	18,41	10,0	18,0
	3	22	13,82	0,61	20,66	9,0	19,0
	4	13	14,23	0,88	22,42	11,0	20,0
	5	3	11,67	0,72	10,69	10,0	13,0
	6	1	15,00	–	–	–	–
Длина среднего пальца, мм	1	27	17,07	0,2	6,16	15,0	19,0
	2	25	16,72	0,24	7,28	15,0	19,0
	3	22	16,68	0,23	6,36	15,0	19,0
	4	13	16,77	0,48	10,24	14,0	19,0
	5	3	15,33	0,27	3,08	15,0	16,0
	6	1	17,00	–	–	–	–

Анализ данных по биологическим аспектам раннего онтогенеза черношейной поганки и озерной чайки позволяет сделать следующие выводы:

– ранний онтогенез колониальных видов птиц, протекающий в гнездах биологического центра и периферии колонии, различается по интенсивности уменьшения массы яиц, длительности инкубации, ритмичности откладки яиц;

– 0-суточные птенцы озерной чайки и черношейной поганки гетерогенны по массе и метрическим характеристикам;

– различия между 0-суточными птенцами обоих видов птиц выявляются как в пределах одного гнезда, так и между птенцами из гнезд биологического центра и периферии колонии.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Пространственно-временная структура колониальных поселений птиц формируется на определенной стадии годового жизненного цикла птиц. Прилет птиц в район гнездования сменяется выбором места для формирования колонии. На выбор места для размножения птиц влияет комплекс факторов среды обитания, в состав которых входят как биотические, так и абиотические факторы. С течением времени формируется колониальное поселение птиц. Процесс формирования колонии протекает по стадиям, которые проявляются как в моновидовых, так и в поливидовых колониях. Начальная стадия возникновения колониального поселения птиц соответствует стадии одиночных гнезд. Первые из гнезд, сформировавшихся на территории колонии, являются основой для построения микроколоний как начального структурного образования, лежащего в основе биологического центра и периферии колонии.

Гнездовая жизнь птиц, протекающая как в биологическом центре, так и на периферии колонии, имеет следующие стадии: строительство гнезд, откладка яиц, насиживание яиц и вылупление птенцов. Адаптивный характер гнездостроения проявляется, по данным полевых исследований, в следующих особенностях: размещение гнезда на территории формирующейся колонии, изменение размеров гнезда в зависимости от стадии яйцекладки, статистически достоверные различия в размерах гнезд в зависимости от положения в структуре колониального поселения.

Морфологические параметры откладываемых яиц различаются в зависимости от порядкового номера яйца и положения гнезда в пределах колониального поселения птиц. Различия в размерах гнезд и яиц выявляются на фоне определенной интенсивности элиминации на разных стадиях гнездовой жизни птиц. Проведенные исследования позволили выявить некоторую связь между размерами гнезда и вероятностью элиминации кладки. Особое значение интенсивности элиминации проявляется в гибели или сохранении яиц с определенной массой и размерами. Многолетними наблюдениями установлено, что максимально высокая интенсивность элиминации проявляется по отношению к яйцам с максимальными и минимальными величинами оологических параметров. Проявление элиминации, приводящей к гибели определенной части яиц, доказывает реальность проявления естественного отбора как одного из факторов эволюционного процесса. Изучение интенсивности элиминации и форм ее проявления в раннем онтогенезе колониально гнездящихся видов птиц позволяет описать механизмы, являющиеся основой формирования пространственно-временной структуры колониального поселения птиц.

Интенсивность элиминации в раннем онтогенезе птиц при формировании колониального поселения влияет на адаптивное преобразование ряда параметров, соответствующих биологическим аспектам размножения и развития птиц. Названный процесс имеет непосредственное отношение к эволюции индивидуального развития организмов, которое может определять темпы адаптивного преобразования совокупностей организмов.

## БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Авилова, К.В. Эколого-морфологические особенности глаза пяти видов чайковых птиц [Текст] / К.В. Авилова // Вестник МГУ. – 1973. – № 2. – Сер. Биология, почвоведение. – С. 10–16.
2. Аكوпова, Г.В. К вопросу о последовательности вылупления птенцов у деревенской ласточки (*Hirundo rustica*) [Текст] / Г.В. Аكوпова // Русский орнитологический журн. – 1998. – Экспресс-выпуск № 40. – С. 24–26.
3. Ангальт, В.З. К вопросу о размножении сизого голубя в Камском Предуралье [Текст] / В.З. Ангальт // Гнездовая жизнь птиц. – Пермь. – 1978. – С. 21–27.
4. Андреев, В.А. Влияние деятельности человека на гнездование чомги (*Podiceps cristatus*) в Казани [Текст] / В.А. Андреев // Русский орнитологический журн. – 2014. – Том 23, Экспресс-выпуск № 977. – С. 763–765.
5. Анорова, Н.С. Влияние возраста родителей на формирование яйца птиц [Текст] / Н.С. Анорова // Вторая Всесоюзн. орнитолог. конф.: тезисы докладов. – М.: Изд-во МГУ, 1959. – С. 56–58.
6. Бакаев, С.Б. Изменение массы яиц у некоторых видов птиц в период насиживания [Текст] / С.Б. Бакаев // Экология и охрана птиц: тезисы доклада VIII Всесоюзн. орнитолог. конф. – Кишинев, 1981. – С. 9.
7. Балацкий, В.В. К оологии белохвостой пигалицы (*Vanellochettusia leucura*) [Текст] / В.В. Балацкий // Русский орнитологический журн. – 2011. – Том 20, экспресс-выпуск № 683. – С. 1700–1705.

8. Барановская, Т.И. Изменение продуктивности и племенных качеств кур с возрастом [Текст]: дис. ... канд. биол. наук / Т.И. Барановская. – М., 1954. – 171 с.
9. Барбазюк, Е.В. Население, экология и поведение чайковых птиц степного Зауралья (на примере востока Оренбургской области [Текст]: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Е.В. Барбазюк. – Екатеринбург, 2007. – 25 с.
10. Барбазюк, Е.В. Околоводные птицы оз. Айке на востоке Оренбургской области в 2004 году [Текст] / Е.В. Барбазюк // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. – 2008. – С. 24–29.
11. Бекмансуров, Р.Х. Асинхронность сроков размножения орлана-белохвоста в национальном парке «Нижняя Кама» и факторы, влияющие на это [Текст] / Р.Х. Бекмансуров // Пернатые хищники и их охрана. – 2011. – С. 185–187.
12. Беликов, В.И. Изучение энергетики раннего онтогенеза некоторых видов птиц [Текст]: автореф. дис. ... канд. биол. наук / В.И. Беликов. – Казань, 1974. – 24 с.
13. Белопольский, Л.О. Роль межвидовых взаимоотношений в развитии колониальности у птиц [Текст] / Л.О. Белопольский // Зоологический журн. – Том 34, выпуск 3. – М.: АН СССР, 1955. – С. 484–700.
14. Бельский, Е.А. Размножение и ранний онтогенез воробьиных птиц при техногенном загрязнении среды обитания [Текст]: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Екатеринбург, 1996. – 18 с.
15. Биерли, Т. Неправильное положение зародыша в курином яйце [Текст] / Т. Биерли, М. Ольсен // Птицеводство. – М. – 1933. – С. 23–30.

16. Благосклонов, К.Н. Некоторые закономерности роста птенцов насекомоядных птиц [Текст] / К.Н. Благосклонов // Экология и миграция птиц Прибалтики. – Рига: АН Латв. ССР, 1961. – 235 с.
17. Близняк, Е.В. Водные исследования [Текст] / Е.В. Близняк // М.: Изд-во Министерства речного флота СССР, 1992. – 652 с.
18. Блинов, В.Н. Структура колоний, успех размножения и поведение большой поганки на оз. Мензелинское [Текст] / В.Н. Блинов, А.И. Кошелев, А.В. Яновский. – Новосибирск: «Наука», 1981. – С. 30–48.
19. Болотников, А.М. Морфология яиц, конструкция гнезда и некоторые процессы инкубации [Текст] / А.М. Болотников, Ю.Н. Каменский, В.К. Королев // Сб. статей по птицеводству и орнитологии – Т. 69. – Пермь: Изд-во ПГПУ, 1969. – С. 84–101.
20. Болотников, А.М. О разнокачественности яиц одной кладки и выживаемости птенцов грача [Текст] / А.М. Болотников, Л.Ф. Скрылева, В.А. Тарасова, В.З. Ангальт // Экология. – 1978. – № 2. – М.: Наука. – С. 86–88.
21. Болотников, А.М. Ориентация и перемещение яиц в гнездах как факторы эмбрионального развития птиц [Текст] / А.М. Болотников, Ю.Н. Каменский, Л.А. Афанасьева, Л.И. Яковенко // Экология. – 1970. – № 5. – М.: Наука, 1970. – С. 85–87.
22. Болотников, А.М. Экология раннего онтогенеза птиц [Текст] / А.М. Болотников, А.И. Шураков, Ю.Н. Каменский, Л.Н. Добринский. – Свердловск: УНУ АН СССР, 1985. – 212 с.

23. Болотников А.М. Процесс и темпы вылупления птенцов у водоплавающих птиц [Текст] / А.М. Болотников, М.И. Еремченко, Б.С. Налобин, Е.Ю. Лужкова // Гнездовая жизнь птиц. – Пермь, 1986. – С. 3–12.
24. Болотников, А.М. Разнокачественность яиц кладки диких птиц по содержанию в них каротиноидов и витамина А [Текст] // А.М. Болотников, Л.Ф. Скрылева, О.В. Жердева // Гнездовая жизнь птиц. – Пермь, 1977. – С. 3–9.
25. Болотников, А.М. Морфологическая и биологическая гетерогенность яиц одной кладки [Текст] / А.М. Болотников, Л.Ф. Скрылева, В.А. Тарасов // Материалы 8-й Всесоюзной орнитолог. конф. – 1977. – С. 203–204.
26. Болотников, А.М. Фенотипическая гетерогенность яиц в одной кладке [Текст] / А.М. Болотников, Л.Ф. Скрылева // Современные проблемы оологии: материалы 1 Международного совещания. – Липецк, 1993. – С. 46–49.
27. Болотников, А.М. О влиянии разнокачественности яиц береговой ласточки на выживаемость и рост птенцов [Текст] / А.М. Болотников, Л.П. Маркс // Гнездовая жизнь птиц. – Пермь, 1980. – С. 3–6.
28. Болотников, А.М. Микропопуляции колониально гнездящихся птиц: грач, береговая ласточка, сизая чайка [Текст] / А.М. Болотников, Е.Ю. Мамаева, А.В. Петров // Материалы 10 Всесоюзн. орнитолог. конф. 17–20 сент. 1991 г. – Ч. 2. – Минск, 1991. – С. 68–69.
29. Болотников, А.М. О возможных причинах, обуславливающих варьирование длины и ширины птичьих яиц и метода оценки их объема / А.М. Болотников, А.А. Тарасов // Гнездовая жизнь птиц. – Пермь, 1977. – С. 9–12.

30. Бондарцев, А.С. Шкала цветов [Текст] / А.С. Бондарцев. – М.; Л.: АН СССР, 1954. – С. 27.
31. Борисов, В.В. Сравнительные размеры и формы яиц центра и периферии колонии сизой чайки [Текст] / В.В. Борисов, А.М. Болотников // Гнездовая жизнь птиц. – Пермь, 1992. – С. 11–16.
32. Бородулина, Т.Л. Экологические особенности чайковых в связи с колониальным гнездованием [Текст] / Т.Л. Бородулина // Вторая Всесоюзная орнитолог. конф.: тезисы докладов. – М.: Изд-во МГУ, 1959. – С. 35–36.
33. Бородулина, Т.Л. Особенности строения летательного аппарата поганок в связи с их водным образом жизни [Текст] / Т.Л. Бородулина // Орнитология. – 1977. – Вып. 13. – С. 160–172.
34. Бору́к, О.В. Влияние предынкубационной обработки яиц ионизирующим излучением на эмбриональный и постэмбриональный онтогенез цыплят-бройлеров [Текст]: дис. ... канд. с/х наук / О.В. Бору́к. – Сергиев Посад, 2002. – 139 с.
35. Булахов, В.Л. К характеристике колониальных поселений чаек на Днепродзержинском и Запорожском водохранилищах / В.Л. Булахов, О.М. Мясоедова [Текст] // Колониальные гнездовья околородных птиц и их охрана. – М.: Наука, 1975. – С. 60–61.
36. Быкова, Л.П. Величина кладки, структура поселения и элиминация в период насиживания у сизой чайки в орнитологическом заказнике «Остров Туренец» [Текст] / Л.П. Быкова // Гнездовая жизнь птиц. – Пермь, 1986. – С. 45–49.

37. Быкова, Л.П. Элиминация эмбрионов и величина кладки у грача в Камском Предуралье [Текст] / Л.П. Быкова // Гнездовая жизнь птиц. – Пермь, 1989. – С. 103–110.
38. Быховец, А.У. Вес яйца и жизнеспособность птицы [Текст] / А.У. Быховец, В.В. Булах // Птицеводство. – 1967. – № 8. – С. 26–27.
39. Бэр, К.М. История развития животных [Текст] / К.М. Бэр. – М.: АН СССР, 1950. – 466 с.
40. Владимирова, Ю.Н. Потеря в весе яиц кур перед инкубацией [Текст]: автореф. дис. ... канд. с/х наук / Ю.Н. Владимирова. – Загорск, 1954. – 21 с.
41. Венгеров, П.Д. Экологические закономерности изменчивости и корреляции морфологических структур птиц [Текст]: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – Воронеж, 1999. – 26 с.
42. Ветров, В.В. О гнездовании серебристой чайки (*Larus argentatus*) в Луганской области [Текст] / В.В. Ветров, А.В. Кондратенко // Русский орнитологический журнал. – 2015. – Том 24, экспресс-выпуск 1137. – С. 1521–1522.
43. Вискне, Я.А. Связь с гнездовой территорией, расселение молодых птиц и формирование новых колоний у озерной чайки [Текст] / Я.А. Вискне // Миграции животных. – Вып. 5. – Л.: Наука, 1968. – С. 116–133.
44. Вискне, Я.А. Успешность размножения озерной чайки в зависимости от плотности гнезд [Текст] // 10-я Прибалт. орнитологическая конф.: тез. докл. – Т. 2. – Рига: Ин-т биологии АН Латв. ССР, 1981. – С. 27–30.
45. Вискне, Я.А. О структуре гнездовой популяции озерной части (*Larus ridibundus*) на приморских озерах Латвии

- [Текст] / Я.В. Вискне // Экология водоплавающих птиц Латвии. – Рига, 1968. – С. 207–228.
46. Виткаускас, Н.В. Биология размножения озерной чайки в центральной Литве [Текст] / Н.В. Виткаускас // 10-я Прибалт. орнитологич. конф. – Рига; Ин-т биологии АН Латв. ССР, 1981. – С. 31–38.
47. Владимирова, Ю.Н. Потеря в весе яиц кур при хранении и выводимости [Текст]: автореф. ... канд. с/х наук / Ю.Н. Владимирова – М., 1955. – 16 с.
48. Водолажская, Т.И. О режиме насиживания озерной чайки [Текст] / Т.И. Водолажская // Орнитология. – М.: Изд-во МГУ, 1979. – С. 206–207.
49. Волошина, А.П. Руководство к лабораторным занятиям по метеорологии и климатологии [Текст] / А.П. Волошина, Т.В. Евневич, А.И. Земцова. – М.: Изд-во МГУ, 1975. – 144 с.
50. Гилевич, А.Л. Размножение озерной чайки в дельте реки Селенги на Байкале [Текст] / А.Л. Гилевич // Экология птиц Восточной Сибири. – Иркутск: Иркут. ун-т, 1977. – С. 37–58.
51. Гиляров, М.С. Вид, популяция и биоценоз [Текст] / М.С. Гиляров // Русский орнитологический журнал. – 2015. – Том 24, экспресс-выпуск № 1098. – С. 247–259.
52. Головатин, М.Г. Оценка репродуктивного потенциала гусеобразных птиц дельты Оби при неблагоприятных условиях [Текст] / М.Г. Головатин, С.П. Пасхальный // Русский орнитологический журнал. – 2014. – Том 23, экспресс-выпуск № 1052. – С. 2992–2995.

53. Гордеева, Л.Я. Изменения яиц мухоловки-пеструшки в период инкубации [Текст] / Л.Я. Гордеева // 7-я Всесоюзная орнитолог. конф. – Киев, 1977. – Ч. 1. – С. 230–232.
54. Гордиенко, Н.С. О причинах гибели кладок поганок [Текст] / Н.С. Гордиенко // VIII Всесоюзн. орнитолог. конф. АН Укр. ССР ; Ин-т зоологии. Киев: «Наука», 1977. – Ч. I. – С. 228–229.
55. Гордиенко, Н.С. Очерк: экология поганок Северного Казахстана [Текст] / Н.С. Гордиенко. – М., 1981. – С. 33–41 с.
56. Гордиенко, Н.С. Сравнительная экология поганок степной зоны Северного Казахстана: автореф. дисс. ... канд. биол. наук [Текст] / Н.С. Гордиенко. – М., 1984. – 18 с.
57. Гордиенко, Н.С. Водоплавающие птицы Южного Зауралья [Текст] / Н.С. Гордиенко. – Миасс: ИГЗ, 2001. – 100 с.
58. Гражданкин, А.В. Механизмы регуляции испарительной влагоотдачи инкубируемых птичьих яиц [Текст] / А.В. Гражданкин // Зоологический журн. – 1987. – Т. 64. – Вып. 2. – С. 273–278.
59. Гришечкина, А.А. Скорость строительства гнезд озерной чайки при ритмичной и аритмичной откладке яиц [Текст] / А.А. Гришечкина // Новая наука: опыт, традиции, инновации. – Стерлитамак: РИЦ АМИ, 2015. – С. 231–234.
60. Дебело, П.В. Водоплавающие и околоводные птицы водоема биологической очистки г. Уральска [Текст] / П.В. Дебело, М.Ю. Сазонов // Проблемы региональной экологии животных в цикле зоологических дисциплин педвуза. – Витебск, 1984. – Ч. 1. – С. 60–61.

61. Добродеева, А.А. Темп вылупления некоторых домашних и диких птиц [Текст] / А.А. Добродеева // Материалы Всесоюзных научных совещаний и конференций. – М., 1972. – Вып. 5. – С. 126–130.
62. Долбенева, Е. Интенсивность развития эмбрионов кур и обмен воды в период инкубации [Текст] / Е. Долбенева // Сборник работ молодых ученых: труды ВНИИП. – М., 1963. – Вып. 6. – С. 95–106.
63. Долгушин, И.А. Отряд Чайки Lariformes [Текст] / И.А. Долгушин // Птицы Казахстана. – Алма-Ата: Изд-во АН Каз. ССР, 1962. – Т. 2. – С. 246–327.
64. Дробовцев, В.И. Колонии чаек и их роль в защите гнезд водоплавающих птиц в лесостепи Северного Казахстана [Текст] / В.И. Дробовцев // Колониальные гнездования околоводных птиц и их охрана. – М.: Наука, 1975. – С. 71–72.
65. Друзяка, А.В. Зависимость качества потомства от успешности родителей в конкуренции за гнездовую территорию на примере чайковых птиц севера Кулунды [Текст]: дис. ... канд. биол. наук / А.В. Друзяка. – Новосибирск, 2008. – 138 с.
66. Дубась, Г.И. Влияние эколого-этологических факторов насиживания у птиц в период яйцекладки на темп раннего онтогенеза и вылупления птенцов [Текст]: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Г.И. Дубась. – М., 1993. – 25 с.
67. Дубовик, В.Н. Рельеф [Текст] / В.Н. Дубовик // Природа Челябинской области. – Челябинск: Южно-Урал. кн. изд-во, 1964. – С. 5–32.

68. Еремеев, Г.П. Усушка яиц с различным содержанием каротиноидов при инкубации и хранении [Текст] / Г.П. Еремеев // Птицеводство. – 1957. – № 2. – С. 39–40.
69. Естафьев, А.А. Распространение и численность озерной чайки на европейском севере – востоке СССР [Текст] / А.А. Естафьев // Распространение и численность озерной чайки. – М.: Наука, 1981. – С. 3–5.
70. Жордания, Р.Г. Озерная чайка в Грузии [Текст] / Р.Г. Жордания // Распространение и численность озерной чайки. – М.: Наука, 1981. – С. 72–73.
71. Заврашвили, В. Окраска скорлупы яиц и вывод цыплят [Текст] / В. Заврашвили // Птицеводство. – 1988. – № 10. – С. 27–28.
72. Захаров, В.Д. Птицы Челябинской области [Текст] / В.Д. Захаров. – Свердловск, 1989. – 71 с.
73. Захаров, В.Д. Птицы Южного Урала [Текст] / В.Д. Захаров. – Миасс: ИГЗ УрО РАН, 2006. – 228 с.
74. Захаров, В.Д. Видовое разнообразие водоемов Южного Урала и Зауралья [Текст] // Известия Челяб. научного центра. – 2007. – Вып. 4 (38) – С. 70–73.
75. Звонова, Л.Н. Характеристика кур материнских линий по внешним признакам яиц [Текст] / Л.Н. Звонова, Л.В. Шахнова // Актуальные проблемы развития птицеводства. – Загорск, 1973. – Вып. 6. – С. 14–18.
76. Злочевская, К. Продуктивность бройлеров в зависимости от массы яиц [Текст] / К. Злочевская, Л. Тучемский, Г. Гладков, Ж. Смануйлова, О. Маркова // Птицеводство. – М., 2000. – С. 20–23.

77. Зубакин, В.А. Сравнительная экология колониального гнездования чайковых птиц [Текст]: дис. ... канд. биол. наук / В.А. Зубакин. – М.: МГУ, 1976. – 173 с.
78. Зубакин, В.А. Гнездование озерных чаек на озере Киево (Московская область) [Текст] / В.А. Зубакин, С.П. Харитонов // Распространение и численность озерной чайки. – М.: Наука, 1981. – С. 45–49.
79. Зубакин, В.А. Об унификации терминов и основных направлениях дальнейшего изучения колониальности у птиц [Текст] / В.А. Зубакин, Ю.К. Рощевский, Г.И. Ходков // Колониальность у птиц: структура, функции, эволюция. – Куйбышев, 1983. – С. 4–7.
80. Зубакин, В.А. О некоторых закономерностях окраски яиц чайковых птиц [Текст] / В.А. Зубакин, В.В. Леонович // Современные проблемы оологии: материалы I Международного совещания. – Липецк, 1993. – С. 58–62.
81. Зырянова, И.Е. О фенотипической гетерогенности яиц разных видов птиц / И.Е. Зырянова, М.И. Морозова // Гнездовая жизнь птиц. – Пермь, 1986. – С. 34–35.
82. Ивановский, В.В. Использование оологических параметров для определения видовой принадлежности яиц хищных птиц (Falconiformes) [Текст] / В.В. Ивановский, Г.А. Захарова // Биология, 2014. – С.20–26.
83. Ильенко, А.И. Концентрирование животными радиотопов и их влияние на популяцию [Текст] / А.И. Ильенко. – М.: Наука, 1974. – 168 с.
84. Ильенко, А.И. Изменчивость размеров яиц в колонии озерных чаек и черношейных поганок, как показатель условия гнездования [Текст] / А.И. Ильенко, К.Н. Буров // Орнитология. – М.: МГУ, 1975. – С. 18–19.

85. Ильях, М.П. Изменчивость яиц розового скворца в Ставропольском крае / М.П. Ильях, С.М. Магомедов // Современные проблемы науки и образования. – М.: Изд-во «Академия естествознания», 2013. – С. 34–38.
86. Ильях, М.П. Ландшафтно-биотопическая изменчивость яиц черноголовой чайки в Ставропольском крае [Текст] / М.П. Ильях // Наука. Инновации. Технологии. – № 2. – 2014. – С. 2006–2011.
87. Иовченко, Н.П. Встреча пары черношейных поганок *Podiceps nigricollis* в Санкт-Петербурге [Текст] / Н.П. Иовченко // Русский орнитологический журн. – 2011. – Т. 20, экспресс-выпуск № 667. – С. 1268–1270.
88. Иовченко, Н.П. Черношейная поганка (*Podiceps nigricollis*, L. Brehm) в Ленинградской области: История расселения и первый факт гнездования [Текст] / Н.П. Иовченко // К вопросу об элементарных популяциях у птиц // Изв. АН СССР. – 1965. – Вып. 1. – С. 54–70.
89. Ишбулатова, Р.М. Взаимосвязь веса яиц с живым весом молдняка у японского перепела [Текст] / Р.М. Ишбулатова, Г.К. Отрыганьев // Материалы Всесоюзных научных совещаний и конференций. – М., 1971. – Вып. 4. – С. 58–62.
90. Кадильников, И.П. Физико-географическое районирование Урала [Текст] / И.П. Кадильников // Проблемы физической географии Урала: труды МОИП. – М.: МГУ, 1966. – Т. XVIII. – С. 107–120.
91. Караев, А.А. Черношейная поганка и луговой лунь – новые гнездящиеся птицы Юго-Восточного Прикаспия [Текст] / А.А. Караев // Материалы 10-й Всесоюзной орнитолог. конф. – Минск, 1991. – Ч. 2. – Кн. 2. – С. 263–264.

92. Калабухов, Н.И. Основные закономерности динамики популяций птиц и млекопитающих [Текст] / Н.И. Калабухов // Успехи совр. биологии. – 1937. – Т.7. – Вып. 3. – С. 505–531.
93. Каулите, Ю.П. Влияние положения утиных яиц в инкубационных лотках на развитие эмбрионов и выводимость яиц. [Текст] / Ю.П. Каулите // Всесоюз. конф. молодых ученых: тезисы докладов. – Загорск, 1989. – С. 103–105.
94. Кафтамовский, Ю.М. Колониальные гнездования и факторы вызывающие гибель яиц и птенцов [Текст] / Ю.М. Кафтамовский // Зоологический журн. – М., 1938. – Вып. 4. – Т. 18. – С. 695–705.
95. Кищинский, А.А. О структуре и динамике областей гнездования птиц на севере [Текст] / А.А. Кищинский // Русский орнитологический журн. – 1983. – № 22. – С. 107–120.
96. Климашкин, О.В. Сравнительная экология гнездования фоновых видов чайковых птиц Центрального Предкавказья [Текст]: дис. ... канд. биол. наук / О.В. Климашкин. – Ставрополь, 1998. – 1952 с.
97. Клименко, Т.В. Влияние уровня серы в воде и рационе на продуктивность бройлеров [Текст] / Т.В. Клименко, А.Э. Японцев // Птицеводство. – № 4. – 2915. – С. 27–30 с.
98. Климов, С.М. Применение оологии в изучении микроэволюционных процессов у птиц [Текст] // Материалы Всесоюзн. научно-методического совещ. зоологов педвузов: тезисы докладов – Махачкала, 1990. – Ч. 2. – С. 103–106.
99. Климов, С.М. Форма яйца птиц и метод ее расчета [Текст] / С.М. Климов // Современные проблемы оологии:

- материалы I Междунар. совещания. – Липецк, 1993. – С. 63–65.
100. Климов, С.М. Географическая изменчивость окраски яиц сороки *Pisarca* [Текст] / С.М. Климов // Русский орнитологический журн. – 2000. – Экспресс-выпуск № 144. – С. 11–16.
101. Климова, И.Г. Пространственно-временная микроструктура колоний, некоторые особенности размножения и раннего онтогенеза озерной чайки [Текст]: автореф. дисс. ... канд. биол. наук / И.Г. Климова. – Пермь, 1997. – 19 с.
102. Кобышева, Н.В. Климатическая обработка метеорологической информации [Текст] / Н.В. Кобышева, Г.Я. Наровлянский. – Л.: Гидрометеиздат, 1978. – 296 с.
103. Ковалев, А.Н. Заращение колонии и выживаемость птенцов речной крачки [Текст] / А.Н. Ковалев, Ю.К. Ращевский // VII Всесоюзная орнитолог. конф. – Киев, 1977. – С. 257–258.
104. Колесников, Б.П. Растительность [Текст] / Б.П. Колесников // Природа Челябинской области. – Челябинск: Южно-Урал. кн. изд-во, 1964. – С. 135–152.
105. Конева, А. Связь морфологических признаков индюшиных яиц с выводимостью молодняка [Текст] / А. Конева // Птицеводство. – 1969. – № 10 – С. 32–33.
106. Константинов, В.М. Грач (*Corvus frugilegus*) в антропогенных ландшафтах Палеарктики [Текст] / В.М. Константинов, В.А. Пономарева, З.А. Зорина. – Москва, 2009. – 384 с.
107. Костин, Ю.В. Методики исследования продуктивности и структуры видов птиц в пределах их ареалов [Текст] / Ю.В. Костин. – Вильнюс: Мокслакс, 1977. – 14 с.

108. Костина, Г.Н. Смерть пуховиков и характер персональной связи между птенцами и родителями у черноголового хохотуна (*Larus ichthyaetus*) [Текст] / Г.Н. Костина, Е.Н. Панов // Зоологический журн. – М.: Наука, 1982. – Вып. 10. – Том LXI. – С. 1531–1542.
109. Кочергин, А.Н. Научное познание: формы, методы, подходы [Текст] / А.Н. Кочергин. – М., 1991. – 160 с.
110. Крюкова, Л.А. Фенотипическая гетерогенность микропопуляции сизой чайки о. Туренец [Текст] / Л.А. Крюкова, В.В. Юрченко, Г.К. Матвеева // Известия Самарского научного центра РАН. – Самара, 2014. – Том 16. – № 5 (1). – С. 476–478.
111. Кулаков, Д.В. Видовой состав и межгодовая динамика численности гнездовых колоний водоплавающих птиц на мелководье Рыбинского водохранилища [Текст] / Д.В. Кулаков, А.В. Крылов // Русский орнитологический журн. – 2015. – Том 24, экспресс-выпуск № 1101. – С. 357–362.
112. Куликов, Л. Влияние мраморности яичной скорлупы на развитие эмбрионов [Текст] / Л. Куликов, Р. Желтухина, Г. Жержавина, С. Жакомина // Птицеводство. – М.: Колос, 1984. – С. 21–22.
113. Куранов, Б.Д. Репродуктивные показатели птиц в техногенно загрязненном ландшафте [Текст] / Б.Д. Куранов // Принципы экологии. – 2012. – № 2. – С. 82–86.
114. Кыдыралиев, А.К. О гнездовых колониях озерной чайки на озерах Иссык-куль и Сон-куль (Тянь-Шань) [Текст] / А.К. Кыдыралиев // Распространение и численность озерной чайки. – М.: Наука, 1981. – С. 91–94.

115. Лакин, Г.Ф. Биометрия [Текст] / Г.Ф. Лакин. – М.: Высш. шк. – 1990. – 293 с.
116. Ламехов, Ю.Г. Гнездовая жизнь черношейной поганки в Челябинской области [Текст] / Ю.Г. Ламехов // Гнездовая жизнь птиц. – Пермь, 1989. – С. 65–67.
117. Ламехов, Ю.Г. Некоторые характеристики яиц грача в условиях Челябинской области [Текст] / Ю.Г. Ламехов // Гнездовая жизнь птиц. – Пермь, 1989. – С. 45–47.
118. Ламехов, Ю.Г. Гетерогенность яиц по содержанию лизоцима [Текст] / Ю.Г. Ламехов, В.Н. Пожар // Гнездовая жизнь птиц. – Пермь, 1992. – С. 63–65.
119. Ламехов, Ю.Г. Биология гнездовой жизни лысухи в лесостепной зоне Южного Урала [Текст] / Ю.Г. Ламехов, В.Л. Щербакова // Гнездовая жизнь птиц. – Пермь, 1992. – 128 с.
120. Ламехов, Ю.Г. Некоторые вопросы гнездовой жизни черношейной поганки в лесостепной зоне Южного Урала [Текст] / Ю.Г. Ламехов // Орнитологические исследования в Челябинской области. – Екатеринбург, 1993. – С. 67–69.
121. Ламехов, Ю.Г. Особенности гнездовой жизни озерной чайки в лесостепной зоне Южного Урала [Текст] / Ю.Г. Ламехов // Проблемы экологии и экологического образования в Челябинской области: тезисы докладов. – Миасс : ИГЗ УрО РАН, 1997. – С. 23–24.
122. Ламехов, Ю.Г. Биология гнездовой жизни колониальных видов птиц [Текст]: дис. ... канд. биол. наук / Ю.Г. Ламехов. – Пермь, 1998. – 127 с.

123. Ламехов Ю.Г. Изменчивость оологических параметров у колониальных видов птиц [Текст] / Ю.Г. Ламехов // Актуальные проблемы оологии. – Липецк, 2003. – С. 65–66.
124. Ламехов, Ю.Г. Экологические особенности гнездования птиц в районе очистных сооружений оз. Курлады [Текст] / Ю.Г. Ламехов, Н.М. Лисун, Е.А. Серая // Экологические проблемы Зауралья. – Ишим: ИППИ, 2007. – С. 74–77.
125. Ламехов, Ю.Г. Морфология яиц озерной чайки (*Larus ridibundus*) как колониального вида птицы [Текст] / Ю.Г. Ламехов // Естествознание и гуманизм. – 2007. – Т. 4. – № 2. – С. 21–24.
126. Ламехов, Ю.Г. Гнездовая жизнь озерной чайки и черношейной поганки на Южном Урале [Текст]: моногр. / Ю.Г. Ламехов. – Челябинск: Изд-во Челяб. Гос. пед. унта, 2008. – 208 с.
127. Ламехов, Ю.Г. Пространственно-временная структура колоний птиц и биологические аспекты раннего онтогенеза. [Текст]: дис. ... д-ра биол. наук / Ю.Г. Ламехов. – Казань, 2010. – 337 с.
128. Ламехов, Ю.Г. Ритмичность откладки яиц и гетерогенность ооморфологических признаков у колониальных видов птиц / Ю.Г. Ламехов, М.А. Буланова, А.А. Лошакова // Современные исследования природных и социально-экономических систем. Инновационные процессы и проблемы развития естественнонаучного образования: материалы Международной научно-практ. конф. – Екатеринбург, 2014. – С. 66–70.

129. Ламехов, Ю.Г. Уменьшение массы яиц озерной чайки (*Larus ridibundus*) в процессе инкубации [Текст] / Ю.Г. Ламехов // Вестник ЧГПУ. – 2014 – № 7. – С. 336–343.
130. Лапа, М.А. Влияние качественных характеристик яиц на объем аллantoисно-амниотической жидкости развивающихся эмбрионов кур [Текст] / М.А. Лапа // Сельскохозяйственные науки и агропромышленный комплекс – Санкт-Петербург, 2013. – С. 103–111.
131. Латыпова, Л.И. Большая поганка (*Podiceps cristatus*) и другие водоплавающие на водоемах г. Казани [Текст] / Л.И. Латыпова, И.И. Рахимов // Материалы конференций. Успехи современного естествознания. – 2014. – С. 40–41.
132. Лисеев, И.К. Новые методологические ориентации в современной философии биологии [Текст] / И.К. Лисеев // Методология биологии: новые идеи. – М.: УРСС, 2001. – С. 21–32.
133. Литвинов, Н.А. Характеристика некоторых важных факторов инкубации яиц птиц [Текст] / Н.А. Литвинов // Гнездовая жизнь птиц. – Пермь, 1997. – С. 45–48.
134. Лоскутова, И.А. Редкие и малочисленные околотовдные птицы широтной излуины реки Белой [Текст] / И.А. Лоскутова // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. – Екатеринбург, 1997. – С. 99–101.
135. Лохман, Ю.В. Экология птиц семейства Чайковые (*Laridae*) в Западном Предкавказье [Текст]: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Ю.В. Лохман. – Ставрополь, 2006. – 16 с.
136. Лошакова, А.А. Ритмичность откладки яиц у колониальных видов птиц и ее влияние на эмбриональное развитие

- [Текст] / А.А. Лошакова // Вестник ЧГПУ. – 2014. – № 3. – С. 303–309.
137. Лошакова, А.А. Длительность вылушления птенцов озерной чайки в ритмичных и аритмичных кладках [Текст] / А.А. Лошакова // Адаптация биологических систем к естественным и экстремальным факторам среды: материалы V Международной научно-практ. конф. – Челябинск, 2014. – С. 58–64.
138. Лошакова, А.А. Ритмичность яйцекладки у колониальных видов птиц [Текст] / А.А. Лошакова // Вестник ЧГПУ. – 2014. – № 8. – С. 355–362.
139. Лошакова, А.А. Длительность инкубации яиц озерной чайки в ритмичных и аритмичных кладках [Текст] / А.А. Лошакова // Известия Самарского научного центра РАН. – Самара, 2014. – Том 16, № 5(1). – С. 461–462.
140. Лошакова, А.А. Видовой состав птиц озера Смолино в районе размещения поливидовой колонии птиц [Текст] / А.А. Лошакова, М.А. Буланова, Н.С. Скипин // Фундаментальная и прикладная наука: сборник научных статей по итогам научно-исследовательской работы за 2014 г. – Челябинск: Изд-во Челяб. гос. пед. ун-та, 2015. – С. 25–27.
141. Мальчевский, А.С. Орнитологические экскурсии [Текст] / А.С. Мальчевский. – Л.: ЛГП, 1981. – 296 с.
142. Мальчевский, А.С. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий: история, биология, охрана [Текст] / А.С. Мальчевский, Ю.Б. Пукинский. – Л.: ЛГП, 1983. – 480 с.
143. Мальчевский, А.С. Материалы по биологии размножения и питанию обыкновенного козодоя (*Caprimulgus*

- eurogaeus) [Текст] / А.С. Мальчевский, И.А. Нейфельдт // Русский орнитологический журн. – 2015. – Том 24, экспресс-выпуск № 1136. – С. 1476–1490.
144. Маматов, А.Ф. Озерная чайка (*Larus ridibundus*) в Башкирии [Текст] / А.Ф. Маматов // Современная орнитология. – М., 1990. – С. 74–85.
145. Маматов, А.Ф. Водоплавающие птицы Южного Урала [Текст]: дис. ... д-ра биол. наук / А.Ф. Маматов. – Уфа, 2006. – 276 с.
146. Маркс, Л.П. Биология гнездования ласточек юга Западной Сибири [Текст]: дис. ... канд. биол. наук. / Л.П. Маркс. – Пермь, 1981. – 220 с.
147. Матвеев, А.С. Водоплавающие птицы и водно-болотные угодья Челябинской области [Текст] / А.С. Матвеев. – Челябинск: Книга, 2002. – 140 с.
148. Матвеева, Г.К. Темп эмбриогенеза и элиминация зародышей сизой чайки в колонии о. Туренец / Г.К. Матвеева, Ю.А. Милитдинова, Ю.И. Дурасова // Известия Самарского научного центра РАН. – 2014. – Т. 16, № 5(1). – С. 463–465.
149. Мельников, М.В. Эколого-ооморфологические особенности пространственной структуры колоний птиц [Текст]: автореф. дис. ... канд. биол. наук / М.В. Мельников. – Москва, 1997. – 14 с.
150. Мельников, М.В. К питанию озерной чайки *Larus ridibundus* в гнездовой период [Текст] / М.В. Мельников, Д.И. Переверзев, Е.Н. Кузнецова // Русский орнитологический журн. – 2003. – Экспресс-выпуск № 245. – С. 1359–1360.

151. Мельников, Ю.И. Экология водоплавающих птиц в дельте р. Селенги: динамика обводненности территории и распределение по биотопам [Текст] / Ю.И. Мельников // Байкальский зоологический журн. – 2009. – № 2. – С. 49–60.
152. Мельников, Ю.И. Сезонные и межгодовые вариации величины кладки азиатского бекасовидного веретенника [Текст] / Ю.И. Мельников // Известия ИГУ. Серия «Биология. Экология». – 2010. – Том 3, № 3. – С. 33–34.
153. Микляева, М.А. Особенности раннего онтогенеза экологически различных групп птиц [Текст]: автореф. дис. ... канд. биол. наук / М.А. Микляева. – Москва, 1998. – 20 с.
154. Микляева, М.А. Факторы, определяющие изменчивость параметров размножения грача на пространстве ареала [Текст] / М.А. Микляева, А.С. Родимцев, Л.Ф. Скрылева // Вестник ТГУ. – 2001. – Том 16, выпуск 3. – С. 940–944.
155. Мильков, Ф.Н. Лесостепной ландшафт и его зональное подразделение [Текст] / Ф.Н. Мильков // Известия АН СССР. – 1951. – № 5. – С. 3–14. – Серия «География».
156. Митяй, И.С. Геометрические параметры яиц в систематике птиц [Текст] / И.С. Митяй, А.В. Мацюра // Биологический вестник Мелитопольского гос. пед. ун-та им. Б. Хмельницкого. – 2014. – № 4 (3). – С. 98–108.
157. Михантьев, А.И. Эволюция колониальности у птиц [Текст] / Актуальные проблемы изучения охраны птиц Вост. Европы и сев. Азии: материалы межд. конф. – Казань, 2007. – С. 430–431.
158. Михеев, А.В. Определитель птичьих гнезд [Текст] / А.В. Михеев. – М.: Учпедгиз, 1957. – 135 с.

159. Михеев, А.В. Определитель птичьих гнезд: учеб. пособие для студентов биол. специальностей пед. ин-тов. – М.: Просвещение, 1975.
160. Могильникова, Н.И. Состояние периферической крови у эмбрионов и птенцов чайки серебристой (*Larus argentatus*), обитающей на радиоактивно-загрязненном водоеме / Н.И. Могильникова, Ю.Г. Ламехов, Е.А. Пряхин // Адаптация биологических систем к естественным и экстремальным факторам среды: материалы V междунар. научно-практ. конф. – Челябинск, 2014. – С. 80–84.
161. Мяндр, Р. Влияние экологических факторов на динамику внутривидовых изменений морфологических признаков птичьих яиц [Текст]: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Р. Мяндр. – Тарту, 1986. – 22 с.
162. Назарчук, О.А. Биотопическая изменчивость пигментации яиц речной крачки на юго-востоке Беларуси [Текст] / О.А. Назарчук, А.Н. Кусенков // Вестник БГУ. – 2007. – № 2. – Серия 2. – С. 95–98.
163. Недзинскас, В.С. Колонии обыкновенной чайки в Литве [Текст] / В.С. Недзинскас // Колониальные гнездовья околородных птиц и их охрана. – М.: Наука, 1975. – С. 91–93.
164. Никифоров, М.Е. Факторы смертности и успех размножения озерной чайки в центральной Белоруссии [Текст] / М.Е. Никифоров, Л.П. Шклярков // 11-ая Прибалт. орнитол. конф. – Таллин: Ин-т зоологии и ботаники АНССР, 1957. – С. 60–61.

165. Никишова, Т.В. Население водоплавающих и околоводных птиц озер Кызылжарского района Северо-Казахстанской области в 2014 году [Текст] / Т.В. Никишова, В.С. Вилков, И.А. Зубань // Русский орнитологический журн. – 2015. – Том 24, экспресс-выпуск № 1132. – С. 1337–1342.
166. Новиков, Г.А. Полевые исследования по экологии наземных позвоночных [Текст] / Г.А. Новиков. – М.: Сов. наука, 1953. – 502 с.
167. Обенко, К.С. Влияние крупности яиц на выводимость цыплят / К.С. Обенко, А.П. Антаков // Птицеводство. – 1956. – № 1. – С. 34–36.
168. Околелова, Т.М. Изменение органической основы скорлупы и снижение веса яиц кур в ходе инкубации в зависимости от содержания в желтках каротиноидов [Текст] / Т.М. Околелова, Г.П. Еремеев // Актуальные проблемы развития птицеводства. – Загорск, 1974. – Вып. 7. – С. 68–71.
169. Озера Южного Урала: атлас [Текст] / Ю.Б. Рауэр. – Реж: ООО «Лазурь», 2005. – 81 с.
170. Онно, С.Х. Корреляция между физическими характеристиками яйца (длина, ширина, индекс формы и вес) и возрастом самок сизой чайки [Текст] / С.Х. Онно, Л.А. Бугаев // Материалы 9-й Прибалт. конф. Вильнюс: Ин-т зоологии и паразитологии АН Лит. ССР, 1976. – С. 194–196.
171. Онно, С.Х. Изменчивость физических характеристик яиц чайки [Текст] / С.Х. Онно, Л.А. Бугаев, Г.П. Горяйнова // Материалы 7-й Всесоюзной конференции. – Киев, 1977. – Ч. 1. – С. 294–295.

172. Пасхальный, С.П. Птицы антропогенных местообитаний полуострова Ямал и прилегающих территорий [Текст] / С.П. Пасхальный. – Екатеринбург: УрО РАН, 2004. – 166 с.
173. Петров, Б.Г. Теплоизолирующие свойства гнезд птиц [Текст] / Б.Г. Петров // Гнездовая жизнь птиц. – Пермь, 1997. – С. 17–30.
174. Птушенко, Е.С. Миграции озерных чайки *Larus ridibundus* [Текст] / Е.С. Птушенко // Труды Бюро кольцевания. – М., 1948. – С. 195–267.
175. Познанин, Л.П. Эколого-морфологический анализ онтогенеза птенцовых птиц (общий рост и развитие пропорций тела в постэмбриогенезе) [Текст] / Л.П. Познанин. – М.: Наука, 1979. – 295 с.
176. Прокофьева, И.В. Описание случаев гибели гнезд, яиц и птенцов не в результате нападения врагов, а по другим причинам [Текст] / И.В. Прокофьева // Русский орнитологический журн. – 2003. – Экспресс-выпуск № 248. – С. 1459–1465.
177. Пронкевич, В.В. Численность и распределение водоплавающих и околоводных птиц на реке Горин в поздневесенний период 2012 года [Текст] / В.В. Пронкевич // Амурский зоологический журн. – 2013. – V(2) – С. 195–198.
178. Пронкевич, В.В. Результаты учета птиц водно-береговых местообитаний реки Гур (Нижнее Приамурье) в поздневесенний период 2012 года [Текст] / В.В. Пронкевич // Амурский зоологический журн. – 2013. – V (3). – С. 349–352 с.
179. Пыжьянов, С.В. Механизмы поддержания численности локальных группировок и плотности населения у факультативно-колониальных чайковых птиц [Текст]:

- дис. ... д-ра биол. наук / С.В. Пыжьянов. – Иркутск, 1998. – 320 с.
180. Рогачева, Э.В. Птицы Средней Сибири [Текст] / Э.В. Рогачева. – М.: Наука, 1988. – 312 с.
181. Родимцев, А.С. Уровень развития птенцов одного вывода во время вылупления [Текст] / А.С. Родимцев // Русский орнитологический журн. – 1997. – Экспресс-выпуск № 19. – С. 3–7.
182. Родимцев, А.С. Этапность и критические периоды раннего онтогенеза птенцовых птиц [Текст]: дис. ... доктора биол. наук / А.С. Родимцев – М., 2004. – 338 с.
183. Родимцев, А.С. Некоторые аспекты биологии размножения птиц-дуплогнездиков на юге-востоке Западной Сибири [Текст] / А.С. Родимцев // Русский орнитологический журн. – 2005. – Том 14, экспресс-выпуск № 292. – С. 602–606.
184. Родимцев, А.С. Экология раннего онтогенеза врановых птиц [Текст] / А.С. Родимцев, В.М. Константинов. – М., 2006. – 312 с.
185. Родимцев, А.С. Рост и развитие птенцов разных эколого-физиологических групп [Текст] / А.С. Родимцев, А.Г. Анисимов // Вестник ТГУ. – 2014. – Том 19. – Выпуск 3. – С. 1047–1053.
186. Родионова, С.А. Экологические аспекты изменчивости окраски яиц у птиц [Текст]: дис. ... канд. биол. наук / Родионова С.А. – Воронеж, 2011. – 215 с.
187. Румянцева, А.Я. Климат [Текст] / А.Я. Румянцева // Природа Челябинской области. – Челябинск: Юж.-Урал. кн. изд-во, 1964. – С. 60–89.

188. Рысьева, Т.Г. К биологии размножения озерной чайки в окрестностях города Ижевска [Текст] // Т.Г. Рысьева, Н.А. Стремаусова, Е.Ю. Третьякова // Отражение достижений орнитологической науки в учебном процессе средней школы и вузов и народном хозяйстве. – Пермь: Перм. пед. ин-т, 1984. – С. 100–101.
189. Рябицев, В.К. Птицы Урала, Приуралья и Западной Сибири: Справ. – определитель [Текст] / В.К. Рябицев. – Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2008. – 634 с.
190. Рязанова, О.Н. Особенности экологии поганок Центрального Предкавказья [Текст]: дис. ... канд. биол. наук / О.Н. Рязанова. – Ставрополь, 2005. – 165 с.
191. Садков, В.С. Материалы по экологии озерной и малой чаек Северного Байкала и сведения о залетах чайковых птиц [Текст] / В.С. Садков // Экология птиц Восточной Сибири. – Иркутск: Иркут. ун-т, 1977. – С. 109–128.
192. Самородов, Ю.А. Экология озерной чайки Наурзумского заповедника (Северный Казахстан) [Текст] / Ю.А. Самородов // Экология птиц бассейна озера Байкал. – Иркутск: Иркут. ун-т, 1979. – С. 101–125.
193. Самородов, Ю.А. Изменение веса яиц чайковых птиц Наурзумского заповедника / Ю.А. Самородов // Орнитология. – 1982. – Вып. 17. – С. 188–189.
194. Самородов, Ю.А. Экология гнездования обыкновенной чайки в Северном Казахстане / Ю.А. Самородов // Экология птиц Урала и сопредельных территорий. – Челябинск, 1986. – С. 45–60.
195. Сапожникова, С.А. Микроклимат и местный климат [Текст] / С.А. Сапожникова. – Л.: Гидрометеиздат, 1950. – 242 с.

196. Северцов, А.С. Биогеоценотический контроль естественного отбора и темпы эволюции [Текст] / Зоологический журн. – 2009. – Т. 88. – № 9. – С. 1027–1038.
197. Северцов А.С. Внутривидовое разнообразие как причина эволюционной стабильности [Текст] / А.С. Северцов. – Русский орнитологический журн. – 2014. – Том 23, экспресс-выпуск № 1072. – С. 3659–3673.
198. Серегин, И.А. Реки и озера [Текст] / И.А. Серегин // Природа Челябинской области. – Челябинск: Юж.-Урал. кн. изд-во, 1964. – С. 90–118.
199. Семенова, Н.Л. О гнездовании озерной чайки в антропогенном ландшафте [Текст] / Н.Л. Семенова // Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование. – Л., 1986. – Ч. 2. – С. 234–235.
200. Серегин, И.А. Реки и озера [Текст] / И.А. Серегин // Природа Челябинской области. – Челябинск: Юж.-Урал. кн. изд-во, 1964. – С. 90–118.
201. Скрылева, Л.Ф. К вопросу о содержании витамина А и каротиноидов в яйцах сизой чайки и дрозда-рябинника [Текст] / Л.Ф. Скрылева // Современные проблемы зоологии и совершенствование методики ее преподавания в вузе и школе. – Пермь, 1976. – С. 338–339.
202. Скрылева, Л.Ф. Морфологическая разнокачественность яиц сизой чайки [Текст] / Л.Ф. Скрылева // Гнездовая жизнь птиц. – Пермь, 1997. – С. 41–44.
203. Скрыльков, А.И. Размещение и численность озерной чайки на некоторых водоемах Южного Урала [Текст] / А.И. Скрыльков // Распространение и численность озерной чайки. – М., 1981. – С. 74–77.

204. Скрябин, Н.Г. Питание чаек и крачек Байкала [Текст] / Н.Г. Скрябин, О.В. Размахнина // Роль птиц в биоценозах Восточной Сибири. - Иркутск: Иркут. ун-т, 1978. - С. 4-52.
205. Смогоржевский, Л.А. Изменение весовых показателей яйца кукушки и рост птенца [Текст] / Л.А. Смогоржевский, Л.И. Смогоржевская // Вестн. зоологии. - 1981. - № 6. - С. 4-6.
206. Соколова, Т.И. Гетерохронность роста птенцов грача [Текст] / Т.И. Соколова // Гнездовая жизнь птиц. - Пермь, 1982. - С. 132-134.
207. Станишевская, О.И. Повышение генетического потенциала кур по продуктивным и адаптивным признакам на основе отбора по качественным характеристикам яиц и при оптимизации условий раннего онтогенеза [Текст]: дис. ... д-ра биол. наук. - Санкт-Петербург, 2010. - 268 с.
208. Степанян, Л.С. Состав и распределение птиц фауны СССР: Неворобьиные Non-passeriformes [Текст] / Л.С. Степанян. - М.: Наука, 1975. - 369 с.
209. Стравинский, С. Длина гребня грудины - новое биоцентрическое измерение птиц [Текст] / С. Стравинский // Материалы VI прибалтийской орнитолог. конф. - Вильнюс, 1966. - С. 142-143.
210. Ступина, Н.М. Западно-Сибирская лесостепь (природные условия и сельскохозяйственное использование) [Текст]: автореф. дис. ... канд. геогр. наук / Н.М. Ступина. - М., 1965. - 16 с.

211. Сыроечковский, Е.Е. Вес яиц и его влияние на смертность птенцов белых гусей (*Anser caerulescens*) на острове Врангеля / Е.В. Сыроечковский // Зоологический журн. – 1975. – С. 408–412.
212. Сыроечковский Е.Е. Изменения в гнездовом распространении и численности краснозобой казарки в 1980–1990-х годах [Текст] / Е.Е. Сыроечковский // Бюл. рабочей группы по гусям Восточной Европы и Северной Азии. – М., 1995. – С. 89–102.
213. Тессман, Н.Ф. Учебно-полевая практика по основам общего землеведения [Текст] / Н.Ф. Тессман. – М.: Просвещение. – 134 с.
214. Тюлькова, Е.Г. Морфометрические параметры яиц грача на территории крупных городов Полесья (на примере г. Гомеля) [Текст] / Е.Г. Тюлькова // Вестник БГУ. – 2007. – № 2. – С. 56–58.
215. Устюгова, Е.Н. Теплоизолирующие свойства гнезд сизой чайки [Текст] / Е.Н. Устюгова // Гнездовая жизнь птиц. – Пермь, 1997. – С. 71–76.
216. Федоров, В.Д. Экология [Текст] / В.Д. Федоров, Т.Г. Гильманов. – М.: МГУ, 1980. – 464 с.
217. Флинт, В.Е. Оологический критерий в систематике птиц [Текст] / В.Е. Флинт // Современные проблемы и методы систематики животных. – М., 1972. – С. 59–61.
218. Харитонов, С.П. Некоторые пути адаптации озерных чаек к антропогенному ландшафту [Текст] / С.П. Харитонов // Фауна Нечерноземья, ее охрана, воспроизведение и использование. – Калинин, 1980. – С. 134–141.

219. Харитонов, С.П. Взаимоотношения озерных чаек (*Larus ridibundus*) в локальной группировке в пределах колонии [Текст] / С.П. Харитонов // Зоологический журн. – 1981. – Т. 60. – Вып. 6. – С. 871–877.
220. Харитонов, С.П. О пространственной и этологической структуре колонии озерных чаек [Текст] / С.П. Харитонов // 10-я прибалтийская орнитологическая конференция. – Рига, 1981. – Т. 2. – С. 195–198.
221. Харитонов, С.П. О влиянии погоды на поведение зимующих птиц [Текст] / С.П. Харитонов // Тезисы докладов Прибалтийской. конф. молодых орнитологов. – Каунас, 1982. – С. 134–135.
222. Харитонов, С.П. Пространственные связи и групповые взаимоотношения озерных чаек в гнездовой период [Текст]: автореф. дис. канд. биол. наук / С.П. Харитонов. – М.: Изд-во МГУ, 1983. – 16 с.
223. Харитонов, С.П. Структура колонии и динамика переселения озерных чаек (*Larus ridibundus*) в сезон размножения [Текст] / С.П. Харитонов // Зоологический журн. – 1983. – Т. 62. – Вып. 7. – С. 1068–1076.
224. Чертков, М.В. О влиянии хозяйственной деятельности человека на элиминацию яиц и выживаемость птенцов озерной чайки [Текст] / М.В. Чертков // Гнездовая жизнь птиц. – Пермь, 1997. – С. 37–39.
225. Чикишев, А.Г. Физико-географическое районирование Урала [Текст] / А.Г. Чикишев // Труды МОИП. – М.: МГУ, 1966. – Т. XVIII. – С. 7–84.
226. Чугайнова, Л.В. Размножение озерной чайки и речной крачки в верхнем Прикамье [Текст] / Л.В. Чугайнова //

- Региональный компонент в преподавании биологии, валеологии, химии. – Пермь, 2001. – Выпуск 2. – С. 45.
227. Шварц, С.С. Возрастная структура популяций животных и проблемы микроэволюции [Текст] / С.С. Шварц // Зоологический журн. – 1965. – Вып. 10. – С. 10–11.
228. Шевцов, А.С. Антропогенная элиминация наземных позвоночных животных [Текст]: автореф. дис. ... канд. биол. наук / А.С. Шевцов. – Ростов-на-Дону, 2013. – 24 с.
229. Шепель, А.И. Птицы города Перми и его окрестностей (история изучения, современное видовое разнообразие) [Текст] / А.И. Шепель, Г.К. Матвеева // Известия Самарского научного центра РАН. – 2014. – Том 16. – № 5(1). – С. 349–355.
230. Шептулин, А.П. Диалектический метод познания [Текст] / А.П. Шептулин. – М.: Политиздат, 1983. – 320 с.
231. Шкарин, В.С. К экологии размножения береговых ласточек на юге Западной Сибири [Текст] / В.С. Шкарин, Л.П. Маркс // Гнездовая жизнь птиц. – Пермь, 1978. – С. 39–44.
232. Шмальгаузен, И.И. Пути и закономерности эволюционного процесса [Текст] / И.И. Шмальгаузен. – Москва, 1939. – 232 с.
233. Шмальгаузен, И.И. Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора) [Текст] / И.И. Шмальгаузен. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1946. – 396 с.
234. Шмальгаузен, И.И. Проблемы дарвинизма [Текст] / И.И. Шмальгаузен. – М., 1969. – 492 с.
235. Шнитников, А.В. Внутривековые колебания уровня степных озер Западной Сибири и Северного Казахстана и их зависимость от колебаний климата [Текст] /

- А.В. Шнитников // Труды лаборатории озероведения АН СССР. – М.; Л.: АН СССР, 1950. – Т. 1. – С. 132–148.
236. Шумилова, Л.С. Ботаническая география Сибири [Текст] / Л.С. Шумилова. – Томск: Изд-во Том. ун-та, 1962. – 420 с.
237. Шураков, А.И. Влияние гипотермического фактора на развитие куриного эмбриона [Текст]: автореф. дис. ... канд. с/х наук / А.И. Шураков. – Харьков, 1958. – 26 с.
238. Шураков, А.И. К экологии размножения грача в Пермской области [Текст] / А.И. Шураков, Т.И. Соколова, А.А. Швецов // Сборник статей по орнитологии. – Учен. зап. Перм. пед. ин-та, 1973. – С. 54–68.
239. Шураков А.И. Отдельные параметры первого цикла размножения деревенской ласточки на трехизбинском участке Астраханского заповедника [Текст] / А.И. Шураков, А.И. Петухов // Гнездовая жизнь птиц. – Пермь, 1978. – С. 36–39.
240. Шураков, А.И. Экологические аспекты изменчивости величины кладки некоторых колониальных птиц [Текст] // Гнездовая жизнь птиц. – Пермь, 1979. – С. 12–19.
241. Шураков, А.И. Некоторые параметры размножения озерной чайки в Камском Предуралье [Текст] / А.И. Шураков, С.А. Фефилов // Гнездовая жизнь птиц. – Пермь, 1981. – С. 151–155.
242. Шураков, С.А. Температура как элиминирующий фактор в раннем онтогенезе птиц [Текст] / С.А. Шураков // Гнездовая жизнь птиц. – Пермь, 1992 – 128 с.
243. Шураков, А.И. Направления изменчивости яиц в кладках птиц [Текст] / А.И. Шураков // Современные проблемы оологии: материалы I международного совещания. – Липецк, 1993. – С. 15–17.

244. Экология раннего онтогенеза птиц [Текст] / А.М. Болотников, А.И. Шураков, Ю.Н. Каменский, Л.Н. Добринский; под ред. Н.Н. Данилова. – Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985. – 228 с.
245. Яблоков, А.В. Изменчивость структур пера и окраски яиц у некоторых птиц [Текст] / А.В. Яблоков, А.В. Валецкий // Зоологический журн. – 1972. – Т. 51. – Вып. 2. – С. 248–258.
246. Якименко, В.В. Колониальные гнездовья чаек и крачек на озерах Салтаим и Тенис в северной лесостепи Западной Сибири [Текст] / В.В. Якименко // Орнитология. – М.: Изд-во МГУ, 1991. – С. 46–53.
247. Янаус, М. Связь между первоначальным весом, последовательностью вылупления, сроком вылупления и выживаемостью у птенцов озерной чайки [Текст] / М. Янаус // 2-я всесоюзн. орнитолог. конф.: тезисы докладов. – М.: Изд-во МГУ, 1959. – С. 120–122.
248. Янаус, М. Динамика веса птенцов озерной чайки на оз. Энгуре в 1978 и 1979 гг. // 10-я Прибалт. орнитол. конф. – Рига: Ин-т биологии АН Латв. ССР, 1981. – Т. 2. – С. 205–209.
249. Adkins, E.K. Functional castration of the Japanese gull [Text] / E.K. Adkins // Physiology and Behavior. – 1973. – № 10. – P. 619–621.
250. Burger, J. The progress of colony formation among herring gulls *Larus argentatus* nesting in New Jersey [Text] / J. Burger, J. Shisler // Ibis. – 1980. – № 1. – P. 15–26.
251. Coulsen, J.C. The effect of age and density of breeding birds on the time of breeding of the kittiwake *Rissa trydactyla* [Text] / J.C. Coulsen, E. White // Ibis. – 1960. – № 4. – P. 71–87.

252. Coulsen, J.C. The influence of age on the breeding biology and survival of the Arctic Tern / J.C. Coulsen, J. Horobin // J. Zool. (London) 178, 1976. – S. 47–260.
253. Cramp S. The Birds of the Western Palearctic / S. Cramp, K. Simmons // Oxford, London, New York: Oxford Univ. Press. – 1983. – Vol.3. – 913 p.
254. Glutz von Blotzheim U.N. Handbuch der Vogel der Mitteleuropas. / U.N. Glutz von Blotzheim, K.M. Bauer // Wiesbaden: Akad. Verl. – 1982. – Bd. 8/1. – 699 S.
255. Hall, G.O. The relationship between the first year egg production and the egg production of later years [Text] / G.O. Hall, D. R. Marble // Poultry Sci. – № 4. – 1931. – P. 123–129.
256. Horn, H. The adaptive significance of colonial nesting in the Breneers blackbird (*Euphagus cyanocephalus*) [Text] / H. Horn // Ecology. – 1968. – V. 49. – № 4. – P. 18–29.
257. Issenmann, P. Donnees sur la biologia de la reproduction de la mouette rieuse en Camargue [Text] / P. Issenmann // Nos oiseaux. – 1977. – Vol. 34. – P. 143–154.
258. Kuo, Z.Y. On togeny of embryonic behavior in Aves. The influence of embryonic movements upon the behavior after hatching [Text] / Z.Y Kuo // J. comp. Psychol. – 1932. – Vol. 14. – P. 109–122.
259. Meyburg B.U. Siblings aggression and mortality among nestling eagles / B.U. Meyburg [Text] / B.U. Meyburg // Ibis. – 1974. – Vol. 1. – P. 224–228.
260. Parsons, J. Nestling density and breeding success in Hering Gull [Text] / J. Parsons // Ibis. – 1976. – Vol. 118. – P. 517–520.

261. Patterson, J.J. Timing and spacing of broods in the black-headed gull (*Larus ridibundus*) [Text] / J.J. Patterson // Ibis. - 1965. - № 4 - P. 433-459.
262. Plate, L. Über Erklärung der Parallelförmigen von Somationen und Mutationen. [Text] / L. Plate // Ztschr. ind. Abst. u. Vererb. Lehre. - 1935. - № 68.
263. Simkiss K. Eggshell porosity and the metabolism of the chick embryo [Text] / J. Zool. (Lond.). - 1980. - Vol. 192. - P. 1-8.
264. Schneirla T.C. Aspects of stimulation and organization in approach - withdrawal processes underlying vertebrate behavioural development [Text] / T.C. Schneirla. - 1965. - P. 105-109.
265. Tinbergen N. Adaptive of the black-headed Gull *Larus ridibundus* L. [Text] / N. Tinbergen // Proc. XIV Intern. Ornithol. Congr. Oxford, 24-30 Jule 1966. Oxford; Edinburgh. - 1967. - P. 43-59.
266. Ytreberg N.J. Contribution to the breeding biology of the black-headed gull in Norway [Text] / N.J. Ytreberg // Nytt mag. Zool. - 1956. - Bd. 4. - P. 5-1

## ОГЛАВЛЕНИЕ

<b>ВВЕДЕНИЕ</b> .....	3
<b>ГЛАВА I. Материал и методы исследования</b> .....	5
1.1. Методологические аспекты планирования, выполнения и обсуждения результатов исследования ....	6
1.2. Характеристика применения диалектического метода и общенаучных методов исследования ....	11
1.3. Методы физико-географического описания гнездовых биотопов .....	15
1.4. Описание надводной растительности в гнездовом биотопе .....	15
1.5. Полевые методы и методические приемы изучения гнездовой жизни колониальных видов птиц ...	16
1.6. Математическая обработка результатов .....	18
1.7. Изучение пространственно-временной структуры поливидовых и моновидовых колоний .....	19
<b>ГЛАВА II. Физико-географическая характеристика района исследования</b> .....	23
2.1. Рельеф .....	23
2.2. Гидрография .....	24
2.3. Климат .....	24
2.4. Растительность .....	25
2.5. Природно-географическое районирование .....	26
2.6. Физико-географическая характеристика оз. Смолино и оз. Курлады .....	28

**ГЛАВА III. Элиминация в раннем онтогенезе колониальных видов птиц и ее роль в формировании пространственно-временной структуры моновидовых и поливидовых колоний птиц ..... 33**

3.1. Колониальный вариант гнездования как способ снижения уровня элиминации в раннем онтогенезе птиц ..... 33

3.2. Факторы, определяющие изменчивость оологических параметров и интенсивность элиминации ..... 40

3.2.1. *Величина кладки* ..... 40

3.2.2. *Положение гнезда в структуре колонии* ..... 44

3.2.3. *Возраст самки* ..... 46

3.2.4. *Плотность гнездования* ..... 47

3.2.5. *Абиотические факторы* ..... 47

3.2.6. *Антропогенное влияние на оологические параметры* ..... 49

**ГЛАВА IV. Этапы формирования колонии с точки зрения пространственно-временного подхода ..... 50**

4.1. Начальные стадии формирования колониального поселения птиц ..... 50

4.2. Динамика количества гнезд озерной чайки в процессе формирования колонии ..... 64

4.3. Динамика количества гнезд черношейной поганки при формировании поливидовой колонии ..... 71

4.4. Общая характеристика основных этапов формирования поливидовых и моновидовых колоний птиц .....	77
<b>ГЛАВА V. Интенсивность элиминации гнезд в поливидовой колонии птиц .....</b>	<b>80</b>
5.1. Интенсивность элиминации и способы фиксации гнезд в гнездовом биотопе .....	80
5.2. Интенсивность элиминации гнезд в зависимости от положения гнезда в структуре колонии ....	85
5.2.1. Размеры гнезд озерной чайки из разных участков колонии и интенсивность элиминации .....	85
5.2.2. Размеры гнезд черношейной поганки из разных участков колонии и интенсивность элиминации .....	95
<b>ГЛАВА VI. Гетерогенность оологических параметров и интенсивность элиминации в раннем онтогенезе в зависимости от положения гнезд в структуре колониального поселения .....</b>	<b>101</b>
6.1. Гетерогенность яиц по массе и интенсивность элиминации .....	101
6.2. Длина яиц озерной чайки и черношейной поганки и интенсивность элиминации в раннем онтогенезе .....	108
6.3. Диаметр яиц озерной чайки и черношейной поганки .....	114

6.4. Сравнительные аспекты уровня элиминации яиц в зависимости от порядковых номеров и положения гнезда в структуре колонии .....	122
<b>ГЛАВА VII. Биологические аспекты раннего онтогенеза колониальных видов птиц .....</b>	<b>128</b>
7.1. Длительность и порядок вылупления птенцов озерной чайки .....	128
7.2. Длительность и порядок вылупления птенцов черношейной поганки .....	146
7.3. Размеры 0-суточных птенцов озерной чайки ...	153
7.4. Размеры 0-суточных птенцов черношейной поганки .....	158
<b>ЗАКЛЮЧЕНИЕ .....</b>	<b>166</b>
<b>БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК .....</b>	<b>168</b>

Научное издание

Ламехов Юрий Геннадьевич  
Буланова Марина Анатольевна

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ СТРУКТУРА  
ПОЛИВИДОВЫХ И МОНОВИДОВЫХ КОЛОНИЙ ПТИЦ  
И ЭЛИМИНАЦИЯ В РАННЕМ ОНТОГЕНЕЗЕ  
Монография

ISBN 978-5-906908-87-2

Работа рекомендована РИСом университета  
Протокол № 1/17 пункт 7, от 30.11.2017 г.

Издательство ЮУрГГПУ  
454080 г. Челябинск, пр. Ленина, 69

Эксперт Н.В. Ефимова  
Редактор Н.С. Бокова  
Технический редактор А.Г. Петрова

Подписано в печать 07.11.2017

Формат 60×84/16

Объем 5,97 уч.-изд. л. (8,54 печ. л.)

Тираж

Заказ №

Отпечатано с готового оригинал-макета  
в типографии ЮУрГГПУ  
454080 Челябинск, пр. Ленина, 69