

ДЛИТЕЛЬНОСТЬ ИНКУБАЦИИ ЯИЦ КОЛОНИАЛЬНЫХ ВИДОВ ПТИЦ

© 2018

Ламехов Юрий Геннадьевич, доктор биологических наук,
профессор кафедры общей биологии и физиологии
Южно-Уральский государственный гуманитарно-педагогический университет
(г. Челябинск, Российская Федерация)

Аннотация. В данной статье рассматривается один из аспектов биологии раннего онтогенеза птиц – длительность инкубации яиц, которая определялась как промежуток времени между откладкой яйца и вылуплением из него птенца. Ооморфологические параметры определены с учетом порядкового номера отложенных яиц. Параметры раннего онтогенеза птиц изучены на примере колониально гнездящихся видов: черношейной поганке (*Podiceps nigricollis* C.L. Brehm.) и озерной чайке (*Larus ridibundus* L.). В пределах колониального поселения названных видов выделились биологический центр и периферия колонии. При изучении параметров раннего онтогенеза птиц и ооморфологических характеристик учитывался также порядковый номер яйца. В ходе полевых и лабораторных исследований установлено, что инкубации яиц протекает дольше в яйцах из гнезд биологического центра колонии. Дольше инкубируются первые яйца. Названные особенности четко проявляются в раннем онтогенезе озерной чайки. Увеличение длительности инкубации яиц происходит на фоне увеличения их массы и снижения концентрации лизоцима в белковой оболочке яйца. Длительность инкубации яиц является одним из результатов эмбрионализации как способа эволюции онтогенеза. В большей степени проявление результатов эмбрионализации выявлено для первых яиц в гнездах биологического центра колонии. Эмбрионализация приводит не только к увеличению длительности инкубации яиц. Один из результатов проявления эмбрионализации – снижение интенсивности элиминации в раннем онтогенезе, что оказывает влияние на количество особей, размножающихся в колонии, и соответственно на структуру колониального поселения птиц.

Ключевые слова: колония птиц; поливидовая колония птиц; структура колонии птиц; биологический центр колонии; периферия колонии; ранний онтогенез птиц; черношейная поганка; озерная чайка; длительность инкубации яиц; насиживание; факторы инкубации; яйцекладка; собственно насиживание; порядковый номер яйца; лоток гнезда; масса яйца; лизоцим; белковая оболочка яйца; эмбрионализация онтогенеза; эволюция онтогенеза.

Введение

Особенности раннего онтогенеза птиц изучены на представителях нескольких отрядов. На этом этапе онтогенеза срабатывает комплекс механизмов, обеспечивающих протекание инкубации и насиживания. Насиживание включает совокупность поведенческих реакций птиц, направленных на регуляцию факторов инкубации и защиту гнезда. К факторам инкубации относятся температура, ориентация яиц в гнезде, перемещение и повороты яиц. Насиживание создает условия для инкубации как процесса совокупного действия факторов, обеспечивающих протекание эмбрионального развития [1, с. 54–83]. Продолжительность насиживания – время между откладкой первого яйца и вылуплением птенца из последнего яйца [2, с. 345–377]. В насиживании выделяют три периода: яйцекладка, собственно насиживание (промежуток времени от откладки последнего яйца до вылупления первого птенца) и период вылупления птенцов [3, с. 331–333]. Насиживание, начинающееся в период откладки яиц, направлено на поддержание жизнеспособности и защиту кладки от разорения [4, с. 47–50]. Особенности насиживания в период яйцекладки являются причиной разновременности вылупления птенцов, что влияет на темпы их роста и имеет прямое отношение к интенсивности элиминации птенцов [5, с. 41–45]. Инкубация яиц как процесс, тесно связанный с насиживанием, начинается у птиц с откладки первого яйца [6, с. 40–46].

Протекание насиживания и инкубации возможно благодаря этологическим особенностям размножающихся птиц, которые проявляются при наличии

гнездовой постройки. У большинства видов птиц лоток гнезда имеет котлообразную форму, обеспечивающую расположение яиц в определенном порядке под телом насиживающей птицы [7, с. 109–114].

Таким образом, одной из характеристик раннего онтогенеза птиц является длительность инкубации. Анализ литературы показал, что при изучении этого параметра раннего онтогенеза птиц недостаточно выяснены причины, определяющие длительность инкубации, которая зависит от сочетания экологических факторов и особенностей биологии размножающихся птиц.

Цель исследования: изучение длительности инкубации яиц на примере колониально гнездящихся видов с учетом положения гнезда в структуре колонии и порядкового номера яйца в гнезде.

Объекты исследования

Длительность инкубации яиц изучалась на примере колониально гнездящихся видов птиц – черношейной поганке (*Podiceps nigricollis* C.L. Brehm.) и озерной чайке (*Larus ridibundus* L.).

Материалы и методика исследования

Черношейная поганка и озерная чайка образуют поливидовую колонию, расположенную на оз. Курлады в окрестностях г. Копейска Челябинской области. Исследования начаты в 1988 году и продолжаются по настоящее время. Озеро Курлады относится к эвтрофному типу озер. Обильная кормовая база привлекает на гнездовой период достаточно большое количество видов, которые могут быть отнесены к разным экологическим группам.

При изучении размножения озерных чаек и черношейных поганок учитывались размеры гнезд, морфологические параметры яиц и длительность инкубации. Длительность инкубации определялась как промежуток времени от откладки яйца до вылупления птенца. Яйца метились быстросохнущей краской в день снесения [8, с. 143].

Содержание лизоцима в белковой оболочке яиц обоих видов птиц определено в лабораторных условиях методом диффузии в агаре [9, с. 1–208].

Полученные результаты обработаны математически с вычислением стандартных параметров вариационного ряда [10, с. 1–293].

Описание гнездовой жизни озерной чайки, черношейной поганки проведено с учетом структуры колониального поселения птиц. В пределах колонии выделялись две части: биологический центр и периферия. Биологическим центром является та часть колонии, в которой появляются первые гнезда и где впоследствии отмечается максимальная плотность гнездования. Вокруг биологического центра формируется периферия колониального поселения [11, с. 71–87; 12, с. 1068–1076].

Результаты исследований и их обсуждение

Черношейная поганка использует для постройки гнезда в основном вегетативные органы тростника обыкновенного (*Phragmites communis*). Гнезда фиксируются среди зарослей тростника. К моменту завершения кладки гнездо черношейной поганки имеет следующие размеры по средним величинам: диаметр гнезда 34,2 см, диаметр лотка 11,1 см, высота надводной части гнезда 6,3 см, а глубина лотка 3,7 см. Количество яиц в завершённой кладке от 2 до 6, при средней величине – 3,8 яйца на гнездо, по данным 1988–2006 гг.

Озерная чайка, как и черношейная поганка, для строительства гнезда использует, как правило, вегетативные органы тростника обыкновенного. Средние размеры гнезд при завершённой кладке следующие: диаметр гнезда 33,1 см, диаметр лотка 16,3 см, высота гнезда 12,8 см, глубина лотка 4,7 см. Завершённая кладка состоит из 1–5 яиц при средней величине кладки – 2,6 яйца на гнездо, по данным 1988–2006 гг.

По средним величинам параметры гнезд и величины завершённой кладки как у озерной чайки, так и у черношейной поганки могут различаться на статистически достоверном уровне для гнезд из биологического центра и периферии колонии.

Длительность инкубации яиц черношейной поганки, по литературным данным, оценивается в 20–22 суток (при средней величине этого показателя 22,3 суток [13, с. 96–97; 14, с. 1–207]), но не описывается зависимость этого показателя от порядкового номера яйца в гнезде и положения гнезда в структуре колониального поселения. Данные по длительности инкубации яиц черношейной поганки, полученные при изучении этого параметра в 1988 и 1989 гг., представлены в табл. 1.

Анализ полученных результатов показал, что длительность инкубации яиц по всей выборке материала изменялась от 17 до 24 суток. По средним величинам длительности инкубации, для яиц, отложенных в 1988 г., не выявляются статистически достоверные различия между яйцами разного порядко-

вого номера, а также между яйцами из гнезд биологического центра и периферии колонии. Статистически достоверны различия по длительности инкубации между первыми яйцами из гнезд центра и периферии колонии в 1989 г. ($t = 3,5$; $p < 0,01$). Высокая степень достоверности различий выявлена также на материале 1991 г.: в гнездах биологического центра колонии яйца инкубировались дольше по сравнению с яйцами из гнезд периферии колонии. Так, средняя продолжительность инкубации первых яиц из гнезд биологического центра колонии 22,4 сут., а периферии – 20,3 сут., при $t = 2,8$; $p < 0,05$.

Таблица 1 – Длительность инкубации яиц черношейной поганки (1988/1989 гг.)

Порядковый номер яйца	п	\bar{X}	$\pm\sigma$	min	max
Биологический центр колонии					
1	15/19	20,5/21,6	1,09/1,31	18/19	23/24
2	14/19	20,9/20,5	0,79/1,35	20/17	23/23
3	13/17	20,5/21,1	1,55/1,81	18/17	24/23
4	12/14	19,8/19,9	1,57/1,19	17/17	23/22
5	2/3	20,1/20,7	–/2,49	20/18	21/24
Периферия колонии					
1	22/13	20,7/19,9	1,18/1,41	19/18	24/22
2	17/13	20,4/19,6	1,42/1,69	18/17	23/22
3	19/10	20,3/18,6	1,13/1,2	18/17	23/21
4	16/6	20,2/18,7	0,88/1,69	18/17	21/21
5	2/–	19,5/–	–/–	19/–	20/–

Длительность инкубации яиц черношейной поганки изучалась при размножении этого вида птицы на оз. Курлады, в районе очистных сооружений. Результаты исследований, полученные при математической обработке материала за 2002 и 2003 гг., приведены в табл. 2.

Таблица 2 – Длительность инкубации яиц черношейной поганки (2002/2003 гг.)

Порядковый номер яйца	п	\bar{X}	$\pm\sigma$	min	max
Биологический центр колонии					
1	22/28	21,6/21,3	1,42/1,39	19/20	24/24
2	19/26	22,1/21,6	1,34/1,45	17/19	22/23
3	19/26	22,2/22,0	0,99/1,01	18/19	23/23
4	16/23	21,8/20,9	0,84/0,96	19/19	22/23
5	6/7	20,4/21,0	0,93/0,85	18/18	22/22
Периферия колонии					
1	19/23	20,6/20,9	1,22/1,09	17/18	22/23
2	16/14	20,8/21,1	1,32/1,26	18/19	21/22
3	13/14	20,3/20,6	0,96/1,34	18/18	21/22
4	10/9	19,8/20,8	1,22/1,64	17/18	21/21
5	2/–	19,0/–	–/–	18/–	20/–

Для такого показателя, как длительность инкубации яиц, выявлена изменчивость в зависимости от порядкового номера яйца в гнезде и положения гнезда в пределах колониального поселения. При изучении размножения черношейных поганок в 2002 г. выявлены статистически достоверные различия в длительности инкубации яиц одного порядкового

номера, но из гнезд, расположенных в разных участках колонии. Так, различия по длительности инкубации яиц первого порядкового номера из гнезд центра и периферии колонии достоверны при $t = 2,5$; $p < 0,05$, второго $t = 2,9$; $p < 0,07$, третьего $t = 5,4$; $p < 0,001$, а между яйцами четвертого порядкового номера при $t = 4,6$; $p < 0,001$.

Длительность инкубации яиц черношейной поганки как параметр, описывающий биологические аспекты раннего онтогенеза, изменяется в определенных пределах. Одним из показателей степени изменчивости этой характеристики является величина среднего квадратического отклонения. Из данных, приведенных в таблицах 1 и 2, видно, что степень изменчивости длительности инкубации яиц различна для яиц разного порядкового номера, а также различается для яиц из гнезд биологического центра и периферии колонии. Изменчивость длительности инкубации яиц понижается с повышением порядкового номера яйца в гнезде. Некоторое увеличение изменчивости этого параметра отмечается для гнезд из биологического центра колонии. В итоге максимальная степень изменчивости длительности инкубации яиц выявляется для яиц из гнезд биологического центра колонии, а также может проявиться в процессе насиживания яиц, которые откладываются самкой в начале периода яйцекладки. Изменчивость длительности инкубации яиц носит адаптивный характер. По данным, полученным в ходе многолетних исследований, установлено, что в биологическом центре колонии ниже интенсивность элиминации гнезд, яиц и птенцов. Периферическая часть колониального поселения может быть разрушена под действием абиотических и биотических факторов среды при определенной интенсивности их действия. В итоге при более высокой вероятности выживания развивающихся птенцов допустима ситуация увеличения продолжительности эмбрионального развития и повышения степени изменчивости этой характеристики раннего онтогенеза колониальных видов птиц. Периферия колонии строится позднее биологического центра и отличается высокой степенью элиминации яиц, гнезд и птенцов, что обусловлено особыми условиями, складывающимися в этой части колониального поселения. В таких условиях повышение вероятности выживания с достижением стадии вылупления возможно при сокращении длительности инкубации и снижении степени изменчивости этого признака.

Длительность инкубации яиц озерной чайки изучалась на нескольких территориях Российской Федерации. В литературе приводятся сведения о том, что этот этап раннего онтогенеза продолжается 20–25 суток [15, с. 1–311; 16, с. 52–58; 17, с. 74–85]. Длительность инкубации яиц этого вида птицы изучалась с учетом порядкового номера яиц в кладке [18, с. 13–19].

Данные по длительности инкубации яиц озерной чайки, полученные при изучении биологии гнездовой жизни этого вида в зоне покоя на оз. Курлады, приведены в табл. 3.

Яйца озерной чайки, как и черношейной поганки, инкубируются в течение разного интервала времени. Для озерной чайки, в отличие от черношейной поганки, установлена более длительная инкубация яиц первого порядкового номера. Минимальная продол-

жительность инкубации яиц характерна для третьих яиц в кладке. При изучении длительности инкубации яиц на материале 1988 г. выявлены статистически достоверные различия между первыми и вторыми яйцами ($t = 2,5$; $p < 0,05$), первыми и третьими ($t = 3,6$; $p < 0,01$) из гнезд биологического центра, а также первыми и вторыми ($t = 2,4$; $p < 0,05$), первыми и третьими ($t = 3,3$; $p < 0,01$) яйцами из гнезд периферии колонии. На материале, собранном в 1988 г., не доказано наличие статистически достоверных различий в длительности инкубации яиц из разных участков колониального поселения птиц. Статистически достоверные различия по длительности инкубации выявлены между первыми яйцами из биологического центра и периферии колонии на материале 1989 г.

Таблица 3 – Длительность инкубации яиц озерной чайки (1988/1989 гг.)

Порядковый номер яйца	п	\bar{X}	$\pm\sigma$	min	max
Биологический центр колонии					
1	20/29	24,4/23,9	0,92/1,14	23/22	27/26
2	14/21	23,7/23,3	0,79/1,55	22/21	25/29
3	9/16	23,1/22,3	0,88/1,10	22/21	25/25
Периферия колонии					
1	15/13	24,8/20,2	1,88/4,64	20/19	29/25
2	15/3	23,5/23,0	0,88/–	22/–	25/–
3	9/3	22,2/22,3	1,81/–	19/–	24/–

Озерная чайка, как и черношейная поганка с 1992 г., и по настоящее время гнездится в составе поливидовой колонии в районе очистных сооружений оз. Курлады. Длительность инкубации яиц этого вида птиц изучалась, например, при размножении птиц этого вида в 2002 и 2003 гг., результаты математической обработки полученных данных приведены в табл. 4.

Таблица 4 – Длительность инкубации яиц озерной чайки (2002/2003 гг.)

Порядковый номер яйца	п	\bar{X}	$\pm\sigma$	min	max
Биологический центр колонии					
1	25/38	25,1/24,1	0,98/1,13	24/22	28/26
2	22/37	24,5/23,7	1,41/1,21	22/21	29/26
3	17/28	23,3/22,8	1,18/1,06	21/21	26/25
Периферия колонии					
1	5/10	22,4/23,5	0,49/0,92	22/22	23/25
2	4/8	22,5/23,3	0,87/1,19	22/21	24/25
3	2/6	21,0/22,0	–/0,57	20/21	22/23

По данным 2002–2003 гг., длительность инкубации яиц озерной чайки изменялась от 20 до 29 суток, что соответствует степени изменчивости этого показателя в 1988 и 1989 гг. В большинстве случаев различия по средним арифметическим величинам этой характеристики статически достоверны. Статическая достоверность различий не выявлена между первыми – вторыми яйцами из гнезд биологического центра и периферии колонии.

Изучение длительности инкубации яиц в 2002 и 2003 гг. позволило выявить следующие особенности изменчивости этого параметра в раннем онтогенезе озерной чайки:

– средние значения длительности инкубации яиц выше для яиц из гнезд биологического центра колонии;

– длительность инкубации яиц разного порядкового номера различна для яиц как биологического центра, так и периферии колонии.

В итоге, для яиц озерной чайки и черношейной поганки проявляется тенденция увеличения длительности инкубации яиц для гнезд биологического центра. У озерной чайки длительнее инкубируются яйца первого порядкового номера как в биологическом центре, так и на периферии колонии. В раннем онтогенезе черношейной поганки не выявлена четкая зависимость между порядковым номером яйца в гнезде и длительностью инкубации. Увеличение длительности инкубации яиц в гнездах биологического центра у колониально гнездящихся видов приводит с точки зрения существования колонии к следующим результатам:

– размножающиеся птицы длительнее находятся в биологическом центре колонии, обеспечивая условия для протекания насиживания и инкубации яиц;

– более длительное пребывание птиц в пределах биологического центра колонии при обеспечении защиты от хищников способствует сохранению гнезд, а значит, и общего количества размножающихся особей;

– длительность пребывания птиц на определенных участках колониального поселения и характер их распределения обуславливают формирование структуры колонии, что приводит, например, к формированию биологического центра и периферии колонии.

Длительность инкубации яиц зависит от комплекса причин, среди которых выделяют причины, связанные с биологическими особенностями размножающихся птиц, а также причины, относящиеся к экологическим факторам среды обитания. Признано, что длительность инкубации связана с массой яиц [19, с. 147–150] и возрастом самки [20, с. 32–34].

Таблица 5 – Масса яиц озерной чайки (1988/1989 гг.)

Порядковый номер яйца	п	\bar{X}	$\pm\sigma$	min	max
Биологический центр колонии					
1	21/60	37,2/35,3	4,58/3,42	33,5/29,0	53,9/41,1
2	19/52	35,6/34,3	3,02/4,03	30,1/27,9	44,8/49,6
3	11/33	35,1/32,6	1,95/3,29	33,0/26,8	40,0/40,4
Периферия колонии					
1	37/34	37,6/33,9	3,18/3,04	30,3/25,5	43,7/40,0
2	24/20	36,5/33,9	2,97/2,79	29,3/28,5	41,6/40,7
3	17/10	34,5/32,3	3,26/2,21	27,0/29,4	41,0/36,8

В 1988 г. не выявлены статистически достоверные различия между средними величинами массы яиц из гнезд биологического центра и периферии колонии. Различия в длительности инкубации яиц одного порядкового номера, но из гнезд, расположенных в разных частях колониального поселения, также статистически не достоверны. Статистически достоверными оказались различия между средними величинами массы первых и третьих, отложенных в

Использование инструментальных методов исследования позволило доказать зависимость длительности инкубации и насиживания от длительности пребывания насиживающей птицы на гнезде, температуры окружающей среды, а также внутригнездовой температуры [1, с. 1–231].

Полученные в ходе полевых и лабораторных исследований данные о массе яиц и концентрации лизоцима в белковой оболочке яиц позволяют сравнить их с длительностью инкубации яиц с учетом порядкового номера яйца и положения гнезда в структуре колониального поселения.

По данным 1988 г., масса яиц черношейной поганки изменялась по абсолютным величинам от 17,8 г до 25,4 г. Установлены некоторые различия между средними величинами массы яиц разного порядкового номера в гнездах как биологического центра, так и периферии колонии, но статистическая достоверность различий не выявлена. Так, средняя масса первых яиц из гнезд биологического центра колонии составляла 21,3 г ($n = 23$), а из гнезд периферии колонии 21,9 г ($n = 32$). На материале 1988 г. при отсутствии достоверных различий по средней массе яиц не выявлены статистически достоверные различия в длительности инкубации яиц. По результатам полевых исследований, проведенных в 1989 г., средняя масса первых яиц черношейной поганки из гнезд биологического центра колонии 20,7 г ($n = 64$), а из гнезд с периферии колонии 19,6 г ($n = 20$) при статистически достоверных различиях ($t = 2,9$; $p < 0,001$). Таким образом, при статистически достоверных различиях в массе яиц проявляются статистически достоверные различия в длительности инкубации. Особенности, связанные с соотношением массы яиц и длительности их инкубации, были выявлены на материале 1988 и 1989 гг. и проявились в 2002–2003 гг.

При сравнении данных по длительности инкубации яиц и их массы у озерной чайки получены следующие результаты. Завершенная кладка озерной чайки состоит чаще из трех яиц. С увеличением порядкового номера яйца уменьшается их масса, а также линейные размеры. Данные, полученные при изучении массы яиц озерной чайки, полученные в 1988 и 1989 гг., приведены в табл. 5.

При сравнении данных по длительности инкубации яиц и их массы у озерной чайки получены следующие результаты. Завершенная кладка озерной чайки состоит чаще из трех яиц. С увеличением порядкового номера яйца уменьшается их масса, а также линейные размеры. Данные, полученные при изучении массы яиц озерной чайки, полученные в 1988 и 1989 гг., приведены в табл. 5.

гнезда на периферии колониального поселения ($t = 3,4$; $p < 0,01$).
На материале, полученном в 1989 г., проявилась тенденция уменьшения массы яиц с увеличением порядкового номера яйца в гнезде, что соответствует характеру протекания размножения озерных чаек. На фоне статистически достоверных различий в массе яиц разного порядкового номера выявлены статистически достоверные различия в длительности инкубации яиц.

Результаты математической обработки данных по размножения птиц в 2002–2003 гг., приведены в массе яиц озерной чайки, полученные при изучении табл. 6.

Таблица 6 – Масса яиц озерной чайки (2002/2003 гг.)

Порядковый номер яйца	п	\bar{X}	$\pm\sigma$	min	max
Биологический центр колонии					
1	36/47	36,1/35,6	2,54/2,44	29,5/30,7	41,5/43,0
2	32/36	36,1/34,9	1,91/2,77	32,5/29,9	40,5/42,9
3	26/26	35,6/33,7	1,88/2,11	37,0/28,3	38,6/38,0
Периферия колонии					
1	13/14	32,6/33,9	1,70/2,49	29,2/29,3	35,6/34,6
2	10/10	32,6/33,6	1,75/3,19	29,1/28,9	34,8/39,2
3	5/9	32,4/32,0	2,03/2,56	28,6/28,8	34,2/37,7

Математическая обработка данных, полученных при полевых наблюдениях 2002 г., не подтвердила наличие статистической достоверности различий между средними величинами массы яиц разного порядкового номера из гнезд как биологического центра, так и периферии колонии. Статистическая достоверность различий между средними величинами массы яиц выявлена между яйцами одного порядкового номера, но из разных частей колониального поселения. Так, различия между первыми яйцами из центра и периферии колонии проявляются при $t = 5,5$; $p < 0,001$, вторыми при $t = 5,4$; $p < 0,001$, а между третьими при $t = 3,3$; $p < 0,01$. В 2002 г. проявилось увеличение длительности инкубации яиц из гнезд биологического центра на фоне статистически достоверного увеличения массы яиц. Характер изменчивости массы яиц озерной чайки в 2003 г. соответствует особенностям, проявившимся в 2002 г.

Таким образом, изучение особенностей протекания гнездового периода колониальных видов птиц, на примере черношейной поганки и озерной чайки, позволило выявить прямо пропорциональную зависимость между изменчивостью длительности инкубации яиц и их массой.

В процессе насиживания между телом насиживающей птицы и яйцом устанавливается контакт, необходимый для регуляции действия факторов инкубации [1, с. 1–231]. Инкубация яиц, протекающая в гнезде, сопровождается соприкосновением яйца с гнездовым материалом, перьевым покровом птицы и ее конечностями, что может привести к заражению яйца микроорганизмами.

В процессе эволюции выработались механизмы защиты яйца от микробного заражения. На ранних стадиях индивидуального развития птиц срабатывают физические, химические и бактериолитические механизмы. Бактериолитический вариант защиты связан с наличием лизоцима в белковой оболочке яиц [21, с. 120–234]. Лизоцим выполняет различные функции. Одна из важнейших – обеспечение неспецифического иммунитета [22, с. 35–272]. При изучении развития зародышей у птиц было установлено, что повышение концентрации лизоцима в белковой оболочке яиц, приводит к интенсивному развитию зародышей и сокращает длительность эмбрионального развития птиц [23, с. 36–38; 24, с. 24–25].

Концентрация лизоцима определялась в белковой оболочке яиц черношейной поганки и озерной чайки. По данным 1991 г., концентрация лизоцима в белковой оболочке яиц черношейной поганки изменялась от 2,6 мг/мл до 23 мг/мл. В жидком белке первых яиц из гнезд биологического центра содержалось в сред-

нем 7, 64 мг/мл ($n = 25$) лизоцима, а в яйцах того же порядкового номера из гнезд с периферии колонии – 15, 2 мг/мл ($n = 21$).

Концентрация лизоцима в белковой оболочке яиц озерной чайки определялась в разные сезоны размножения и при гнездовании птиц на разных участках озера. Результаты, полученные в 1990 г., доказали, что для озерной чайки, как и черношейной поганки, отмечается изменчивость этого показателя в зависимости от порядкового номера яйца и положения гнезда в структуре колониального поселения птиц. В первых яйцах из гнезд биологического центра колонии содержится 10,89 мг/мл лизоцима ($n = 21$), в третьих – 12,26 мг/мл ($n = 4$), а в первых яйцах из гнезд периферии – 14,47 мг/мл ($n = 20$) при статистически достоверных различиях.

Таким образом, для яиц биологического центра и периферии колонии выявляется изменчивость по длительности инкубации яиц, которая проявляется на фоне различий статистически достоверного уровня по массе яиц и содержанию в них лизоцима. Для гнезд биологического центра колонии характерна большая длительность инкубации, большая масса яиц и статистически достоверное снижение концентрации лизоцима в белковой оболочке яйца.

По мнению Л.П. Познанина, эволюционный аспект в зоологических исследованиях связан с изучением индивидуального развития и формулируется как проблема изучения эволюции онтогенеза [25, с. 1–295].

Эволюционные преобразования хода индивидуального развития организмов происходят разными путями и приводят в итоге к повышению уровня приспособленности организмов и появлению новых таксонов.

Один из способов эволюции онтогенеза, проявляющийся в эволюции растений и животных – эмбрионализация, приводящая к продлению индивидуального развития и усилению заботы о потомстве. Степень проявления эмбрионализации усиливается с повышением уровня организации [26, с. 1–493]. Названные результаты эмбрионализации, проявляющиеся и у птиц, опираются на существующие адаптации раннего онтогенеза птиц и приводят к возникновению новых адаптаций [27, с. 43–45].

При изучении биологических аспектов раннего онтогенеза колониальных видов птиц описана пространственно-временная структура, в пределах которой возможно обоснованное выделение биологического центра и периферии колонии. По приведенным выше данным, в гнездах биологического центра у черношейной поганки и озерной чайки на статисти-

чески достоверном уровне больше масса яиц, длительнее протекает их инкубация, а в белковой оболочке отмечается меньшее содержание лизоцима. Анализ указанного сочетания биологических аспектов и их изменчивости в разных частях колониального поселения представляет интерес с точки зрения проявления такого способа эволюции онтогенеза, как эмбрионализация. Длительность инкубации яиц и увеличение продолжительности этого периода в раннем онтогенезе птиц является одним из результатов проявления эмбрионализации. Названный результат проявляется в зависимости от массы откладываемых яиц и концентрации лизоцима в их белковой оболочке. В итоге по отношению к раннему онтогенезу, протекающему при размножении птиц в биологическом центре колонии, можно говорить о повышении степени эмбрионализации онтогенеза.

Различия в продолжительности инкубации яиц, их массе и содержании лизоцима в белковой оболочке яиц проявляются, по нашим данным, и в пределах таких обособленных участков, как периферия и биологический центр колонии. Анализ результатов проявления эмбрионализации позволяет сделать предварительный вывод о большей степени проявления эмбрионализации по отношению к развитию эмбрионов в первых яйцах. Эта особенность раннего онтогенеза проявляется при наличии статистической разницы по параметрам между первыми и последними яйцами в гнезде, что отмечается, например, в раннем онтогенезе озерной чайки. Для черношейной поганки нами не выявлены статистически достоверные различия, например, по массе и длительности инкубации яиц в зависимости от порядкового номера яйца, что может быть связано с более низким уровнем организации черношейной поганки, как представителя отряда поганкообразные, по сравнению с озерной чайкой, относящейся к отряду ржанкообразные, занимающим иной статус в современной системе класса птицы.

Различия между биологическим центром и периферией колониального поселения, в котором размножались черношейные поганки и озерные чайки, выявленные при изучении массы яиц, доказывают возрастную гетерогенность колониального поселения птиц. По оологическим данным, полученным в ходе многолетних полевых исследований, можно сделать вывод о том, что в биологическом центре колониального поселения птиц размножаются птицы старшего, по сравнению с периферией, возраста. Таким образом, для птиц, формирующих биологический центр колонии и относящихся к старшей возрастной группе, характерна большая степень эмбрионализации раннего онтогенеза, оказывающая влияние на успешность размножения птиц, количество особей в определенном участке колонии и, соответственно, на структуру колониального поселения птиц.

Данные полевых и лабораторных исследований по изучению некоторых аспектов биологии колониально гнездящихся видов птиц позволили прийти к следующим выводам:

1. В раннем онтогенезе колониально гнездящихся видов проявляется гетерогенность по массе яиц, длительности инкубации яиц и содержанию лизоцима в белковой оболочке яйца.

2. Характер проявления изменчивости массы, длительности инкубации яиц и концентрации лизо-

цима в белковой части яйца связан с порядковым номером яйца и положением гнезда в структуре колониального поселения птиц.

3. Максимальные значения массы и длительности инкубации яиц у озерной чайки характерны для яиц первого порядкового номера в гнездах из биологического центра. Для яиц черношейной поганки не выявлены статистически достоверные различия по массе и длительности инкубации яиц разного порядкового номера, а также с разным положением в пределах колониального поселения птиц.

4. Статистически достоверное увеличение длительности инкубации яиц в гнездах из биологического центра колонии проявляется при статистически достоверном увеличении массы яиц и снижении концентрации лизоцима в белковой оболочке яиц и приводит к снижению вероятности элиминации в раннем онтогенезе птиц. Эта ситуация приводит также к увеличению количества размножающихся особей и сохранению пространственно-временной структуры колониального поселения птиц.

Список литературы:

1. Болотников А.М., Шураков А.И., Каменский Ю.Н., Добринский Л.Н. Экология раннего онтогенеза птиц. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985. 231 с.
2. Anfinson M. Gallinula chorapus in Narge // *Sterna*, 1961. Vol. 4. № 9. P. 345–377.
3. Болотников А.М., Шураков А.И. К изучению насиживания у птиц: сборник материалов 4-й науч. конф. зоологов педагогических институтов. Горький, 1970. С. 331–333.
4. Шураков А.И. Величина разновозрастности эмбрионов птиц при трех типах насиживания в период откладки яиц // *Экология*. 1978. № 3. С. 47–52.
5. Болотников А.М., Шураков А.И., Каменский Ю.Н. Типы насиживания в период яйцекладки у птиц и разновременность вылупления птенцов // Сборник статей по орнитологии. Пермь, 1974. Т. 122. С. 41–45.
6. Болотников А.М., Шураков А.И., Каменский Ю.Н., Королев В.К. Условия и характер развития эмбрионов птиц в период яйцекладки // *Экология*. 1970. № 4. С. 40–46.
7. Болотников А.М., Добродеева А.Н., Каменский А.Н. Экологические аспекты насиживания у птиц: материалы 2-й итоговой науч. конф. зоологов Волжско-Камского края. Казань, 1975. С. 109–114.
8. Болотников А.М., Калинин С.С. Методика изучения насиживания и инкубации. Пермь, 1977. 43 с.
9. Бухарин О.В., Васильев Н.В. Лизоцим и его роль в биологии и медицине. Томск: ТГУ, 1974. 208 с.
10. Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высшая школа., 1990. 293 с.
11. Coulson J.C., White E. The effect of age and density of breeding birds on the time of breeding of the kittiwake *Rissa trydactyla*. *Ibis*. 1960. 102. № 4. P. 71–87.
12. Харитонов С.П. Структура колонии и динамика переселения озерных чаек (*Larus ridibundus*) в сезон размножения // *Зоологический журнал*. 1983. Т. 62, вып. 7. С. 1068–1076.
13. Карташев Н.Н. Систематика птиц. М.: Высшая школа, 1974. 367 с.
14. Гордиенко Н.С. Сравнительная экология поганок степной зоны Северного Казахстана: дис. ... канд. биол. наук. М., 1983. 207 с.

15. Колосов А.М., Лавров Н.П., Михеев А.В. Биология промыслово-охотничьих птиц СССР. М.: Высшая школа, 1983. 311 с.
16. Птушенко Е.С., Иноземцев А.А. Биология и хозяйственное значение птиц Московской области и сопредельных территорий. М.: МГУ, 1968. 464 с.
17. Маматов А.Ф. Озерные чайки (*Larus ridibundus*) в Башкирии // Современная орнитология. М.: Наука, 1990. С. 74–85.
18. Климова И.Г., Бушмакин А.Н., Гладкин Н.В., Сухоруков С.Н. Темп откладки яиц и эмбрионального развития озерной чайки на Юго-Востоке Пермской области // Гнездовая жизнь птиц. Пермь, 1984. С. 13–19.
19. Rahn A.G. The avian egg: incubation time and water loss. Condor. 1974. № 76. P. 147–150.
20. Отырганьева А., Позднякова Н., Ромадина Е., Кабакова М. Некоторые вопросы инкубации при загрузке инкубаторов партией разновозрастных яиц // Птицеводство. 1979. № 1. С. 32–34.
21. Романов А.А., Романова А.И. Птичье яйцо. М.: Пищепромиздат, 1959. 620 с.
22. Коляков Я.Е. Ветеринарная иммунология. М.: Агропромиздат, 1986. 272 с.
23. Митюшников В., Кравинко Н. Контроль уровня естественной резистентности кур // Птицеводство. 1980. № 11. С. 36–38.
24. Крыканов А. Лизоцим белка яиц в оценке воспроизводительных качеств кур // Птицеводство. 1982. № 6. С. 24–25.
25. Познанин Л.П. Эколого-морфологический анализ онтогенеза птенцовых птиц. М.: Наука, 1979. 295 с.
26. Шмальгаузен И.И. Проблемы дарвинизма. Л.: Наука, 1969. 493 с.
27. Болотников А.М. Эмбрионизация онтогенеза птиц // Проблемы региональной экологии животных в цикле зоологических дисциплин педвуза. Витебск. 1984. Ч. 1. С. 43–45.

DURATION OF COLONIAL BIRD SPECIES EGG INCUBATION

© 2018

Lamekhov Yuri Gennadievich, doctor of biological sciences,
professor of General Biology and Physiology Department

South Ural State Humanitarian Pedagogical University (Chelyabinsk, Russian Federation)

Abstract. The paper deals with one of the aspects of bird early ontogenesis biology – egg incubation duration, which was defined as the time interval between egg laying and hatching from it. The oomorphological parameters are determined taking into account the ordinal number of the laid eggs. Parameters of early ontogeny of birds are studied on the example of colonially nesting species: blackberry toadstool (*Podiceps nigricollis* C.L. Brehm.) and lake gull (*Larus ridibundus* L.). Within the colonial settlement of these species, the biological center and the periphery of the colony were isolated. When studying the parameters of early ontogeny of birds and oomorphological characteristics, the same number of eggs was taken into account. During field and laboratory studies it was found that the incubation of eggs lasts longer in eggs from the nests of the biological center of the colony. The first eggs are incubated longer. These features clearly manifested in the early ontogeny of the gull. The increase in the egg incubation duration occurs against the background of an increase in their mass and a decrease in the concentration of lysozyme in the protein shell of the egg. Egg incubation duration is one of the results of embryonalization as a way of evolution of ontogeny. The manifestation of the results of embryogenesis was revealed for the first eggs in the nests of the biological center of the colony. Embryonalization leads to an increase in egg incubation duration as well as to a decrease in the intensity of elimination in early ontogenesis, which affects the number of individuals breeding in the colony and, accordingly, the structure of the colonial settlement of birds.

Keywords: bird colony; bird colony structure; colony's biological center; colony periphery; early ontogeny of birds; black-eared toadstool; gull; incubation time; incubation; incubation factors; oviposition; actual incubation; egg serial number; tray nests; egg mass; lysozyme; albuminous membrane of egg; embryogenesis of ontogenesis; evolution of ontogeny.

УДК 574

Статья поступила в редакцию 18.12.2017

ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКАЯ ПРИУРОЧЕННОСТЬ И РЕСУРСНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА *ARCTOSTAPHYLOS UVA-URSI* (L.) SPRENG. В КИРОВСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2018

Лугинина Екатерина Андреевна, научный сотрудник отдела экологии и ресурсоведения;
ассистент кафедры экологии и зоологии

Егошина Татьяна Леонидовна, доктор биологических наук, профессор,
главный научный сотрудник отдела экологии и ресурсоведения; профессор кафедры экологии и зоологии
Всероссийский научно-исследовательский институт охотничьего хозяйства и звероводства
им. профессора Б.М. Житкова (г. Киров, Российская Федерация);
Вятская государственная сельскохозяйственная академия (г. Киров, Российская Федерация)

Аннотация. В работе представлены материалы по фитоценотической приуроченности и ресурсным параметрам *Arctostaphylos uva-ursi* в Кировской области. В сосняке травяно-лишайниковом подзоны хвойно-широколиственных лесов вид наиболее близок к фитоценотическому оптимуму, где ценопопуляции толкнянки обыкновенной наиболее урожайны ($56,1 \pm 4,2$ г/м²) и вид имеет наибольшее проективное покрытие