

1961. Об утилизации пищи рыбами-планктофагами // Тр. Севастопольск. биол. ст., 14, 188–201.
- Кокс Д., Смит У., 1966. Теория очередей. М.: Мир, 1 – 218.
- Михеев В.Н., Пакульская Д.С., 1989. Изменчивость характеристик пищевого поведения молоди рыб // Экспериментальные и полевые исследования поведения и распределения рыб. М.: изд. ИЭМЭЖ АН СССР, 5–24.
- Перуева Е.Г., Виленкин Б.Я., 1970. Питание *Calanus glacialis* (Jashnov) при разной концентрации водорослей // Докл. АН СССР, 194, 4, 943–945.
- Рекубретский В.А., Виленкин Б.Я., 1968. Формирование рациона у молоди севанской форели при разных температурах // Докл. АН АрмССР, 46, 2, 75–82.
- Тен В.С., 1967. О трофическом взаимодействии примитивных пар хищник – жертва у водных организмов // Структура и динамика водных сообществ и популяций. Киев: Наукова думка, 16–43.
- Шпарковский И.А., 1986. Физиология пищеварения рыб: двигательная функция. Л., Наука, 1–176.
- Colgan P., 1973. Motivational analysis of fish feeding // Behaviour, 45, 1–2, 38–66.
- Dawkins R., Dawkins M., 1973. Decisions and the uncertainty of behaviour // Behaviour, 45, 1–2, 83–103.
- Grove D.G., 1986. Gastro-intestinal physiology: rates of food processing in fish // Fish physiology: recent advances. Croom Helm, 140–152.
- Holling C.S., 1965. The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation // Mem. Entomol. Soc. Canada, 45, 1–60.
- Kennedy J.S., 1987. Animal motivation: the beginning of the end? // Perspectives in chemoreception and behavior. N.Y.: Springer, 17–31.
- Magnuson J.J., 1969. Digestion and food consumption by skipjack tuna *Katsuwornius pelamis* // Trans. Amer. Fish. Soc., 98, 379–392.
- Metcalfe N.B., Huntingford F.A., Thorpe J.E., 1986. Seasonal changes in feeding motivation of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) // Canad. J. Zool., 64, 2439–2446.
- Parsons T.R., Le Brasseur R.J., Fulton J.D., 1967. Some observations in the dependence of zooplankton grazing on the cell size and concentration of phytoplankton blooms // J. Oceanogr. Soc. Jap., 23, 1, 10–17.
- Rashevsky N., 1959. Some remarks on the mathematical theory of nutrition of fishes // Bull. Math. Biophysics, 21, 161–183.

ИЭМЭЖ АН СССР
(Москва)

Поступила в редакцию
7 июня 1988 г.

FOOD CONSUMPTION TIME ASSESSED EXPERIMENTALLY FOR *PUNTUS ARULIUS* (PISCES, CYPRINIDAE)

B. Ya. VILENKIN, Ye. V. BERUOZKINA

Institute of Animal Evolutionary Morphology and Ecology, USSR Academy of Sciences (Moscow)

Summary

In the experiments lasting up to 5 hours various fish specimens were given food (bloodworm) at a varying frequency. At a low frequency (0.2 min^{-1}) each food bit is eaten up with a constant feeding rate. With high frequencies (0.3 min^{-1} and without restrictions) every food bit is eaten up at the beginning, later, the consumption is alternating with the refusals. The average feeding rate, though lower than at the beginning, remains constant. Food intake and refusal periods are distributed exponentially in duration. It is assumed that the refusals are not caused by the changing motivation but rather are due to the overloaded system of food processing.



Vlaams Instituut voor de Zee
Flanders Marine Institute

УДК 598.422.2

©

М.Е. ГАУЗЕР

АСИНХРОННОЕ ВЫЛУПЛЕНИЕ ПТЕНЦОВ КАК ОДИН ИЗ ФАКТОРОВ, ОБУСЛОВЛИВАЮЩИХ ЮВЕНИЛЬНУЮ СМЕРТНОСТЬ В ПОСЕЛЕНИИ ПЕСТРОНОСОЙ КРАЧКИ *STERNA SANDVICENSIS*

Проведена экспериментальная проверка гипотезы "регулирования величины выводка", согласно которой младшие птенцы в выводке составляют резерв, выживающий в годы с благоприятными трофическими условиями и подверженный повышенной смертности в годы неблагоприятные. Поставлен полевой эксперимент с целью устранения эффекта асинхронного вылупления в выводках пестроносой крачки. Было сформировано 46 искусственных выводков, целостность которых сравнивали с 30 контрольными — асинхронными. Показано, что в экспериментальной группе полные выводки уведены 34 парами из 46 (73,9%), а в контроле — лишь 7 (23,3%). Высокая выживаемость и относительно равномерный рост птенцов в однополетных выводках свидетельствуют о том, что родители способны успешно выкормить даже трех птенцов (в обычном выводке их два), и что дифференцированная смертность их является эпифеноменом асинхронного вылупления.

Асинхронное вылупление птенцов обычно рассматривается как адаптация, направленная на выживание более выносливых старших птенцов в годы с неблагоприятными кормовыми условиями. В системе этих представлений младшие птенцы в выводке составляют резерв, выживающий в годы с благоприятными трофическими условиями и подверженный повышенной смертности в неблагоприятные годы (Löhrl, 1968; Berry, 1976).

Для проверки этой гипотезы ранее нами был поставлен полевой эксперимент в колонии морского голубка *Larus genei*, устраняющий эффект асинхронного вылупления (Зыкова и др., 1986). Целью настоящей работы было повторить описанный эксперимент в поселении пестроносой крачки, имеющей сходную с морским голубком пространственную структуру поселений и социальную организацию. Сравнительное изучение функционирования сходных и различных пространственных систем у чайковых весьма полезно для понимания их эволюции (Гаузер, 1983; Панов, 1983).

Эксперимент был поставлен в 1987 г. на о-ве Малый Осушной (Красноводский залив Каспийского моря) в поселении пестроносой крачки, состоящем из 8 субколоний (658 гнезд). Для сравнения использованы данные исследований 1986 г., в частности материалы по успеху размножения в центральных и периферийных гнездах у пар, имеющих кладки из одного и двух яиц, а также биометрические данные по яйцам и птенцам, полученные методом поголовного индивидуального мечения (174 яиц, 148 птенцов). В 1987 г. на стадии яиц было сформировано 46 искусственных выводков. В 20 гнездах мы сложили по три яйца, отложенных первыми (или единственными) в 60 разных кладках; в 18 других гнездах были собраны по два "первых" яйца из 36 разных кладок; в восьми гнездах — по два "вторых" яйца из 16 разных кладок. В качестве контроля использовали 30 (23 — в 1986 г. и 7 — в 1987 г.) естественных выводков из двух птенцов с точно известными датами асинхронного вылупления птенцов. Так как в естественных выводках три птенца встречаются крайне редко, в контроле таких выводков не было. Все экспериментальные (112 особей) и контрольные (60 особей) птенцы были индивидуально помечены. Судьба птенцов прослеживалась до момента увода птенцов.

Таблица 1

Успех размножения пар, имеющих кладки из одного и двух яиц (1986 г., 134 гнезда)

Показатель	Размер кладки		Показатель	Размер кладки	
	1 яйцо	2 яйца		1 яйцо	2 яйца
Отложено яиц	88	86	Успех вылупления, %	94,3	75,6
Вылупилось птенцов	83	65	Успех увода, %	98,8	72,3
Уведено птенцов	82	47	Успех размножения	93,2	54,6

Таблица 2

Успех размножения пестроносой крачки в зависимости от положения гнезд внутри субколонии (в центре или на периферии)

Расположение гнезда	Число гнезд	Число отложенных яиц	Число выплывших птенцов	Успех вылупления, %	Число уведенных птенцов	Успех увода, %	Успех размножения, %	Средний возраст уведенных птенцов, сутки
Начало вылупления и массовое вылупление — 31.V и 3.VI 1986								
Центральное	51	68	63	92,6	52	82,5	76,5	3,2
Периферийное	47	62	55	88,7	49	89,1	79,0	3,0
Конец вылупления — 4–5.VI 1986								
Центральное	3	5	3	60,0	2	66,7	40,0	4,0
Периферийное	13	15	12	80,0	12	100,0	80,0	2,8

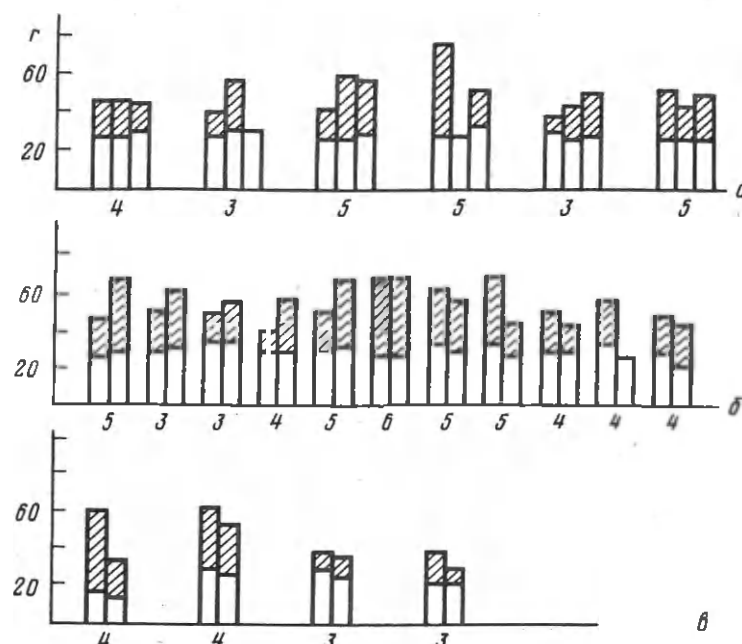
Таблица 3

Размеры и объем яиц пестроносой крачки

Показатель	Единственное яйцо (n = 201)	Первое яйцо		Второе яйцо	
		пик гнездования (n = 38)	конец гнездования (n = 12)	пик гнездования (n = 38)	конец гнездования (n = 12)
Длина, мм	54,2 ± 0,7	54,0 ± 0,3	53,0 ± 0,6	52,3 ± 0,4	51,7 ± 0,4
Пределы	48,8–58,1	51,2–57,0	49,8–57,3	47,8–59,0	48,8–54,2
Ширина, мм	36,5 ± 0,1	37,4 ± 0,1	36,5 ± 0,5	36,1 ± 0,1	36,2 ± 0,4
Пределы	33,5–39,3	35,5–38,8	33,2–38,5	34,5–37,6	33,3–38,2
Объем, см ³	36,7 ± 0,2	38,8 ± 0,4	36,0 ± 1,0	35,4 ± 0,4	34,7 ± 0,9
Пределы	31,0–43,6	34,2–43,2	30,9–40,7	31,1–40,2	29,3–38,9

Автор глубоко благодарен А.И. Васину, оказавшему техническую помощь в сборе материала, и Э.Г. Гаузеру за помощь при статистической обработке материала.

В естественных кладках из двух яиц успех вылупления и увода птенцов достоверно ниже, чем в однояйцевых кладках ($p < 0,001$; $t = 3,6$ и $t = 4,5$ соответственно). Однако в среднем на одно гнездо приходится по одному уведенному птенцу, независимо от размера кладки (табл. 1). Это говорит о том, что при асинхронном вылуплении родители, как правило, способны увести только одного птенца и лишь изредка уводят двух. Увод птенца облегчается, если гнездо



Привесы (заштрихованная часть столбцов) птенцов в экспериментальных выводках из: а — трех птенцов, б — двух птенцов из первых яиц, в — двух птенцов из вторых яиц. По оси ординат — масса птенцов, г, по оси абсцисс — дни, когда производились повторные взвешивания

расположено на периферии гнездовой группировки. Это особенно сказывается в конце процесса вылупления птенцов, когда в субколонии создается их высокая концентрация ($p < 0,05$; $t = 2,1$) (табл. 2). Периферийными мы считали гнезда, расположенные в один ряд по периметру субколонии.

В естественном выводке пестроносой крачки два птенца вылупляются в течение 1–3 суток. Средний интервал между вылуплением первого и второго птенца составляет $2,4 \pm 0,2$ суток ($n = 30$). Масса второго новорожденного птенца в среднем составляет 92,7% от массы первого в том же возрасте (различие достоверно при $p < 0,01$; $t = 3,4$). Вероятно, меньший вес вторых новорожденных птенцов объясняется меньшими размерами яиц, из которых они вылупляются (табл. 3). Различия в средних объемах и линейных размерах первого и второго яиц, отложенных в пик яйцекладки, достоверны при $p < 0,001$; ($t = 6,8$ для объема, $t = 3,7$ для длины, $t = 6,7$ для ширины). В каждом данном выводке абсолютные различия в массе птенцов тем выше, чем более растянут период их вылупления, поэтому масса второго птенца в момент его вылупления составляет в среднем 64,8% от массы первого, достигнутой им к моменту вылупления второго. В дальнейшем по мере роста птенцов в естественных выводках на первых порах абсолютные различия в их массе увеличиваются (в суточном возрасте вес младшего птенца в среднем составлял 55,1% от веса старшего в возрасте 3 суток). Приносимая родителями пища преимущественно съедается старшим, более проворным птенцом. Однако достоверных различий в темпах роста (привеса) старших и младших птенцов в первые сутки после вылупления не обнаружено (25,2 и 11,6% соответственно, $t = 1,57$; $n = 6$).

В 39 экспериментальных выводках все птенцы вылупились в течение суток, в семи выводках — на протяжении двух суток. Масса самого легкого птенца внутри выводка составляла 75,7–93,5% от массы самого тяжелого в день вылуп-

Таблица 4

Средняя масса и пределы варьирования массы птенцов пестронозой крачки

Возраст, сутки	Показатели	Старшие птенцы, или вылупившиеся из первых яиц					Младшие птенцы, или вылупившиеся из вторых яиц				
		1986 г.		1987 г.			1986 г.		1987 г.		
		контрольные выводки	экспериментальные выводки из:	3 птенцов	2 птенцов	2 птенцов	контрольные выводки	экспериментальные выводки из 2 птенцов	контрольные выводки	экспериментальные выводки из 2 птенцов	
Новорожденные	Масса	30,2 ± 0,5	29,1 ± 0,5	27,6 ± 0,3	28,6 ± 0,6	28,0 ± 0,4	27,3 ± 1,3	26,7 ± 1,1	27,3 ± 1,3	26,7 ± 1,1	
	Пределы	24,0–37,0	23,0–31,0	22,0–33,0	22,0–37,0	25,0–30,0	23,0–30,0	14,0–33,0	23,0–30,0	14,0–33,0	
1	"	42	14	56	34	15	4	17	4	17	
	"	34,1 ± 0,6	34,8 ± 1,0	32,3 ± 0,7	33,7 ± 0,9	32,0 ± 1,5	30,3 ± 2,1	30,4 ± 1,5	30,3 ± 2,1	30,4 ± 1,5	
2	"	27,0–45,0	28,0–40,0	21,0–42,0	20,0–48,0	30,0–37,0	26,0–35,0	23,0–45,0	26,0–35,0	23,0–45,0	
	"	42	14	54	33	4	3	17	3	17	
	"	43,3 ± 0,8	45,5 ± 2,1	38,4 ± 0,9	40,2 ± 1,4	—	39,5	35,3 ± 1,9	39,5	35,3 ± 1,9	
	"	34,0–55,0	29,0–53,0	25,0–55,0	26,0–58,0	—	38,0–41,0	26,0–48,0	38,0–41,0	26,0–48,0	
	"	34	11	46	29	—	2	10	2	10	
3	"	51,7 ± 1,4	54,6 ± 3,5	43,5 ± 1,4	52,3 ± 1,7	—	33,0	45,9 ± 3,2	33,0	45,9 ± 3,2	
	"	43,0–58,0	43,0–62,0	29,0–59,0	35,0–65,0	—	—	31,0–65,0	—	31,0–65,0	
	"	15	6	37	23	—	1	11	1	11	
4	"	—	57,0 ± 2,5	48,8 ± 1,8	51,5 ± 2,2	—	—	54,7 ± 3,3	—	54,7 ± 3,3	
	"	—	47,0–69,0	26,0–60,0	25,0–71,0	—	—	38,0–69,0	—	38,0–69,0	
	"	—	7	23	21	—	—	9	—	9	
5	"	—	70,3 ± 1,6	54,2 ± 3,6	60,5 ± 2,4	—	—	58,0	—	58,0	
	"	—	67,0–75,0	26,0–77,0	45,0–71,0	—	—	57,0–59,0	—	57,0–59,0	
	"	—	4	21	13	—	—	2	—	2	

Оценка достоверности различий между средними массами птенцов пестронозой крачки

Таблица 5

Сравниваемые группы птенцов	Возраст птенцов, сутки					
	новорожденные	1	2	3	4	5
Старшие птенцы						
Экспериментальные трехптенцовые и контрольные выводки	$t = 3,41$ $p < 0,01$	$t = 2,03$ $p < 0,05$	$t = 3,01$ $p < 0,05$	$t = 2,84$ $p < 0,05$	$t = 2,48$ $p < 0,05$	$t = 2,39$ $p < 0,05$
Экспериментальные двухптенцовые и контрольные выводки	$t = 1,09$ $p > 0,05$	$t = 0,57$ $p > 0,05$	$t = 1,74$ $p > 0,05$	$t = 0,77$ $p > 0,05$	$t = 1,67$ $p > 0,05$	$t = 1,94$ $p > 0,05$
Экспериментальные трех- и двухптенцовые выводки	$t = 0,72$ $p > 0,05$	$t = 0,57$ $p > 0,05$	$t = 0,68$ $p > 0,05$	$t = 3,88$ $p < 0,001$	$t = 1,60$ $p > 0,05$	$t = 1,33$ $p > 0,05$
Младшие птенцы						
Экспериментальные и контрольные двухптенцовые выводки	$t = 1,1^*$ $p > 0,05$	$t = 1,32^*$ $p > 0,05$	—	—	—	—
Контрольные старшие и младшие птенцы	$t = 3,38^*$ $p < 0,01$	$t = 1,30^*$ $p > 0,05$	—	—	—	—
Экспериментальные, вылупившиеся из первых и вторых яиц в двухптенцовых выводках	$t = 1,49$ $p > 0,05$	$t = 2,89$ $p < 0,01$	$t = 1,82$ $p > 0,05$	$t = 1,84$ $p > 0,05$	$t = 0,26$ $p > 0,05$	—

*Данные 1986 г.

ления в трехптенцовых выводках; 81,1–100,0% — двухптенцовых выводках из первых яиц и 72,9–100,0% в двухптенцовых выводках из вторых яиц. Повторное выборочное взвешивание этих выводков спустя 3–6 дней показало, что масса самого легкого птенца составила 72,9–97,8% от массы самого тяжелого в трехптенцовых выводках; 63,4–100,0% — в двухптенцовых выводках из первых яиц и 77,5–94,9% — в двухптенцовых выводках из вторых яиц. Некоторые птенцы вообще не прибавили в весе (рисунок). В целом можно считать, что первоначальные различия в массах птенцов внутри выводка сохраняются по мере их роста. Это говорит о том, что в разновозрастных выводках пестронозой крачки, как и у морского голубка, все птенцы имеют приблизительно равный доступ к корму.

Различия в средних массах разновозрастных птенцов из двухптенцовых экспериментальных и контрольных выводков были недостоверны, тогда как старшие птенцы из контрольных выводков в среднем весили достоверно больше птенцов из трехптенцовых экспериментальных выводков. Создается впечатление, что прокормить трех птенцов родителям значительно сложнее, чем двух. Однако полученные нами весовые параметры не подтверждают эту гипотезу: средние массы птенцов одного возраста из трех- и двухптенцовых разновозрастных выводков в целом достоверно не различаются (табл. 4,5). Это согласуется с выводами Хаймс и Моррис (Haimes, Morris, 1977), полученными в процессе аналогичной работы с серебристой чайкой. Сказанное в отношении различий в средних массах птенцов в основном справедливо и при сравнении размеров цевки, хотя наблюдается некоторая тенденция ускоренного роста цевки у птенцов из двухптенцовых выводков (табл. 6,7).

Таблица 6

Размер цевки птенцов пестроносой крачки

Возраст, сутки	Показатель	Старшие птенцы, или вылупившиеся из первых яиц				Младшие птенцы, или вылупившиеся из вторых яиц			
		1986 г.		1987 г.		1986 г.		1987 г.	
		контрольные выводки	экспериментальные выводки из:	экспериментальные выводки из:	2 птенцов	контрольные выводки	экспериментальные выводки из 2 птенцов	контрольные выводки	экспериментальные выводки из 2 птенцов
Новорожденные	Размер цевки, мм	22,4 ± 0,1	22,4 ± 0,1	21,7 ± 0,1	22,0 ± 0,2	22,1 ± 0,2	21,9 ± 0,3	22,1 ± 0,2	21,9 ± 0,3
	Пределы	21,2–23,7	21,5–23,2	20,0–23,2	19,8–23,1	21,5–23,8	19,8–23,0	21,6–22,5	19,8–23,0
	"	35	14	56	33	13	13	4	13
1	"	23,5 ± 0,1	23,8 ± 0,2	23,2 ± 0,1	23,5 ± 0,2	23,2 ± 0,3	22,6 ± 0,2	23,2 ± 0,1	22,6 ± 0,2
	"	22,1–25,5	22,1–24,7	21,2–24,2	21,0–25,7	22,3–23,9	21,0–24,0	22,9–23,5	21,0–24,0
	"	36	14	54	33	4	17	3	17
2	"	24,8 ± 0,2	25,3 ± 0,3	24,4 ± 0,1	24,6 ± 0,2	—	23,8 ± 0,4	24,4	23,8 ± 0,4
	"	22,7–26,7	22,5–26,5	22,8–27,7	22,5–27,1	—	22,4–25,7	24,0–24,8	22,4–25,7
	"	32	11	46	29	—	9	2	9
3	"	26,1 ± 0,2	27,0 ± 0,3	25,3 ± 0,2	26,1 ± 0,2	—	24,9 ± 0,4	24,8	24,9 ± 0,4
	"	24,5–27,1	26,2–28,4	23,3–28,1	23,3–28,3	—	23,5–26,7	—	23,5–26,7
	"	15	7	33	23	—	11	1	11
4	"	—	27,4 ± 0,4	25,8 ± 0,3	27,2 ± 0,3	—	26,3 ± 0,5	—	26,3 ± 0,5
	"	—	25,2–28,7	23,0–28,0	24,2–29,7	—	24,5–28,3	—	24,5–28,3
	"	—	6	21	21	—	9	—	9
5	"	—	28,5 ± 0,4	27,2 ± 0,3	28,0 ± 0,4	—	28,1	—	28,1
	"	—	27,3–30,0	24,1–29,3	24,8–30,5	—	26,7–29,4	—	26,7–29,4
	"	—	5	22	13	—	2	—	2

Таблица 7

Оценка достоверности различий между средними размерами цевки птенцов пестроносой крачки

Сравниваемые группы птенцов	Возраст птенцов, сутки					
	новорожденные	1	2	3	4	5
Старшие птенцы						
Экспериментальные трехптенцовые и контрольные выводки	$t = 5,00$ $p < 0,01$	$t = 2,64$ $p < 0,01$	$t = 2,50$ $p < 0,05$	$t = 2,86$ $p < 0,01$	$t = 2,67$ $p < 0,01$	$t = 1,94$ $p > 0,05$
Экспериментальные двухптенцовые и контрольные выводки	$t = 1,82$ $p > 0,05$	$t = 0,42$ $p > 0,05$	$t = 1,43$ $p > 0,05$	$t = 0,0$ $p > 0,05$	$t = 0,33$ $p > 0,05$	$t = 0,75$ $p > 0,05$
Экспериментальные трех- и двухптенцовые выводки	$t = 1,49$ $p > 0,05$	$t = 1,27$ $p > 0,05$	$t = 1,08$ $p > 0,05$	$t = 2,86$ $p < 0,01$	$t = 3,33$ $p < 0,001$	$t = 1,60$ $p > 0,05$
Младшие птенцы						
Экспериментальные и контрольные двухптенцовые выводки	$t = 0,41$ $p > 0,05$	$t = 0,72$ $p > 0,05$	—	—	—	—
Контрольные старшие и младшие птенцы	$t = 3,00^*$ $p < 0,01$	$t = 0,91^*$ $p > 0,05$	—	—	—	—
Экспериментальные, вылупившиеся из первых и вторых яиц в двухптенцовых выводках	$t = 0,53$ $p > 0,05$	$t = 3,21$ $p < 0,01$	$t = 1,84$ $p > 0,05$	$t = 2,05$ $p < 0,05$	$t = 2,19$ $p < 0,05$	—

*Данные 1986 г.

В поселении пестроносой крачки, так же, как у морского голубка, выводок остается в гнезде не более 4–5 суток, в среднем 2,7 суток (в контрольных выводках). Средние сроки пребывания птенцов до увода их из колонии в экспериментальных выводках колебались от 2,9 (в выводках из двух "первых" птенцов) до 3,3 суток (в выводках из двух "вторых" птенцов) (табл. 8). Экспериментальные птенцы из первых яиц вылупились несколько раньше (между 10 и 13 июня) птенцов из вторых яиц (11–16 июня). Однако в силу малой величины выборки трудно судить о наличии связи между сроками вылупления птенцов и временем нахождения их в гнезде.

В естественных выводках к моменту их эмиграции младший птенец или уже погибает (преимущественно от травмирования конспецифичными особями — см. Гаузер, 1981) или еще слишком слаб, чтобы успешно следовать за прочими членами семьи. Обычно он отстает, пытается найти прибежище в каком-нибудь гнезде, но позже гибнет от нападений соседних птиц и от голода. В результате, согласно ранее полученным данным, смертность младших птенцов в первую неделю после вылупления составляет до 97,4% от числа всех погибших птенцов.

Аналогичная картина наблюдалась в 1986–1987 гг. в контрольной серии выводков. В 1986 г. по два птенца вылупились в 23 гнездах из 43. Из их числа полные выводки были уведены лишь пятью парами. В 1987 г. по два птенца вылупились в семи из 15 гнезд, находившихся под наблюдением, и только два выводка были уведены. В общей сложности из 30 контрольных выводков в полном составе было уведено семь (23,3%). В экспериментальной группе полные выводки,

Таблица 8

Время пребывания экспериментальных выводков в гнездах

Размер выводка	Число выводков, уведенных из суб-колонии в следующие сроки, сутки						Средние сроки пребывания в гнезде, сутки
	1	2	3	4	5	6	
3 птенца, вылупившиеся из первых яиц	2	2	6	2	2	—	3,0
2 птенца, вылупившиеся из первых яиц	4	3	4	2	2	1	2,9
2 птенца, вылупившиеся из вторых яиц	1	2	—	—	3	—	3,3

Таблица 9

Судьба экспериментальных выводков пестроносой крачки

Размер выводка	Число экспериментальных выводков	Число уведенных полных выводков	
		абс.	% от общего числа
3 птенца, вылупившиеся из первых яиц	20	12	60,0
2 птенца, вылупившиеся из первых яиц	18	16	88,9
2 птенца, вылупившиеся из вторых яиц	8	6	75,0
Итого	46	34	73,9

т.е. включающие в себя всех трех или двух птенцов, были уведены 34 парами из 46 (73,9% — см. табл. 8). При этом, как видно из табл. 9, процент уведенных полных выводков из двух птенцов, вылупившихся из первых яиц, выше процента уведенных трехптенцовых выводков (различия значимы при $p < 0,05$; $t = 2,1$). Различия между другими группами птенцов не значимы.

Как видно из табл. 10, в экспериментальных разновозрастных выводках наблюдалось как общее снижение ювенильной смертности по сравнению с контролем (различия значимо при $p < 0,001$; $t = 3,0$), так и заметное уменьшение смертности "вторых" птенцов (различия значимо при $p < 0,001$; $t = 4,0$).

Сезоны 1986–1987 гг. отличались хорошими кормовыми условиями; средние массы контрольных разновозрастных птенцов в эти годы достоверно не отличаются друг от друга. То же можно сказать о средних массах птенцов одного возраста в экспериментальных и контрольных двухптенцовых выводках (табл. 5). Иными словами, каких-либо признаков недокорма младших птенцов в естественных разновозрастных выводках не обнаружено. Факт высокой (73,3% — см. табл. 9) смертности "вторых" птенцов в контрольных гнездах также не согласуется с предположением, что такие птенцы должны гибнуть в основном в бедные кормом годы. Таким образом, в данном случае дифференцированная ювенильная смертность, по всей видимости, не определяется исключительно трофическими факторами.

Относительно равномерный рост и высокая выживаемость птенцов (в том числе и вылупившихся из вторых яиц) в разновозрастных экспериментальных выводках свидетельствует о том, что родители в принципе способны поставлять выводку такое количество корма, которое позволяет даже трем птенцам пере-

Таблица 10

Ювенильная смертность в контрольных и экспериментальных выводках пестроносой крачки (в первые 5 суток после вылупления)

Размер выводка	Контроль*		Эксперимент	
	вылупилось	погибло	вылупилось	погибло
3 птенца, вылупившиеся из первых яиц	—	—	60	14 (23,3) **
2 птенца, вылупившиеся из первых яиц	30	1 (3,3) **	36	3 (8,3)
2 птенца, вылупившиеся из вторых яиц	30	22 (73,3)	16	2 (12,5)
Итого	60	23 (38,3)	112	19 (17,0)

* Данные 1986–1987 гг.

** В % от числа вылупившихся.

жить критический период их жизни (первую неделю после вылупления). Остается предположить, что дифференцированная смертность птенцов на этой стадии, так же, как у морского голубка, представляет собой не более чем побочный эффект асинхронного вылупления. Гибель как экспериментальных, так и контрольных птенцов происходит в основном по причине их травмирования. Различия в проценте травмированных птенцов среди обеих групп не значимы ($t = 0,79$). Заметим, что по начальным потенциям "второй" птенец (если он вылупляется из яйца, объем которого не ниже критического) практически не уступает "первому", что согласуется с данными по некоторым другим видам птиц (Löhl, 1968).

Таким образом, снижение репродуктивного потенциала популяции за счет асинхронного вылупления птенцов, не имеющее прямой связи с обилием пищевых ресурсов, представляется трудно объяснимым с позиций современных представлений об адаптивности.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гаузер М.Е., 1981. Социально обусловленная смертность птенцов в колониях пестроносой крачки *Thalasseus sandvicensis* (Laridae) на островах Красноводского залива. 1. Общая характеристика ювенильной смертности и ее возможные причины // Зоол. ж., 60, 4, 530–539. — 1983. Этологическая структура популяций и успех размножения у чайковых птиц с различными типами колониального гнездования (на примере *Sterna hirundo* L., *Sterna sandvicensis* Lath., *Larus genei* Br.): Автореф. канд. дисс. М., 1–26.
- Зыкова Л.Ю., Гаузер М.Е., Панов Е.Н., 1986. Асинхронное вылупление как одна из причин ювенильной смертности птенцов морского голубка — *Larus genei* (Laridae) // Зоол. ж., 65, 9, 1373–1378.
- Панов Е.Н., 1983. Поведение животных и этологическая структура популяций. М.: Наука, 1–423.
- Berry H.H., 1976. Physiological and behavioral ecology of the Cape cormorant *Phalacrocorax capensis* // Madag., 9, 4, 5–55.
- Haymes G.T., Morris R.D., 1977. Brood size manipulations in Berring gulls // Can. J. Zool., 55, 10, 1763–1766.
- Löhl H., 1968. Das Nesthäkch als biologisches Problem // J. Ornithol., 109, 4, 383–395.

Красноводский государственный заповедник

Поступила в редакцию
25 апреля 1988 г.

Summary

The hypothesis has been tested of "regulating the brood size" according to which the younger chicks in the brood constitute a reserve which may survive if trophic conditions are favorable and may not otherwise. A field experiment was carried out to eliminate the effect of asynchronous hatching in Sandwich tern broods. Forty six artificial broods were formed to compare with 30 asynchronous controls. It is shown that in the experimental group 34 pairs out of 46 (73,9 percent) preserved the broods intact, while in the control group only 7 (23,3 percent) did. The high survival and relatively uniform growth of chicks in the broods of the same age show that the parents can successfully rear even three chicks (there are two chicks in a brood normally) and that the differentiated mortality is an epiphenomenon of asynchronous hatching.

УДК 597.554.3

Е.Д. ВАСИЛЬЕВА, Т.Г. ДАРАСЕЛИЯ

ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЧЕРЕПА И ДИВЕРГЕНЦИЯ
НЕКОТОРЫХ ПОПУЛЯЦИЙ ХРАМУЛИ *VARICORHINUS CAPOËTA*
(PISCES, CYPRINIDAE) БАССЕЙНА р. КУРЫ

С учетом изменчивости признаков черепа в популяциях храмули бассейна р. Куры (оз. Базалети, Кура, Жинвальское, Цалкское и Тертерское водохранилища) дана общая краниологическая характеристика вида; отмечаются размерная изменчивость и половой диморфизм. От соответствующей номинативному подвида куринской популяции у сел. Ахалдаба в наибольшей степени дивергировала по краниологическим признакам популяция оз. Базалети, характеризующаяся наибольшим числом специфичных признаков. Связь между степенью дивергенции популяций и расположением их по течению р. Куры не прослеживается. Для того, чтобы сделать какие-либо систематические выводы, необходимы дальнейшие исследования.

Храмуля *Varicorhinus capoëta* (Güld). населяет воды восточного Закавказья и западной Туркмении. По мнению Берга (1949), этот вид представлен четырьмя подвидами: номинативный подвид обитает в р. Кура, главным образом в ее верхнем и среднем течении и частью — в Араксе (стр. 676), севанская храмуля *V. s. sevangi* (Fil.) — "в бассейне оз. Севан и частью Аракса", "встречается в некоторых притоках Куры" (стр. 678), ленкоранская храмуля *V. s. gracilis* (Keyserling) — в речках Ленкоранского р-на, впадающих в Каспийское море, и закаспийская храмуля *V. s. heratensis* (Keyserling)¹ — в реках Туркмении. В особое племя [*n. steindachneri* (Kessler)] последнего подвида выделяется самаркандская храмуля из верховьев Амударьи, Сырдарьи и Зеравшана. Подвиды различают по форме спинного плавника и его шипа, числу чешуй в боковой линии, относительной величине грудных плавников и пекто-вентрального расстояния и по форме спины за затылком (сжата с боков или нет) (Берг, 1949). При этом оказывается, что перекрываются не только ареалы номинативного подвида и севанской храмули, но и признаки, по которым они отличаются, не являются "устойчивыми" (Берг, 1949, стр. 677), и, например, "храмули из оз. Тапаравани представляют полный переход от севанских к куринским" (стр. 678). Относя храмуль Аракса к севанскому подвиду, Абдурахманов (1962) отмечает, что по меристическим признакам они не отличаются от номинативного подвида; приводимые им отличительные признаки не совпадают с таковыми из работы Берга (1949). Изменчивость "подвидовых" характеристик храмуль отмечает Эланидзе (1983).

На основании вышеизложенного представляется, что структура вида *V. capoëta* нуждается в дальнейшем изучении, причем число анализируемых признаков не следует ограничивать традиционными.

В настоящей работе впервые исследуется изменчивость черепа *V. capoëta* на

¹ Рассматривается и как самостоятельный вид, с самаркандской храмулей в качестве подвида (Никольский, 1971 и др.).