

Рабочая группа по журавлям Евразии
Crane Working Group of Eurasia

Naturschutzbund Deutschland (NABU)

Евроазиатская Региональная Ассоциация Зоопарков и Аквариумов
Euro-Asian Regional Association Zoos & Aquariums

Правительство Москвы
Moscow Government

Московский зоологический парк
Moscow Zoo

ЖУРАВЛИ ЕВРАЗИИ
(БИОЛОГИЯ, РАСПРОСТРАНЕНИЕ, МИГРАЦИИ)
Выпуск 3

**СБОРНИК ТРУДОВ МЕЖДУНАРОДНОЙ КОНФЕРЕНЦИИ
“ЖУРАВЛИ ПАЛЕАРКТИКИ: БИОЛОГИЯ И ОХРАНА”
РОССИЯ, РОСТОВСКАЯ ОБЛАСТЬ, 1-4 ОКТЯБРЯ 2007**



CRANES OF EURASIA
(BIOLOGY, DISTRIBUTION, MIGRATIONS)
Issue 3

**PROCEEDINGS OF THE INTERNATIONAL CONFERENCE
“CRANES OF PALEARCTIC: BIOLOGY AND CONSERVATION”
RUSSIA, ROSTOV REGION, 1-4 OCTOBER, 2007**

Москва
Moscow
2008

Журавли Евразии (биология, распространение, миграции). 2008. Вып. 3. М., 428 стр.

Сборник трудов Международной конференции Рабочей группы по журавлям Евразии “Журавли Палеарктики: биология и охрана“ включает статьи по биологии, систематике, распространению, численности, миграциям, местам скоплений, разведению, реинтродукции, экологическому образованию, фольклору и методам изучения журавлей.

Редакторы: Е.И. Ильяшенко, А.Ф. Ковшарь, С.В. Винтер

Издано при поддержке NABU, Московского зоологического парка и Евроазиатской Региональной Ассоциации Зоопарков и Аквариумов (ЕАРАЗА)

Адрес Рабочей группы по журавлям Евразии: **Россия, 123232, Москва, ул. Б. Грузинская, 1**
Тел.: +7 (495) 605-90-01
E-mail: eilyashenko@savingcranes.org

Cranes of Eurasia (biology, distribution, migrations). 2008. Issue 3. Moscow, 428 p.

Proceedings of the CWGE International Conference of “Cranes of Palearctic: Biology and Conservation“ include scientific articles on biology, systematic, distribution, number, migrations, staging areas, breeding in captivity, reintroduction, ecological education, folklore and study methods of cranes.

Editors: E. Ilyashenko, A. Kovshar, S. Winter

The production of this publication has been supported by NABU, Moscow Zoo and Euro-Asian Regional Association of Zoos & Aquariums (EARAZA)

Crane Working Group of Eurasia address: **1, B. Gruzinskaya St., Moscow, 123242, Russia**
Tel.: +7 (495) 605-90-01
E-mail: eilyashenko@savingcranes.org

МАССА ЯИЦ СЕРОГО ЖУРАВЛЯ И ЕЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ В ИЗУЧЕНИИ ЭКОЛОГИИ ВИДА

С.В. ВИНТЕР

*Германия, 60598, Франкфурт-на-Майне, ул. Зигельхутенвег, 58
E-mails: sergej.winter@onlinehome.de*

1. Введение

В исследованиях воробьинообразных птиц можно контролировать десятки гнезд, где новые яйца появляются через сутки, а плотное насиживание начинается незадолго до или после завершения кладки. Даже для неизученного вида по равноразмерным представителям рода можно прикинуть продолжительность инкубации и наметить даты контроля гнезд.

Когда мы имеем дело с редкими крупными птицами с большой массой тела, например, с журавлями, то “воробьиный сценарий” исследований очень нарушается из-за следующих факторов.

1. Низкая плотность населения, удаленность гнездовых участков друг от друга и трудности контроля более 10 гнезд в сезон;

2. Невозможность определения (проверки) интервалов в снесении яиц и начала плотного насиживания кладки, столь рутинных у воробьинообразных птиц. Так, попытки определить начало кладки у одной из пар серых журавлей с готовым гнездом проходили по следующей схеме: две недели спустя известное гнездо оставлено, а в 50–150 м от него построено новое, в котором птицы начали насиживать свежую кладку. Журавли плотно насиживают с первого яйца, и когда птицу сгоняют с гнезда, чтобы увидеть второе (обычно последнее) яйцо, то они нередко бросают кладку.

3. Птенцы журавлей не остаются в гнезде до подъема на крыло, а вероятность их обнаружения убывает с возрастом в почти геометрической прогрессии (Winter, 2003), поэтому так важно застать процесс их вылупления, по которому (в обратном пересчете) можно узнать даты снесения яиц.

Для преодоления этих препятствий, мы искали дополнительные критерии насиженности яиц. Оказалось, что 3/4 века назад Ф. Грёббельс (Groebbels, 1927) предложил в качестве такого критерия определение удельной массы яйца. Впервые его использовал К. Вестерсков (Westerskow, 1950) для фазанов из питомника, а позднее другие исследователи – для колониальных и массовых видов (Barth, 1953, 1955; Kendeigh et al., 1956; Furness, Furness, 1981; Grant et al., 1982) или по оологическим монографиям (Rahn et al., 1982; Rahn, Paganelli, 1989). В русскоязычной периодике его применение впервые описано И. Черничко и В. Чичкиным (1999) для шилоклювки (*Recurvirostra avosetta*) и крачек (*Sterna hirundo*, *S. albifrons*), а для журавлей – автором (Winter, 2000; Винтер, 2002).

Известно, что около 90% пар серого журавля имеют кладку из двух яиц (Prange et al., 1989; с. 62; Winter, 2003; с. 37), однако об интервале между их снесением можно судить лишь по наблюдениям А. Behm и О. Koch в начале прошлого века в Стокгольмском зоопарке (Behm, 1905, 1907; цит. по Schuster, 1931). Наблюдать этот феномен в природе почти невозможно: надо незаметно для птиц найти строящееся гнездо и установить скрадок в 300–400 м на возвышении. Увы, птицы обычно бросали строящееся гнездо после появления наблюдателя на их участке. Заблаговременной установке засидки на дереве (например, у прошлогоднего гнезда) препятствовало то, что новое гнездо птицы чаще располагали в 50–150 м от прошлогоднего, а древесной на гнездовом участке не разрешал видеть его далее 100 м.

Поскольку журавли плотно насиживают с первого яйца, разница в насиженности яиц должна быть равна интервалу в их снесении. Однако первое время мы судили об этом лишь по интервалу в вылуплении птенцов, через месяц после снесения яиц, а потому сомневались в том, что эти интервалы одинаковы (Winter, 2003).

Итак, определение насиженности яиц было возможно только по датам вылупления птенцов. Однако в первые сезоны наблюдений (пока эти данные не собрали) это обстоятельство препятствовало планированию посещений гнезд. Тем более, что нередко используемый коллегами “водный тест” (Heinroth, 1922) позволяет лишь грубое определение насиженности (на уровне “слабо, средне или сильно”), вынуждает носить тяжелый металлический термос и терять время на “купание” яиц. Использование для определения насиженности удельной массы яиц требовало вначале собрать данные о ней. Этому препятствовало и то, что продолжительность насиживания в природе у серого журавля установлена (иногда весьма приблизительно, см. ниже) пока для 8 яиц из 4 гнезд (Moll, 1963; Thiel, 1989), а “обильные” данные об этом, кочующие по справочникам, базировались на наблюдениях в неволе (Behm, 1905, 1907). Поэтому и этот феномен предстояло уточнить.

Так, В. Тиль (Thiel, 1989) наблюдал за гнездом из укрытия, от первого яйца до вылупления птенцов. А у К. Моля (Moll, 1963) данные ограничены следующим:

1) 15 апреля 1955 г. утром гнездо содержало полную кладку из двух яиц, а 15 мая утром вылупился второй птенец; 2) 7 апреля 1957 г. пара еще ночевала стоя, а 8 апреля, вероятно, загнездилась; 6 мая вылупился первый, а 8 мая – второй птенец; 3) в 1959 г. насиживание длилось точно 31 день (однако автор не оговаривает, что он имеет в виду: интервал от снесения первого яйца до вылупления второго птенца или время между откладкой каждого яйца и вылуплением из него птенца).

Интервал в вылуплении птенцов, установленный для нескольких гнезд, явно короче, чем между откладкой яиц (Prange, Henne, 1989; неопубл. цит. по Prange et al., 1989), и составляет один–два дня (England, 1963; Neumann, Schmidt, письм. сообщ. по Moll, 1973).

Важно сравнить интервалы между снесением яиц и вылуплением из них птенцов и найти особенности, позволяющие контролировать эти процессы, чему препятствовало незнание обычных параметров яиц, а именно:

1. Несмотря на обилие промеров яиц серого журавля в литературе (около 800 экз.: Jourdain, 1906; Hartert, 1910-1922; Rey, 1912; Rosenius, 1926-1949; Niethammer, 1937-1942; Schönwetter, 1967; Makatsch, 1974; Flint, 1989; Walkinshaw, 1973), до сих пор не установлен их объем. Для канадского журавля (*Grus c. canadensis*) объем яиц в кубических дюймах приводит С.В. Worth (1940), а для черного – Ю.Б. Пукинский и И.В. Ильинский (1977; с. 11), которые явно ошиблись, так как реальный объем найденной ими кладки (рассчитанный нами по формуле Хойта) не 109,5 и 120,5, а 140,3 и 141,0 см³!

2. Не известно также, какую часть начальной массы теряет яйцо этого вида за период инкубации (Rogers, 1982; Ellis et al., 1996; с. 66).

3. Немногие данные о массе свежих яиц, в отрыве от их линейных параметров, ничего не прибавляют к пп.1-2, а чаще лишь запутывают картину. Например, у В.Е. Флинта (1987) приведена “просто масса” яиц разной степени насыщенности, но явно не свежих, как это принято. Для одной серии в 40 яиц В. Макач (Makatsch, 1970; с. 46-47; 1974; с. 228) почему-то приводит разные средние показатели (183 г и 190 г, соответственно).

Мы попытались ответить на часть этих вопросов и, по-возможности, очертить ключевые параметры яиц и их изменения в процессе насиживания, чтобы коллеги, работающие с этим и другими видами семейства, не чувствовали себя у гнезд столь же беспомощными, как автор в первые сезоны изучения японского журавля (Винтер, 1977).

2. Материалы и методики

В 1989–2002 гг. на 3 стационарах южной границы ареала в лесостепи Левобережной Украины (рис. 1) обследованы 189 гнезд (364 яйца и птенца) серого журавля.

Кладки измеряли штангенциркулем (с точностью до 0.1 мм) и, по-возможности, несколько раз взвешивали за время насиживания на рычажных «аптечных» весах (с точностью до 0.01 г), а потом наблюдали вылупление птенцов. Промеры обычно снимали вдвоем, в течение 10–12 минут (Винтер, 2007). Обнаружив кладку с одним яйцом, не задерживаясь, покидали гнездо, возвращаясь для промеров через 10–15 дней.

При изучении динамики массы яиц пользовались стандартными промерами (L – длина яйца (мм); В – его максимальный диаметр (мм); W – масса яйца (г), по которым определяли объем яйца (по Westerskow, 1950; Hoyt, 1979; $V = 0.51 \times L \times B^2$ (см³) и его удельную массу ($M_{уд} = W/V$ (г/см³)). Помимо взвешивания, у наклонутых яиц описывали характер и размеры отверстий в скорлупе (крест на крест, с поворотом штангенциркуля на 90°), прослушивали еще целые яйца.

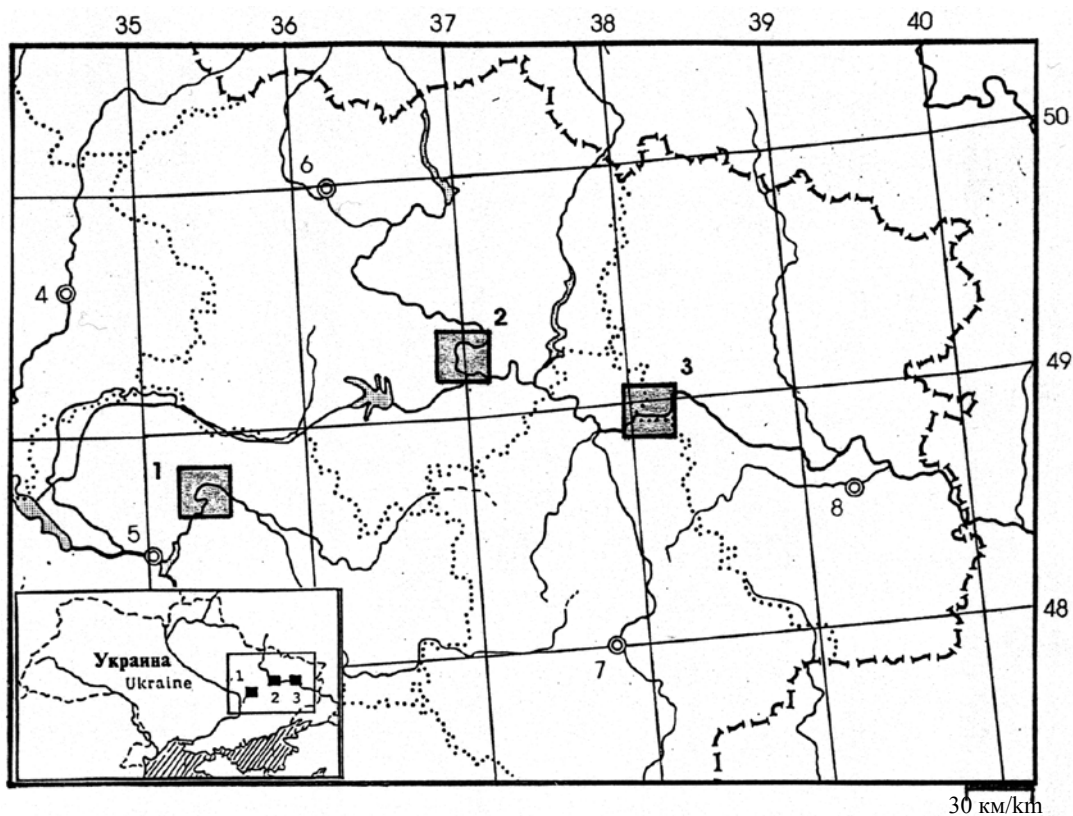


Рис. 1. Районы наблюдений в Украине (1 - Самарский лес; 2 - Изюмская лука; 3 - Серебрянское лесничество; 4 - Полтава; 5 - Днепропетровск; 6 - Харьков; 7 - Донецк; 8 - Луганск)

Fig. 1. Study areas in Ukraine (1 - Samarskiy Forest; 2 - Izyumskaya Luka; 3 - Serebryanskoye Forestry; 4 - Poltava; 5 - Dnepropetrovsk; 6 - Kharkov; 7 - Donetsk, 8 - Lugansk)

Расчеты выполняли на калькуляторе Sharp EL – 531 WH по общепринятым методикам (Плохинский, 1970), с использованием программы Prism. Vers. 4, 2005.

3. Результаты и обсуждение

До анализа динамики массы яиц серого журавля при насиживании остановимся на особенностях, в «рамках» которых это изменение происходит.

3.1. Величина кладки серого журавля

На видовом уровне число яиц в завершённой кладке исследовано вполне достаточно, правда, лишь для незначительной западноевропейской части ареала (Moll, 1973; Makatsch, 1974; Prange et al., 1989).

На популяционном уровне такая трактовка не учитывает реакцию птиц на параметры среды, возраст и физиологическое состояние пар, формирующих популяцию. Завершённые кладки могут быть:

- а) ранними, средними или поздними (продуцированными при разных состояниях стадий и кормовой базы, в разное время сезона);
- б) первыми или повторными (после гибели или оставления первых);
- в) принадлежать впервые размножающимся или очень старым особям, здоровым или физиологически ослабленным (болезнями, линькой);

Таблица. 1. Величина первой полной кладки серого журавля в Левобережной Украине, 1989-2002 гг.

Table 1. Size of the first complete clutches of the Common Crane in Eastern Ukraine, 1989-2002

Стационары и сезоны (число сезонов)/ Station and seasons (number of seasons)	Число яиц в кладке, % от общего/ Egg number in a clutch, % of total number		Средняя, M ± m x/ Average, M ± m x	Кoeffи- циент вариации/ Coefficient of variation, Cv, %	Число/ Number	
	одно/one	два/two			кладок/ clutches	яиц/ eggs
1. Самарский лес, 1992-1993 (2)/ 1. Samarskiy Forest 1992-1992 (2)	0.0	100.0	2.00 ± 0.00 ³	0.0	12	24
2. Изюмская лука/ 2. Izyumskaya Luka						
2.1.1992-1993 (2)	5.3	94.7	1.947 ± 0.053	11.78	19	37
2.2.1989-1995 и 1997-2002 (13)	9.2	90.8	1.908 ± 0.024 ³	15.17	142	271
2.3.1997-2001 (5)	12.0	88.0	1.880 ± 0.046	17.46	50	94
3. Серебрянское лесничество, 1997-2001 (5)/ 3. Serebryanskoye Forestry 1997-2001 (5)	2.9	97.1	1.971 ± 0.029	8,70	34	67
1-3. Все стационары и сезоны (13)/ Total for stations and seasons (13)	7.4	92.6	1.926 ± 0.019	13.67	188	362

Примечание: ³ разница средних достоверна для высшего порога вероятности ($\beta > 0.999$)

Note: ³ difference of means is reliable for the highest probability limit ($\beta > 0.999$)

г) принадлежать парам, занимающим участки с обедненной или оптимальной кормовой базой. Величина полной кладки на Изюмской луке в 1989-2002 гг. составила 1.71–2.00, в среднем – 1.908 ± 0.024 (табл. 1). Сравнение этих данных со средневропейскими (табл. 2) позволяет отметить следующее:

1. величина кладки у серого журавля фиксирована как, например, у голубей (*Columbiformes*) или куликов (*Charadriiformes*): 83.7–92.7% кладок состоят из двух яиц;

2. различия средних из разных точек колеблются в пределах 6–9%, поэтому для достижения достоверности различий требуется существенное увеличение размера выборок. Например, сравнение полных кладок из северной Германии (n = 420) и восточной Украины (n = 189) при той же разнице средних (табл. 2) достигнет первого порога ($\beta = 0.95$) лишь при увеличении каждой выборки на 356 кладок (!);

3. сравнение частот разновеликих кладок позволяет использовать меньшие объемы выборок, чем сравнение средних. Однойяйцевые кладки составили 5.8–15.2%, а трехяйцевые – 1.1–1.5% (табл. 2); последние в Украине пока не найдены, хотя 8 сентября 1990 г. в предотлетном скоплении на Изюмской луке А. Шевцов отметил пару с 3 молодыми;

Таблица 2. Величина полной кладки серого журавля в Европе
Table 2. Size of a full clutch of the Common Crane in Europe

Район исследований/ Study area	Число яиц в кладке, % от общего Number of eggs in a clutch, % of total			Средняя/ Mean, $M \pm m_x$	Коэффициент вариации/ Coefficient of variation, $C_v, \%$	Число/ Number of	
	одно one	два two	три three			кладок/ clutches	яиц/ eggs
1. С.Германия/ Germany (NO)	12.1	86.7*	1.2	1.891±0.017	18.45	420	794
1.1. Земля Бранденбург/ Brandenburg	5.8**	92.7**	1.5	1.956±0.023	13.68	137	268
1.2. Земля Мекленбург- Форпоммерн/ Mecklenburg/ Vorpommern	15.2**	83.7**	1.1	1.859±0.022	20.35	283	526
2. Финляндия/ Finland	10.7	88.2	1.1	1.905±0.020	17.38	262	499
3. В.Украина Eastern Ukraine	7.4	92.6*	-	1.926±0.019	13.63	189	364

Примечание: разница частот достоверна для * первого ($\beta > 0.95$), или ** второго ($\beta > 0.99$) порогов вероятности

Note: difference of frequencies is reliable for * the first ($\beta > 0.95$) or ** the second ($\beta > 0.99$) probability limits

Источники/ Data sources: 1 – W.Fraedrich, J.Malik (цит. по/ cit. Prange et al., 1989); G.Hübner, G.Hübner (письм. сообщ./ in litt., 1999), W.Mewes (письм. сообщ., in litt., 2005). 2 – von Naartman et al., 1963-1972; Karlin, Raivio, 1987

4. величина кладки на видовом уровне приводит к другому выводу: существует не много птиц, способных как серый журавль изменять число яиц в ней в 2 и даже в 3 раза.

Поскольку повторное посещение однойцевых кладок не всегда возможно, учитывая высокую вероятность увеличения кладки, а также то, что интервал в снесении яиц одной кладки составил 2-3 суток (см. раздел 3.10), мы рассчитали удельную массу яиц в середине четвертых суток насиживания ($n = 51$; Limit: 1.0149 – 1.1180; средняя – 1.0630 ± 0.0024 г/см³; доверительные интервалы генеральной средней – 1.0581 и 1.0679 г/см³, при $\beta > 0.95$) Это повысит надежность суждений о том, было ли единственное яйцо осмотренной (и взвешенной!) кладки последним.

3.2. Продолжительность насиживания

По 21 яйцу 11 кладок в Левобережной Украине установлена продолжительность насиживания яиц у серого журавля, что с данными из Moll (1963) и Thiel (1989) составило 29 из 15 гнезд (Winter, 2003).

Однако наши данные можно дополнить. Во многих гнездах, где наблюдали вылупление птенцов при известной насиженности проклюнутых яиц, нам не удалось узнать точное время вылупления. По 30 взвешиваниям 24 яиц в 21 гнезде с определенным временем вылупления построен график зависимости площади проклюнутого в скорлупе отверстия и времени

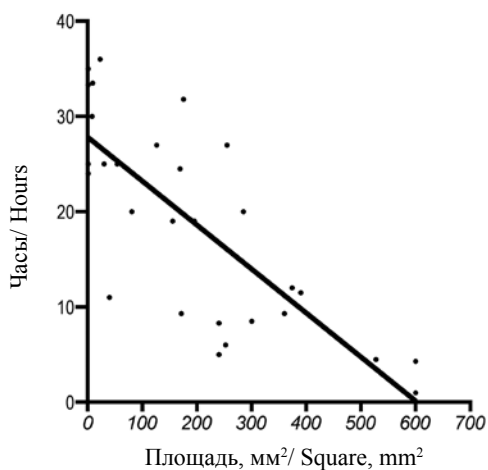


Рис. 2. Площадь отверстия в скорлупе и время до вылупления птенца

Fig 2. The size of the hole in the egg shell and time left before chick hatching

ном факторе беспокойства и (или) физиологической ослабленности птиц в неволе.

Как видно из наших данных, продолжительность насиживания первого яйца была несколько (но не достоверно) больше, чем второго (табл. 3). Это сравнение можно дополнить следующим. Мы наблюдали вылупление в 27 гнездах, где были 32 проклюнутых яйца с отверстиями разной величины. Их насиженность колебалась от 27 до 31 сут. (а именно, 1 – 27-е, 2 – 28-е, 16 – 29-е, 11 – 30-е, 2 – 31-е сут.). В этой серии было 10 первых и 20 вторых (по очередности снесения) яиц и две однояйцевых кладки. Интересно, что как и для представленных выше (табл. 3), в проклюнутых яйцах первое было насижено больше второго (соответственно – 29.60 ± 0.22 , против 29.20 ± 0.20 сут.). Для достоверности разницы (при $\beta > 0.95$) необходимо увеличение выборки с 43 до 130 яиц.

Наблюдения за большим числом гнезд позволяют подтвердить (или опровергнуть) эту разницу. Например, документировали вылупление птенца из второго яйца на 6–8 часов раньше, чем из первого (окр. Altkreis Ratenow, с-в Германия, апрель-май 1992 г., G. и G. Hübner, письм. сообщ.).

3.3. Изменчивость и связь параметров яиц серого журавля

Данные размеров яиц в обобщающих сводках создают впечатление приятного благополучия: стараниями предшественников измерено столько яиц, что можно забыть о штангенциркуле. Однако ареал серого журавля не исчерпывается Западной Европой, но из Восточной Европы известны размеры только 91, а для *G. g. lilfordi* и вовсе 23 яиц (Schönwetter, 1967; Флинт, 1989; Кошелев, 1989; Блинова, Блинов, 1989; Белик, Ветров, 1990; В.Ю. Семашко, А.В. Фильчагов, письм. сообщ.; Маркин, 1995; Нумеров и др., 1995; Гаврись, Слюсар, 1996; Петросян, Петросян, 1997; Афанасьев, 1998; Сотников, 1999; Зоомузей МГУ; Зоомузей ин-та Зоологии АН Украины). Данные же из Западной Европы надо «конвертировать», разобравшись в каких точках материка они собраны, и сопоставить величину выборок из разных районов; и лишь затем вспомнить о штангенциркуле. Ведь популяционные характеристики параметров кладок, за исключением одной точки в Польше (Konieczny, 2003) и трех на востоке Украины (Winter et al., 1999), пока не известны.

Крупное тело и продолжительный онтогенез определяют размах изменчивости размеров и массы яиц серого журавля. Некоторое представление об этом дает табл. 4. Например, масса свежих фертильных яиц нашей выборки ($n = 317$) составила 139.2–251.0 г: самые легкие и

до полного освобождения птенца от скорлупы ($y = 23.74920 - 0.02928 x$; где y – время до вылупления птенца (час.), а x – площадь отверстия в скорлупе (мм^2); коэффициент корреляции, $r = -0.54$; $\beta > 0.99$; рис. 2).

Затем по величине отверстия в яйце определили время освобождения птенца от скорлупы для яиц с известной насиженностью, но не установленным временем вылупления. Таким образом, сейчас известна продолжительность насиживания 43 яиц из 29 гнезд (табл. 3), составившая 30.42 ± 0.17 сут., что очень близко к наблюдениям в Стокгольмском зоопарке и в Питомнике редких видов журавлей Окского заповедника (табл. 3). Коэффициент вариации длительности насиживания в неволе оказался в 2.5 раза большим, чем в природе (9.86 против 3.74%; разница достоверна для $\beta > 0.999$), что вероятно свидетельствует о силь-

Таблица 3. Продолжительность насиживания серым журавлем в природе и неволе
Table 3. Duration of incubation period in Common Cranes in the wild and in captivity

Последовательность снесения яиц/ Sequence of egg laying	Вылупление на день насиживания/ Hatching on day of incubation								Средняя/ Mean, M ± m _x	Источник данных/ Data sources	
	28	29	30	31	32	33	34	35...39			
В природе/ In the wild											
Первое яйцо/ The first egg	1	–	8	7	1	–	1	–	–	30.61 ± 0.28	Moll, 1963 (6/3) Thiel, 1989 (2/1) наши данные/ our data (35/25)
Второе яйцо/ The second egg	1	4	10	5	2	1	–	–	–	30.26 ± 0.24	Всего 43 яйца из 29 гнезд/ Total: 43 eggs from 29 nests
Оба яйца/ Both eggs	2	4	19	13	3	1	1	–	–	30.42 ± 0.17	
В неволе: In captivity:											
Оба яйца/ Both eggs	4	8	5	4	–	2	–	2	2	30.81 ± 0.58	Koch, Behm, 1905, 1907; Панченко, Кашенцева, 1995 (27 яиц)/ Panchenko, Kashentseva, 1995 (27 eggs)

Таблица 4. Размеры яиц серого журавля в Левобережной Украине
Table 4. The size of Common Crane eggs in Eastern Ukraine

Стационар, сезоны/ Stations, seasons	Длина/ Length, L, мм*	Максимальный диаметр/ Maximal diameter, B, мм	Объем/ Volume, V см ³	Индекс округленности/ Roundness index B/L x 100, %	Число: яиц / гнезд Egg/ nest number
1. Самарский лес/ 1. Samarskiy Forest, 1992–1993	¹ 98.70 ± 0.95 ² 4.92 88.0–107.9	² 59.39 ± 0.48 ² 4.10 54.7–64.0	177.80 ± 3.18 9.12 146.8–201.7	³ 60.33 ± 0.78 ³ 6.61 51.9–67.0	26 / 13
2. Изюмская лука/ 2. Izyumskaya Luka, 1989–2002	95.98 ± 0.27 ² 4.28 87.8–105.4	60.79 ± 0.14 ² 3.37 53.6–66.9	181.04 ± 0.94 7.73 133.3–235.6	63.45 ± 0.23 ³ 5.52 56.1–71.2	224 / 123
3. Серебрянское лесничество/ 3. Serebryanskoeye Forestry, 1997–2001	¹ 96.06 ± 0.45 3.80 88.2–102.6	² 61.20 ± 0.26 3.42 54.8–64.9	183.46 ± 1.36 6.08 156.5–207.7	³ 63.84 ± 0.49 6.24 53.6–73.6	67 / 34

* В ячейках указаны: средняя ± стандартная ошибка, коэффициент вариации и пределы признака.

Слева от средних показана достоверность их разницы между пп. 1. и 3., а справа - между пп. 1. и 2., 2. и 3.: 1 – разница достоверна для β > 0.95; 2 – для β > 0.99; 3 - для β > 0.999

* In each cell: mean ± mean error, coefficient of variation and limits of indicator. In the left of mean the reliability of differences between items 1 and 3, in the right – between 1 and 2, and 2 and 3: 1 – difference is reliable for β > 0.95; 2 – for β > 0.99; 3 – for β > 0.999

самые тяжелые различались в 1.8 раз. Напомним, что часть параметров яйца неизменна при насиживании (L , B , mm), или почти не меняется (V , см^3), а другие (W , г) изменяются на 10–20% (Rogers, 1981; Ellis et al., 1996).

Поиск закономерностей процесса снижения массы яиц при инкубации привел сначала к «водному» тесту (Heinroth, 1922), а позднее была раскрыта и его объективная основа (Groebbels, 1927; Bergtold, 1929; Westerskow, 1950), базирующаяся на изменении удельной массы ($M_{уд} = W/V$ ($\text{г}/\text{см}^3$)) яиц, для чего требовалось определение их объема. Потом следовал полувекковой диспут о формуле объема яйца в разных группах птиц (Bergtold, 1929; Worth, 1940; Westerskow, 1950; Barth, 1953; Stonehouse, 1963; Paganelli et al., 1974; Preston, 1974; Hoyt, 1979; Rahn, Paganelli, 1989). Среди цитированных к идеалу приблизились два последних автора, однако, сфера использования их предложений – экспериментальная физиология инкубации, а потому для расчета объема яйца, необходимы а) толщина скорлупы; б) площадь его поверхности; и в) масса скорлупы. Очевидно, что у работающего в поле со слабоизученными видами таких данных обычно нет. Поэтому выбраны предложения Хойта (1979), использовавшего формулу объема яиц ($V = 0.51 LB^2$ (см^3)), основанную на их длине (L , мм) и максимальном диаметре (B , мм), предложенную еще Бергтольдом (1929) и уточненную Вестерсковым (1950). Удельная масса яйца, W/V ($\text{г}/\text{см}^3$), по Грёмбелсу (1927) – уменьшающаяся в процессе инкубации относительная величина, основанная на изменении размерности (см. ниже), а потому имеющая значительно меньший коэффициент вариации (Cv , %), чем, например, масса яйца в граммах (W). Поскольку изменяющийся размерность объем яйца (V , см^3) – величина постоянная, приблизительность ее определения (из-за возможного несовершенства формулы!) не препятствует изучению динамики удельной массы в процессе инкубации, не влияя на кривизну результирующей, в отличие от определяющей процесс уменьшающейся массы яйца.

Так, в выборке из 50 яиц коэффициент вариации (Cv , %) абсолютной массы свежего яйца составил 6.65, а его удельной массы – только 2.21% (разница достоверна при $\beta > 0.999$). Снижение удельной массы за день инкубации (скорость) дает несравнимо большую точность в определении насиженности яиц, чем «водный тест» (Westerskow, 1950).

Зависимость массы свежего яйца от его объема у серого журавля представлена на рис. 3 уравнением прямолинейной регрессии ($y = 13.989 + 1.0035x$; где y – масса свежего яйца (г); x – его объем (см^3), позволяющим рассчитать, как изменяется удельная масса ($\text{г}/\text{см}^3$) свежих яиц

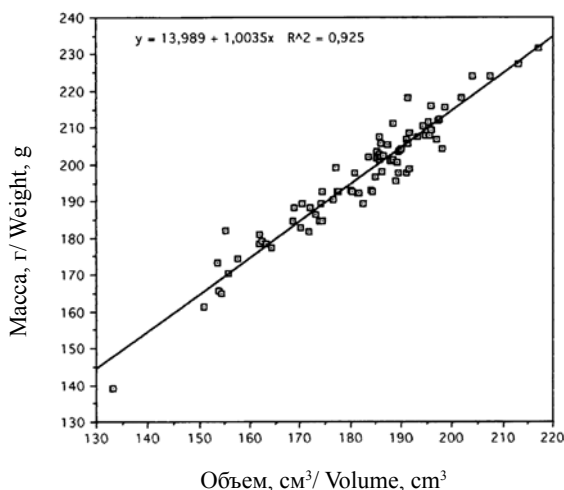


Рис. 3. Объем и масса свежих яиц серого журавля
Fig. 3. Volume and weight of fresh eggs of Common Cranes

разного объема: у мелких яиц ($V = 130 \text{ см}^3$) она была самой высокой (1.1111 $\text{г}/\text{см}^3$), постепенно снижаясь у крупных (220 см^3) до 1.0671 $\text{г}/\text{см}^3$ (средняя для выборки в 80 яиц, при объеме $181.99 \pm 1.71 \text{ см}^3$, составила 1.0804 $\text{г}/\text{см}^3$). При этом коэффициент корреляции между массой и объемом свежего яйца был очень высок ($r = 0.87$) и достоверен ($\beta > 0.999$), что необходимо учитывать, определяя насиженность однажды промеренной кладки: ведь начальная удельная масса тем выше, чем меньше объем яйца.

Поскольку из двух параметров яйца (L и B), максимальный диаметр доминирует при определении объема ($V = 0.51 LB^2$), то не меньшую роль он играет и в связи с массой свежего яйца серых журав-

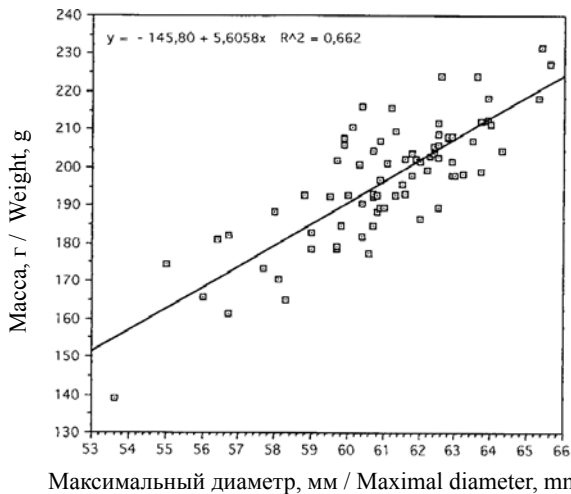


Рис. 4. Максимальный диаметр и масса свежих яиц серого журавля
Fig. 4. Maximal diameter and weight of fresh eggs of Common Cranes

до 1.40, составив в среднем 1.091 ± 0.021 г/сут. ($C_v = 16.5\%$). Ранжирование этих параметров представлено в табл. 5. При этом выборочный коэффициент корреляции показал среднюю прямую связь ($r = 0.54$), а его достоверность превышала верхний порог ($\beta > 0.999$). Сравнение частот объема яиц и скорости снижения их массы (табл. 5) при одинаковом числе классов ($g = 7$) по методу ф (Плохинский, 1970) показало достоверные различия для классов со средним объемом ($181\text{--}193 \text{ см}^3$) и, для крайнего правого, с наиболее крупными яйцами ($205\text{--}217 \text{ см}^3$). При этом средние объемы и скорости оказались в соседних, но разных классах.

Этот феномен, вероятно, может быть объяснен как компромисс между необходимыми физико-физиологическими (чем меньше объем яйца, тем выше концентрация каких-то «тяжелых» компонентов¹, возможно желтка) параметрами и генетическими программами развития эмбриона, «работающими» относительно не зависимо от первых. Так, при средней удельной начальной массе яйца в нашей выборке ($n = 51$), составившей 1.0890 ± 0.0024 г/см³ у отдельных пар (при объеме яиц, близком к среднему!), начальные удельные массы располагались в существенном отрыве от «облака» рассеяния (верхний и нижний «ряды» облака; рис. 5), представляя варианты яиц с очень «тяжелыми» (1.1440 г/см³) или «легкими» (1.0409 г/см³) удельными массами. Проверка части этих пар в следующие сезоны показала повторение динамики удельной массы и фертильность яиц, подчеркнув генетическую природу этих отклонений, явно не определяемую лишь объемом яиц.

По предложению Хойта (Hoyt, 1979), считающего коэффициент массы свежего яйца ($K_w = W/LB^2$) видоспецифичным, этот показатель рассчитан для 51 яйца 31 кладки серого журавля² и составил $0.533 - 0.586$ ($Con = 1.57\%$), в среднем 0.5576 ± 0.0012 г/см³, что позволяет с высокой точностью (доверительные границы генеральной средней, при $\beta > 0.95$, $M_{Kn} = 0.5552$ и 0.56) рассчитывать массу свежего яйца по его стандартным промерам.

лей, что можно видеть на рис. 4, где линейный коэффициент корреляции между массой и максимальным диаметром свежего яйца составил 0.81. Обратим внимание, что разброс точек на рис. 3 и 4 показан в нормальной, а не логарифмической системе координат!

3.4. Скорость снижения абсолютной массы и коэффициент массы свежих яиц

Как объем фертильных яиц связан со скоростью снижения их массы (г/сут.) при насиживании? Для ответа на этот вопрос использована выборка из 73 яиц, объем которых составил $133.3\text{--}217.0$, в среднем $183.56 \pm 1.65 \text{ см}^3$ ($C_v = 7.70\%$). Скорость снижения массы этих яиц при насиживании варьировала от 0.71

¹Р.Мянд (1988) показал, что у большой синицы (*Parus major*) с увеличением объема яйца относительный вес белка возрастает, а желтка – уменьшается.

²Любопытно, что для *G. canadensis pratensis* в питомнике Международного фонда охраны журавлей он составил -0.546 ± 0.018 г/см³ (Fischer, Swengel, 1991).

Таблица 5. Объем яиц серого журавля и скорость снижения их массы (n = 73)
Table 5. The Common Crane egg volume and speed of weight reduction (n = 73)

Объем яиц, см ³ % от общего/ Egg volume, cm ³ % of total	133 – 145 1.4	145 – 157 4.1	157 – 169 8.2	169 – 181 20.5	181 – 193 43.9 ²	193 – 205 16.4	205 – 217 5.5 [*]
Скорость снижения массы, г/сут. % от общего/ Speed of weight reduction, g/ day, % of total	0.70 – 0.80 6.8	0.80 – 0.90 6.8	0.90 – 1.00 17.8	1.00 – 1.10 24.8	1.10 – 1.20 19.2 ^{**}	1.20 – 1.30 6.8	1.30 – 1.40 17.8 [*]

Примечание: разница частот достоверна для ¹ первого ($\beta > 0.95$) и ² второго ($\beta > 0.99$) порогов вероятности

Note: difference of frequencies is reliable for ^{*} the first ($\beta > 0.95$) or ^{**} the second ($\beta > 0.99$) probability limits

3.5. Различия яиц в кладке серого журавля

Каковы различия параметров яиц, в зависимости от очередности их снесения (далее первое и второе) в кладках из двух яиц? По 56 гнездам (1989–1995 гг.) с установленной очередностью снесения яиц (таб. 6) показано, что параметры первого и второго яиц почти идентичны. А поскольку объемы их не различались, можно полагать, что и начальные удельные массы их были сходны.

Поскольку к 2002 г. выборка возросла, проведено еще одно сравнение (рис. 6), показавшее хорошее соответствие между выборкой по динамике массы (n = 120/63) и «генеральной» совокупностью (все известные нам яйца; n = 317/170) по объему яиц: в 7 «срединных» (из 11) рангов входят 98.4% яиц выборочной и 98.1% «генеральной совокупностей».

3.6. Динамика снижения удельной массы яиц

Величина выборки по изменению массы яиц при насиживании отражена в табл. 7, а табл. 8 показывает, как меняется удельная масса яиц на разных этапах насиживания. Как видно из нее, лишь между 6-й и 7-й пентадами, из-за малой выборки, различия недостоверны. Увеличение этой части выборки проблематично, поскольку граница класса совпадает со средней датой вылупления птенцов.

Какова удельная масса свежих (в день снесения) и проклюнутых яиц? Из 189 известных нам гнезд, лишь 12 (6.3%) содержали свежеснесенные яйца. Поэтому для определения удельной массы свежего яйца из общей выборки взяты яйца первой недели насиживания (n = 51), построен график снижения удельной массы

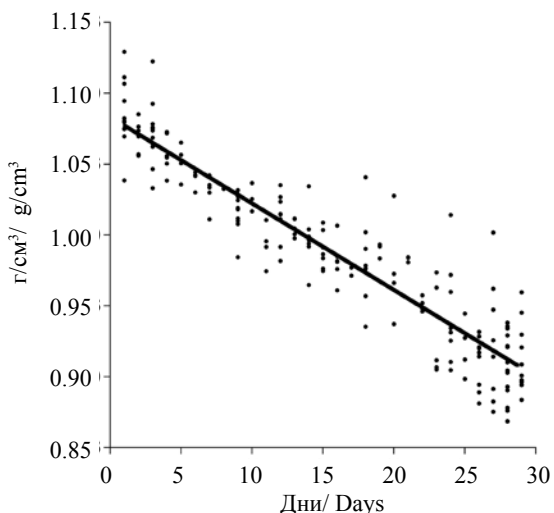


Рис. 5. Динамика удельной массы яиц серого журавля в период насиживания

Fig. 5. Dynamic of egg specific weight of Common Cranes during incubation

Таблица 6. Сравнение первого и второго яиц в кладках серого журавля на Изюмской луке, 1989–1995 гг. (n = 56)
Table 6. Comparison of the first and second eggs in the Common Crane clutches in Izyumskaya Luka, 1989–1995 (n = 56)

Параметры*/ Parameters*	Первое яйцо/ The first egg	Второе яйцо/ The second egg	Разница параметров, d/ Differences between parameters, d	
1. Длина; L, мм/ 1. Length, L, mm	a	95.23 ± 0.52	95.70 ± 0.55	0.47
	b	4.07	4.31	0.24
	c	88.3 – 05.3	87.8 – 105.4	0.5 – 0.1
2. Макс. диаметр; B, мм/ 2. Max. diameter, B, mm	a	60.99 ± 0.30	60.86 ± 0.27	0.13
	b	3.62	3.29	0.33
	c	56.6 – 65.6	56.2 – 65.1	0.4 – 0.5
3. Индекс овоидности/ 3. Index of egg-shaped indicator Sph, % (B / L x 100)	a	64.14 ± 0.48	63.72 ± 0.48	0.42
	b	5.56	5.66	0.1
	c	57.3 – 71.0	56.1 – 70.1	1.2 – 0.9
4. Объем; V, см ³ / 4. Volume, V, cm ³	a	180.89 ± 1.93	180.93 ± 1.77	0.04
	b	7.98	7.33	0.65
	c	147.3 – 213.1	148.8 – 217.0	1.5 – 3.9

* a) средняя и стандартная ошибка, $M \pm mx$; b) коэффициент вариации, C_v , %; c) пределы признака
 * a) mean and standard error, $M \pm mx$; b) coefficient of variation, C_v , %; c) limits of indicator

(прямолинейная регрессия), а потом рассчитана удельная масса каждого яйца для середины первых суток насиживания. Она составила 1.0409–1.1440 (размах, $\max - \min = 0.1031$), в среднем 1.0890 ± 0.0024 г/см³, а коэффициент вариации, $C_v = 1.58 \pm 0.16\%$.

По прямым наблюдениям, удельная масса проклюнутых яиц (что происходило на 27–31, в среднем 29.34 ± 0.15 сут. ($n = 32$), составляла 0.8625–0.9427 (размах, $\max - \min = 0.0802$), в среднем 0.9039 ± 0.0046 г/см³ ($C_v = 2.85 \pm 0.36\%$). Несмотря на большой размах изменчивости, свежие яйца имели достоверно ($\beta > 0.99$) более низкий коэффициент вариации, чем проклюнутые.

Скорость снижения удельной массы яиц серого журавля (до появления наклева и позже) представлена в табл. 9. Как видно из нее, у первого и второго фертильных яиц она измерена в течение 1135 дней на 107 отрезках времени в 39 гнездах. Взвешенная средняя (Плохинский, 1970) скорость первого яйца оказалась ниже, чем у второго (разница средних достоверна, при $\beta > 0.999$).

Скорость снижения удельной массы неоплодотворенных яиц и «задохликов» (эмбрионов, погибших на разных этапах насиживания) составила 0.0036 – 0.0044, в среднем (по 100.7 сут. 11 отрезкам времени на 7 яйцах из 4 гнезд) 0.00396 ± 0.00003 г/см³/сут., и была достоверно ниже ($\beta > 0.999$), чем у фертильных яиц.

При анализе динамики удельной массы яиц из общей базы данных выброшены выпадывы (Плохинский, 1970), явные ошибки измерений и данные о наклонутых яйцах, что оставило лишь 191 промер за период насиживания (рис. 5). По ним рассчитано уравнение прямолинейной регрессии и проведен полный корреляционный анализ, представленные в табл. 10, показывающей возможности и ошибки в определении насиженности яиц по их удельной массе.

**Таблица 7. Выборка по насиженности яиц серого журавля
в Левобережной Украине (1989 - 2001 гг.)**

Table 7. Sampling of the Common Crane egg set in Eastern Ukraine (1989-2001)

Величина кладки, Очередность яйца/ Clutch size, egg number	I декада/ I decade		II декада/ II decade		III декада/ III decade		IV декада/ IV decade	Итого: (124 яйца из 66 гнезд)/ Total (124 eggs from 66 nests)
	1 пентада 1-5 дней/ 1 pentalogy, 1-5 days	2 пентада 6-10 дней/ 2 pentalogy, 6-10 days	3 пентада 11-15 дней/ 3 pentalogy, 11-15 days	4 пентада 16-20 дней/ 4 pentalogy, 16-20 days	5 пентада 21-25 дней/ 5 pentalogy, 21-25 days	6 пентада 26-30 дней/ 6 pentalogy, 26-30 days	7 пентада 31-35 дней/ 7 pentalogy, 31-35 days	число промеров/ number of measurements
Первое/ The first	21	12	18	12	12	26	3	104
Второе/ The second	21	13	15	13	11	49	2	124
Оба/ Both	42	25	33	25	23	75	5	228
Единственное в кладке/ Only in a clutch	-	1	1	1	1		-	6
Всего измерений, по декадам/ Total measurements in decades	68		60		101	2	5	234

Таблица 8. Изменение удельной массы яиц серого журавля в период насиживания

Table 8. Changing of a egg specific weight of the Common Crane during incubation

Пентады: дни насиживания/ Pentalogy: Incubation days	Число измерений яиц/ Number of measurements	Удельная масса, г/см ³ / Specific weight, g/cm ³			Разница средних, d/ Difference between means
		Средняя и ошибка, Mean and error, M + m _x	Коэффициент вариации/ Coefficient of variation, Cv, %	Пределы/ Limits	
I: 1-5	42	1.06724 ± 0.00350	2.13	1.0274 – 1.1291	0.04252 ³
II: 6-10	26	1.02472 ± 0.00274	1.37	0.9843 – 1.0433	0.02457 ³
III: 11-15	34	1.00015 ± 0.00285	1.66	0.9647 – 1.0351	0.01942 ³
IV: 16-20	26	0.98073 ± 0.00445	2.31	0.9353 – 1.0407	0.03713 ³
V: 21-25	24	0.94360 ± 0.00621	3.23	0.8984 – 1.0141	0.03202 ³
VI: 26-30	77	0.91158 ± 0.00368	3.50	0.8625 – 1.0017	0.01392 *
VII: 31-35	5	0.89766 ± 0.01170	2.61	0.8707 – 0.9301	

³ – Разница достоверна для β > 0.999/ Difference is reliable for β > 0.999

* – Разница не достоверна/ Difference is not reliable

Как видно из рис. 5, «облако» рассеяния точек дат на графике расслоено: верхний «ряд» (данные по двум гнездам, на которых остановимся ниже) поднят над основным массивом точек. При расчетах данные «верхнего ряда» сильно снижают линейный коэффициент корреляции, поэтому для сопоставления скорости на разных участках, «верхний ряд» не учитывали. Как видно из табл. 11, угол наклона прямолинейной регрессии рассчитан в разные недели периода насиживания. Наиболее высокая (и сходная) скорость снижения удельной массы оказалась в первую и четвертую недели насиживания, во вторую и третью недели она была существенно ниже. Самый высокий выборочный коэффициент корреляции (r) был в первую неделю насиживания, при том, что достоверность всех r была выше третьего порога ($\beta > 0.999$).

Рис. 5 и табл. 12 позволяют рассчитывать насиженность яиц в однократно промеренных кладках и определять их «ключевые» характеристики, такие как время снесения яиц и вылупления из них птенцов, начальные и конечные, абсолютные и удельные массы яиц, что важно как для давних записей, так и для полевых работ с этим видом при плановом посещении гнезд.

3.7. Скорость снижения удельной массы у проклюнутых яиц

Анализ показал, что прямолинейность результирующей резко нарушается лишь в последние дни насиживания из-за возрастания скорости потери удельной массы яйцами, в которых начался процесс вылупления птенцов, сопровождающийся появлением отверстий в скорлупе.

Так, сравнение скоростей потери удельной массы яйцами от снесения до появления отверстий в скорлупе (до 28–29 сут. насиживания) и от появления наклева до освобождения птенца от скорлупы (для чего птенцу требовалось 19–36 час., в среднем 26.2 ± 1.0 час., или 1.09 ± 0.04 сут., $n = 25$; табл. 13) показало, что в это время скорость была в среднем в 1.7–1.9 раз выше, чем в предшествующий период (табл. 9).

Для определения факторов увеличения скорости выдвинуты три гипотезы. Резкое уменьшение удельной массы яиц связано с: а) выпадением участков скорлупы; б) увеличением скорости испарения, из-за появления отверстий в скорлупе; в) происходит за счет сочетания факторов (а) и (б).

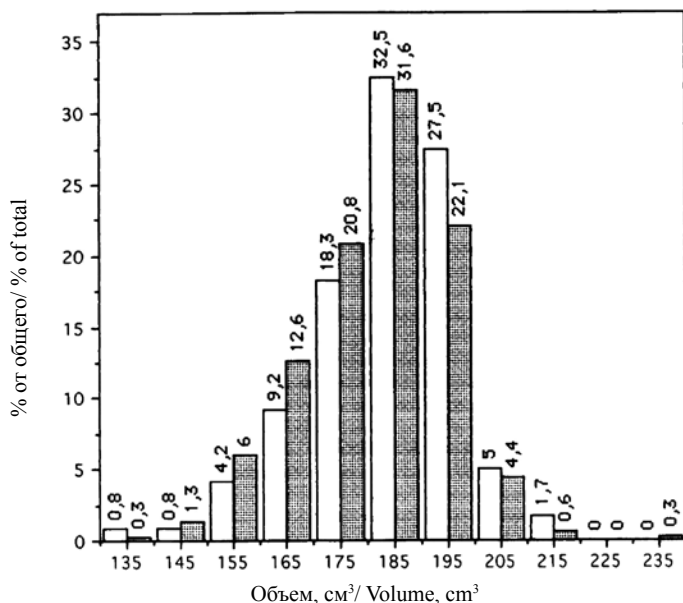


Рис. 6. Объем яиц в выборке по насиживанию ($n = 120$) и «генеральной совокупности» ($n = 317$)

Fig. 6. Egg volume in incubation sampling and «general totality» ($n = 317$)

Для оценки гипотез на 9 гнездах собраны участки инфундибулярного (тупого) полюса, оставшиеся после вылупления. По периферии полусферы пинцетом обламывали кусочки скорлупы, освобождали их от подскорлуповых оболочек. Затем, эти фрагменты обводили остро отточенным карандашом на миллиметровой бумаге, определяли их площадь (мм^2) и взвешивали на торсионных весах (с точностью 1.0 мг)¹. По этим данным ($n = 58$) рассчитана зависимость площади и массы фрагментов скорлупы (рис. 7).

В дополнение к основной серии (табл. 9) рассмотрим другую (табл. 14), в которой каждое

¹Выполнено П.И. Горловым

**Таблица 9. Скорость снижения удельной массы фертильных яиц
серого журавля в период насиживания**
**Table 9. Speed of reduction of the Common Crane fertile eggs specific weight
during incubation**

Биометрические параметры/ Biometric parameters	Скорость снижения удельной массы, г\см ³ \сут. (от снесения до 28-29 дней насиживания)/ Speed of specific weight reduction, g\cm ³ \day (period is from laying to 28-29 days of incubation)			После появления отверстий в скорлупе; оба яйца (27-30 дни насиживания)/ after hole appearance (27-30 days of incubation)
	Первое яйцо/ The first egg	Второе яйцо/ The second egg	Оба яйца/ Both eggs	
Пределы/ Limit	0.0041-0,0067	0.0043-0,0072	0.0041-0.0072	0.0076-0.0143
Взвешенная средняя/ Weighted mean M ± m x	0.00551 ± 0.00003 *	0.00590 ± 0.00003 *	0.00573 ± 0.00002	0.01021 ± 0.00049 *
Коэффициент вариации/ Coefficient of variation, Cv, %	13.25	13.06	13.77	20.89
Общая длительность наблюдений инкубации во всех гнездах, дней/ Total duration of observed incubation in all nests, days	483	652	1135	19
Число гнезд/ Nest number	29	39	39	13
Средняя длитель- ность наблюдений инкубации в одном гнезде, дней/ Average duration of observed incubation in one nest, days	16.7	16.7	16.7	1.5
Пределы наблюдения инкубации, в одном гнезде, дней/ Limits of observed incubation in one nest, days	2.0-31.0	6.0-31.0	2.0-31.0	1.0-2.0

* Во всех случаях достоверность различий средних (расчитанных после устранения выпадов) была выше третьего порога вероятности ($\beta > 0.999$)

* Reliability of differences of mean was higher of the third probability limit ($\beta > 0.999$) for all cases

из 30 яиц (25 гнезд) взвешивали «пищущим» («скребущим» или «тукающим») до появления наклева, а затем, примерно через сутки, взвешивали проклюнутые яйца с отверстиями на инфундибулярной зоне. Из-за небольшой выборки, данные по первому и второму яйцам объединены, а их соотношение в этой серии было следующим: в 5 гнездах получены данные по обоим яйцам (n = 10), в остальных – только по первому (n = 5), второму (n = 13) или единственному (n = 2) в кладке.

Как видно из табл. 14, разница в насыщенности яиц этой выборки составила $29.4 - 28.3 = 1.1$ сут., а между средними удельными массами яиц – 0.0093 г/см³, следовательно скорость снижения удельной массы на этапе «писк - дыра в скорлупе» составила 0.00845 г/см³/сут. Скорость снижения удельной массы яиц этой серии до появления отверстий в скорлупе была в среднем 0.00601 ± 0.00018 г/см³/сут. Значит прирост скорости с появлением отверстий в скорлупе составил $0.00845 - 0.00601 = 0.00244$ г/см³/сут. Средняя площадь выпавшего кусочка скорлупы была 219.9 мм² (табл. 14), а его масса (подставим в формулу, полученную выше $y = 1.0498 + 1.1093 x$; рис. 7) составила 0.45 г. Значит прирост скорости за счет выпадения скорлупы составил $0.245/181.4/1.1 = 0.00123$ г/см³/сут. Тогда прибавление скорости только за счет увеличения испарения через отверстие в скорлупе было $0.00244 - 0.00123 = 0.00121$ г/см³/сут.

Таблица 10. Динамика удельной массы при насиживании: уравнение прямолинейной регрессии (рис. 5), его параметры и результаты корреляционного анализа
Table 10. Dynamic of the egg specific weight during incubation: equation of rectilinear regression (fig. 5), its parameters and results of correlation analysis

Статистические параметры/ Statistical parameters	
их формулы (Плохинский, 1970)/ their formulas (Plokhinskiy, 1970)	и величина/ and their amount
1. Уравнение прямолинейной регрессии/ 1. Equation of rectilinear regression $y' = a + bx$ ($n = 191$)	$y'_{1-29} = 1.082\ 585 - 0.006\ 062 x$
2. Выборочный коэффициент корреляции и его ошибка/ 2. Sample correlation coefficient and its error $r \pm m_r$	$- 0.892 \pm 0.033$
3. Коэффициент прямолинейной регрессии и его ошибка/ 3. Coefficient of rectilinear regression $(b =) R_{y/x} \pm m_R$ $(R^2/1 = \sigma_1 / \sigma_2 r)$	$- 0.006\ 062 \pm 0.000\ 224$ ($\beta > 0.999$)
4. Ошибка средней величины функции для каждого значения аргумента/ 4. Error of function average value for every argument value $m_{yx} = \sigma_y \sqrt{1 - r^2} / n - 2$	$0.002\ 105$ (г/см ³)
4а. Максимальная погрешность в определении уровня точек регрессии, при $\beta = 0.95$ / 4а. Maximum error of determination of level regression $\Delta t m = 2 m_{yx}$	$0.004\ 210$ (г/см ³)
5. Индивидуальная погрешность в определении насыщенности яиц по удельному весу, при $\beta = 0.95$ / 5. Individual error of the determination of egg set according to their specific weight, $\beta = 0.95$ $m_y = \sigma_y \sqrt{1 - r^2}$; $\Delta = 2 m_y$	$0.057\ 876$ (г/см ³)
6. Корреляционный анализ. Корреляционное отношение и его ошибка/ 6. Correlation analysis. Correlation ratio and its error $\eta^2_{2/1} \pm m_{\eta 2}$	0.889 ± 0.005

Статистические параметры/ Statistical parameters	
их формулы (Плохинский, 1970)/ their formulas (Plokhinskiy, 1970)	и величина/ and their amount
6а. Критерий достоверности корреляционного отношения/ 6а. Fidelity criterion of correlation ratio $F = \eta^2 / m_{\eta^2}$, при $v_1 = g - 1$; $v_2 = N - g$	194.14; $v_1 = 7.53$; $v_2 = 182.47$ ($\beta > 0.999$)
7. Показатель криволинейности и его ошибка/ 7. Curvilinearity index and its error $\xi = (\eta^2 - r^2) \pm m_\xi$	0.094 \pm 0.004
8. Критерий криволинейности/ 8. Curvilinear criterion $F_\xi = \xi / m_\xi$; при $v_1 = g - 2$; $v_2 = N - g$	23.73 ($\beta > 0.999$)
9. Показатель прямолинейной связи/ 9. Indicator of linear connection $F_r = r^2 (N - 2) / 1 - r^2$	732.05; $v_1 = 1$; $v_2 = 189$ ($\beta > 0.999$)

Таблица 11. Динамика удельной массы яиц серого журавля
в разные недели насиживания

Table 11. Dynamic of the Common Crane egg specific weight in various weeks of duration

Периоды насиживания: недели, дни/ Incubation periods: weeks, days	Число измерений/ Number of measurements, n	Уравнение прямолинейной регрессии/ Equation of rectilinear regression ($y = a + b x$)	Линейный коэффициент корреляции/ Linear correlation coefficient
1) 1–7	49	$y_1 = 1.08885 - 0.00797 x$	- 0.76 ($\beta > 0.999$)
2) 7–14	46	$y_2 = 1.06184 - 0.00456 x$	- 0.58 ($\beta > 0.999$)
3) 14–23	48	$y_3 = 1.07921 - 0.00583 x$	- 0.68 ($\beta > 0.999$)
4) 21-29	63	$y_4 = 1.11249 - 0.00743 x$	- 0.58 ($\beta > 0.999$)

Таблица 12. Насиженность и удельная масса яиц серого журавля

Table 12. Duration of incubation and specific weight of the eggs of the Common Crane

День насиживания Day of incubation	Удельная масса, г/см ³ Specific weight, g/cm ³	День насиживания Day of incubation	Удельная масса, г/см ³ Specific weight, g/cm ³
0	1.0888	15	0.9918
1	1.0809	16	0.9860
2	1.0729	17	0.9801
3	1.0649	18	0.9743
4	1.0570	19	0.9685
5	1.0490	<u>20</u>	<u>0.9626</u>
6	<u>1.0410</u>	21	0.9567

День насиживания Day of incubation	Удельная масса, г/см ³ Specific weight, g/cm ³	День насиживания Day of incubation	Удельная масса, г/см ³ Specific weight, g/cm ³
7	1.0315	22	0.9490
8	1.0253	23	0.9416
9	1.0208	24	0.9342
10	1.0162	25	0.9267
11	1.0116	26	0.9193
12	1.0071	27	0.9119
<u>13</u>	<u>1.0025</u>	28	0.9045
14	0.9978	29	0.8970

Итак, общее увеличение скорости снижения удельной массы, с появлением отверстий в скорлупе, составило 0.00244 (100%), из чего выпадение части скорлупы дало 0.00123 (50.4% от общего возрастания скорости), а увеличение испарения через отверстие еще 0.00121 г/см³/сут. (49.6%).

Следовательно, увеличение скорости снижения удельной массы яиц в последние дни насиживания формируется примерно равным участием двух факторов: а) выпадением фрагментов скорлупы и определяемым этим б) увеличением испарения влаги яйцом. Вероятно, сочетание (а) и (б) – фактор элиминации птенцов, не способных освободиться от скорлупы в режиме ускоренного испарения влаги (мы неоднократно отмечали присыхание пуха птенцов к подскорлуповым оболочкам основной части скорлупы яйца, препятствовавшее освобождению птенца).

Таблица 13. Продолжительность вылупления птенцов серого журавля: от наклева до освобождения от скорлупы (n = 25 из 22 гнезд)
Table 13. Duration of the Common Crane chick hatching: from hole appearance to liberation out shell

Часов/ Hours	18–21	21–24	24–27	27–30	30–33	33–36
абс./ abs.	5	4	6	5	1	4
%	20.0	16.0	24.0	20.0	4.0	16.0

3.8. Потеря массы яйцами серого журавля за период насиживания

Потеря массы яйцами за период насиживания от снесения до появления наклева (28–29 сут., пока этот процесс имел относительно прямолинейный характер) составила 10.7–20.2% от начальной массы яйца (г), в среднем 16.02 ± 0.24 % (по 73 яйцам 42 кладок, табл. 15). Для первых и вторых яиц из кладок в два яйца средние объёма и % потери массы были почти идентичны, а разницы средних – не достоверны.

3.9. Использование обобщающей формулы для определения насиженности яиц по их удельной массе

На примере редких случаев взвешивания яиц коллегами, сравним их версии насиженности с нашей по удельной массе. Как видно из табл. 16, расхождения могут быть очень велики, даже когда три из пяти кладок взяты в коллекцию, а следовательно выдуты!

Для проверки точности определения насиженности яиц по их удельной массе сравнили насиженность каждого из яиц, определенную по общей формуле регрессии (рис. 5), с их реальной

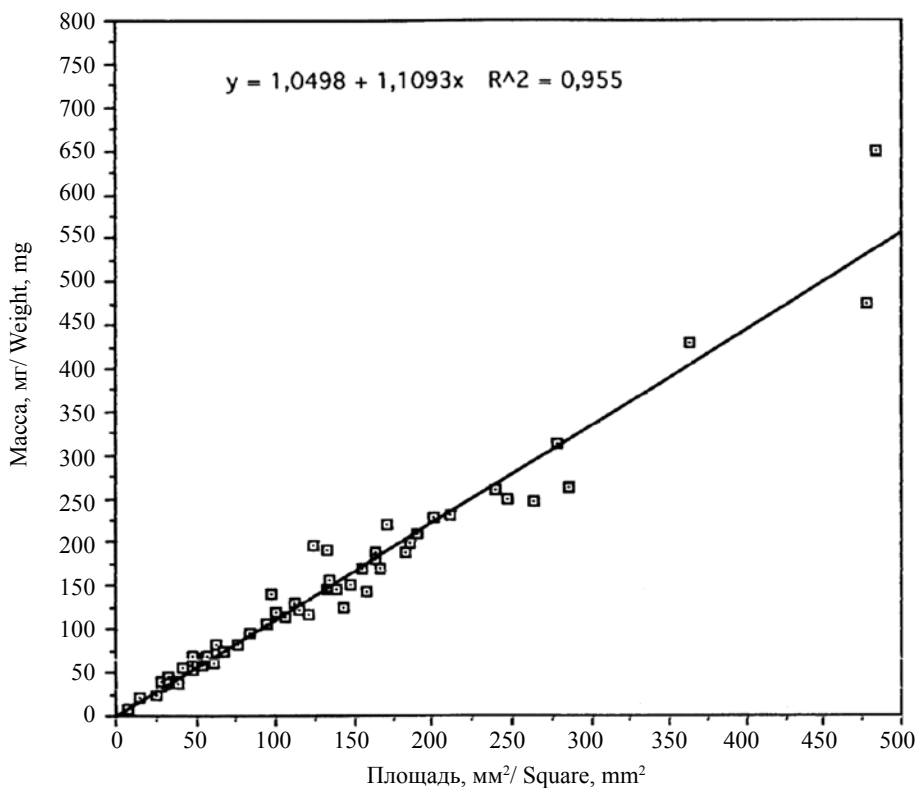


Рис. 7. Площадь и масса фрагментов скорлупы инфундибулярной зоны яиц серого журавля
 Fig. 7. Square and weight of egg-shell fragments from the obtuse polus of the Common Crane eggs

Таблица 14. Объем и удельная масса яиц серого журавля
 в последние дни насиживания (30 яиц из 25 гнезд)
 Table 14. Volume and specific weight of the Common Crane eggs
 for the last incubation days (30 eggs from 25 nests)

Биометрические характеристики/ Biometric parameters	Объем яиц, см ³ / Egg volume, cm ³	Насиженность (а) и удельная масса (б) яиц Incubation set (a) and specific weight (b) of eggs				Площадь отверстия в скорлупе, мм ² Area of opening in the egg shell, mm ²
		Скряпающих и пищущих/ Scratching and peeping		Проклюнувших Pecked		
		а (сут./day)	б (г/см ³ / g/cm ³)	а (сут./day)	б (г/см ³ / g/cm ³)	
Limit	133.3-217.0	28-30	0.870 – 0.991	28-31	0.863–0.987	1.0-527.0
Cv, %	9.61	2.30	2.92	2.46	3.00	54.78
M ± m _x	181.04 ± 3.17	28.3 ± 0.1	0.9120 ± 0.0049	29.4 ± 0.1	0.9027 ± 0.0050	219.9 ± 22.0

насиженностью (n = 228). Как видно из рис. 8, 97% ошибок расположено в интервале от –6 до +7 сут. Средние составили: M_{реальн.} = 17.25 ± 0.67; а M_{расчетн.} = 17.16 ± 0.71 сут.

Доверительные границы генеральных средних (для β = 0.95): M_{реальн.} = 15.91 ÷ 18.59 сут. (А); M_{расчетн.} = 15.74 ÷ 18.58 сут. (Б). Поскольку, в обоих случаях А > Б, результаты сравнения достоверны для первого порога. По методу λ (лямбда, Колмогорова и Смирнова) сравнили рас-

пределения реальных и расчетных дат: как и ожидалось, достоверных различий между распределениями не обнаружено ($\lambda = 1.16$).

Прибавим, что процесс вылупления птенцов – не мгновенное явление, которое легко пропустить, ошибившись в расчетах насиженности яиц. В питомниках по ряду внешних признаков установлено, что продолжительность вылупления журавленка занимает от 27 (*G. canadensis*) до 63.5 (*G. vipio*) час. (Archibald, Viess, 1979). Процесс вылупления разделен на три фазы: 1) царапание и писк; 2) проклев скорлупы и 3) интенсивное вылупление (освобождение от скорлупы; Archibald, Viess, 1979; Hartman et al., 1987). Для птенцов серого журавля эти фазы, соответственно составили, в среднем: 1) 18.9 (n = 10); 2) 24.6 (n = 5) и 3) 1.6 (n = 5) часов (Панченко, Кашенцева, 1995). Поскольку, мы не обсчитывали наши данные по первой фазе, воспользуемся цитированной. Две другие фазы мы не разделяли, однако, они установлены на большом числе птенцов (n = 25) и были очень сходны (табл. 13), составив от 19.0 до 36.0, в среднем – 26.21 ± 1.01 (против 26.2 ± 5.1 часов) (Панченко, Кашенцева, 1995). Итак, время вылупления птенца этого вида – 45.1 (18.9 + 26.2) час. Учитывая, что более 90% кладок – двужайцевые, а также то, что интервал между освобождением от скорлупы первого и второго птенцов в гнезде составил в среднем 36.1 ± 3.0 (n = 26; табл. 17) час., возможность наблюдения вылупления в одном гнезде еще на это время. Следовательно, вылупление в гнезде с двумя яйцами протекает в среднем 81.2 час. (или 3.38 сут.). При этом, положительную часть ошибок в определении насиженности

Таблица 15. Объем и снижение массы яйцами серого журавля за период насиживания (73 яйца из 42 кладок)

Table 15. Volume and egg weight reduction during incubation (73 eggs of 42 clutches)

Параметры яиц Egg measurements	Кладки из одного и двух яиц/ Clutches of one or two eggs	Биометрические характеристики: средняя и ошибка/ Biometric parameters: mean and error $M \pm m_x$	Коэффициент вариации/ Correlation coefficient Cv, %	Пределы/ Limits	Разница средних/ Differences among means, d	Число яиц/ Egg number n
1. Объем 1. Volume V, см ³ / V, cm ³	Единствен./ Only egg	144.20	–	133.3 – 155.1	–	2
	Первое/ The first	185.05 ± 2.27	7.17	151.0 – 213.1	0.72	34
	Второе/ The second	184.33 ± 1.97	6.49	153.8 – 217.0		37
	Оба яйца/ Both eggs	184.67 ± 1.47	6.71	151.0 – 217.0		71
	Все кладки/ All clutches	183.57 ± 1.65	7.62	133.3 – 217.0		73
2. Потеря массы, в % от начальной/ 2. Loss of weight, in % of started	Единствен./ Only egg	15.85	–	15.4 – 16.3	–	2
	Первое/ The first	15.73 ± 0.38	14.19	10.7 – 19.9	0.57	34
	Второе/ The second	16.30 ± 0.33	12.31	11.1 – 20.2		37
	Оба яйца/ Both eggs	16.03 ± 0.25	12.94	10.7 – 20.2	–	71
	Все кладки/ All clutches	16.02 ± 0.24	12.77	10.7 – 20.2	–	73

Табл. 16. Расхождения в определении насиженности яиц серого журавля интуитивно и по удельной массе
Table 16. Divergence of determination of the common Crane egg incubation set according to intuition and to specific weight

№ кладки/ Clutch #	Удельная масса яиц, г/см ³ / Egg specific weight, g/cm ³	Насиженность/ Incubation set:		Источник данных/ Data source
		По мнению авторов/ According to author opinion	По удельной массе According to specific weight	
1	1.0529 1.0567 1.0610	«насиженные»	5-е сут. / 5 th day 5-е сут. / 5 th day 4-е сут./ 4 th day	Кошелев, Ходков, 1980/ Koshelev, Khodkov, 1980
2	0.9266 0.9603	слабонасижены/ weak incubation set	25-е сут./ 25 th day 21-е сут./ 21 st day	Гаврись, Слюсар, 1996/ Gavris, Slyusar, 1996
3	1.0375 1.0574	свежие/ fresh	7-е сут./ 7 th day 4-е сут./ 4 th day	Петросян, Петросян, 1997/ Petrosyan, Petrosyan, 1997
4	1.0369 1.0397	свежие/ fresh	7-е сут./ 7 th day 7-е сут./ 7 th day	
5	1.0332	не насижено no incubation set	7-е сут./ 7 th day	Сотников, 1999/ Sotnikov, 1999
	1.0210	слабо насижено weak incubation set	9-е сут./ 9 th day	

яиц можно игнорировать (поскольку они вынуждают к новым посещениям гнезд), а в негативной части опасность представляют лишь отстоящие от нуля более чем на 3 дня (81.2 час.), а это 14% от всех дат.

Напомним, что рис. 5 и табл. 12 показывают «поведение» среднего по объему яйца (из 120 нашей выборки и не учитывая установленной выше связи объема яйца и его начальной удельной массы (рис. 3), а, следовательно, и динамику ее изменения. Учитывая это, из базы данных взяты 100 первых пар, для которых рассчитали коэффициент корреляции между объемом яйца и величиной ошибки в определении его насиженности по формуле общей регрессии удельной массы яиц. Оказалось, что между ними существует очень малый отрицательный и недостоверный коэффициент корреляции $r = -0.09$; $v = 98$; ($T_{st} = 477 - 824 - 1347$). В подтверждение рис. 9 показывает облако рассеяния всех дат ($n = 228$) и отсутствие значимого коэффициента корреляции между объемом яиц и ошибкой в определении их насиженности по общей формуле.

Невозможность безошибочного определения насиженности каждого яйца по удельной массе объясняется не ограниченностью наших данных, а реальным разнообразием генетических программ развития эмбриона. Так, общая картина снижения удельной массы яиц в процессе насиживания в разных гнездах была очень пестрой (раздел 3.10, рис. 10).

Ее определяли несходство стартовых удельных масс, скоростей их снижения, продолжительности инкубации каждого яйца и времени освобождения птенца от скорлупы. Из трех условно выделенных нами схем «логичные» кладки (при нескольких взвешиваниях, первое яйцо имело меньшую удельную массу) составили лишь 62.5% (разд. 3.10). Наконец, остановимся на данных двух кладок, занимающих «верхний» ряд «облака» рассеяния (рис. 5) выше остальных дат. Если продвигаться по облаку рассеяния от первого к последнему дням насиживания, слева – направо, вдоль линии регрессии, то две самые «высокие» точки принадлежат одному яйцу, с аномально высокой удельной массой, взвешенному в первый и третий дни насиживания.

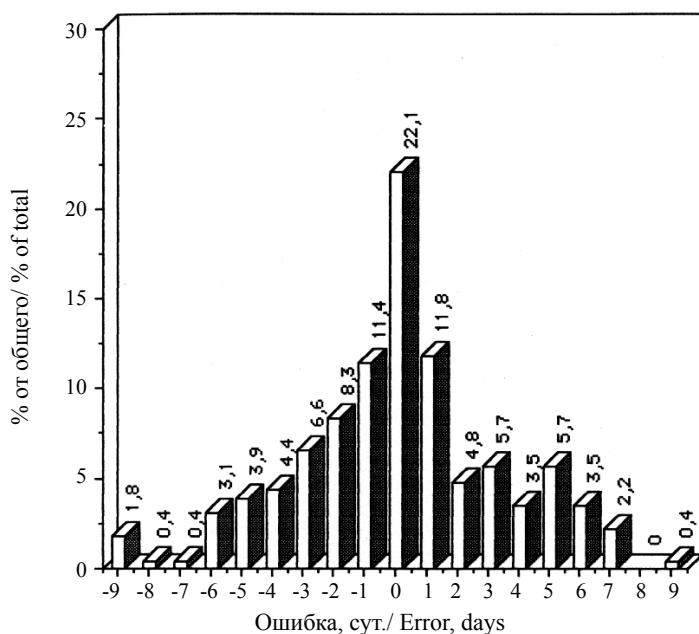


Рис. 8. Ошибки в определении насиженности по общей формуле регрессии всей выборки (n = 228)

Fig. 8. Errors in determination of incubation set using general formula of regression of the all samples (n = 228)

Третья сверху точка удельной массы в первый день насиживания принадлежит второму яйцу из этого гнезда. Осмотреть эту кладку позже не было возможности, поэтому мы не знаем, были ли яйца фертильными. От второй и четвертой (сверху) точек первого дня насиживания к верхнему их ряду, до 18-29 дней, расположены даты двух яиц одной кладки, имевших очень высокую стартовую удельную массу и при этом очень низкую скорость ее снижения. Она была немногим выше, чем у мертвых яиц. Тем не менее, оба птенца вылупились! Эти редкие случаи «отрыва» от общего облака распределения дат удельной массы яиц при насиживании

Таблица 18. Интервал (сут.) в снесении яиц одной кладки серым журавлем в природе и неволе

Table 18. Interval (days) between the laying of the eggs within one clutch of the Common Crane in the wild and in captivity

Часов Hours	18-27	27-36	36-45	45-54	54-63	63-72
абс., % abs., %	9 34.7	7 26.9	4 15.4	3 11.5	- -	3 11.5

(еще три даты этого ряда рассчитаны как выбросы, поэтому отсутствуют в облаке рассеяния) позволяют предположить системную мутацию, приводящую к появлению яиц с очень высокой удельной массой, скорость снижения которой при насиживании существенно ниже обычной для других кладок. Поскольку под наблюдением находились в общей сложности 52 кладки, частота таких «мутантов» составит 3.8%.

Ошибку в определении насиженности по одному взвешиванию яиц можно значительно снизить вторым взвешиванием, но тогда вероятность бросания птицами кладки возрастает. У других журавлей (например, красавки, канадского, японского и черного) последняя не столь велика, как у серого.

3.10. Определение интервала в снесении яиц одной кладки

Поскольку более 92% кладок этого вида в Левобережной Украине содержат два яйца, актуально рассчитать интервал времени между их снесением по подобию треугольников, основания которых отражают время насиживания, а вертикальные катеты – удельную массу яиц (рис. 11).

Алгоритм расчетов базировался на логике снижения удельной массы яиц: в момент откладки оба яйца имеют, в среднем, одинаковые удельные массы, которые в процессе насиживания

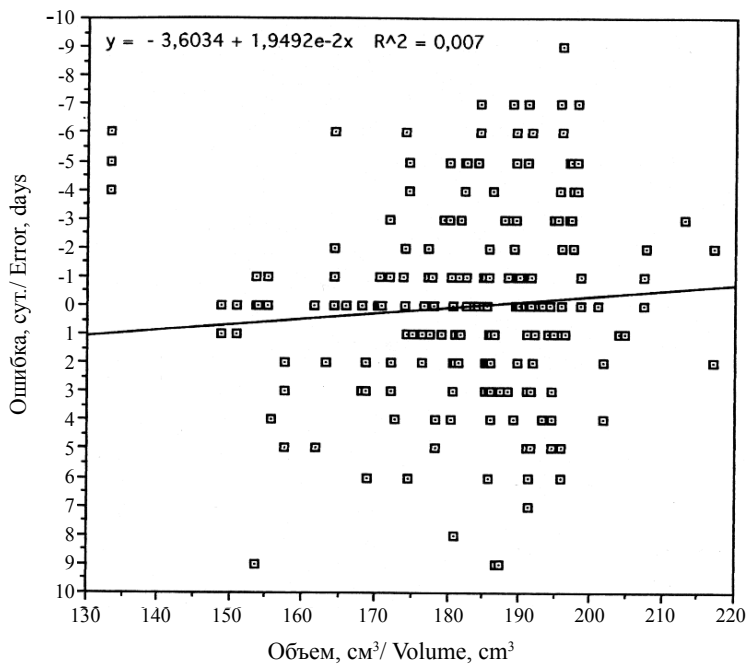


Рис. 9. Объем яиц и ошибки в определении насиженности по общей формуле регрессии всей выборки ($n = 228$)

Fig. 9. Egg volume and errors in determination of incubation set according to the general formula of the regression of the whole samples ($n = 228$)

снижаются с несколько (но достоверно) различными скоростями и вплоть до появления отверстий в скорлупе (28–29 сут. насиживания) этот процесс имеет относительно прямолинейный характер.

По «поведению» результирующих удельной массы первого и второго яиц на пространстве графиков, выделены три варианта (рис. 10):

1. «Логичные» кладки: при нескольких взвешиваниях первое яйцо имело меньшую удельную массу, а его результирующая располагалась под таковой второго яйца ($M_{1i} < M_{2i}$); при этом они могли быть параллельны, сходиться или расходиться.

2. «Нелогичные» кладки включают два варианта (рис. 10):

а) при нескольких взвешиваниях первое яйцо имело большую удельную массу ($M_{1i} > M_{2i}$), результирующие располагались параллельно, сходились или расходились;

б) «перекрест»: на каком-то этапе насиживания результирующие пересекались ($M_{1i} = M_{2i}$), а начальная разница удельных масс яиц меняла знак на противоположный.

В общей сложности, «поведение» каждого яйца обследовано в 50 кладках: две из них содержали по одному, а 48 – по два яйца. Среди двуйцевых (100%), вариант «1» отмечен у 30 (62.5 %), варианты «2» – у 18 (37.5%) кладок; из них «2а» составляли 12 (25.0 %), а «2б» – 6 (12.5%) кладок.

В прежней работе (Winter, 2003) расчет интервала в снесении яиц был проведен на меньшей серии ($n = 21$). Для каждой группы (15 «логичных» и 6 «нелогичных» кладок) построены графики снижения удельной массы первого и второго яиц, а также рассчитана формула динамики разницы между удельными массами яиц по насиженности второго яйца. Затем построены две принципиальные схемы (для «логичных» и «нелогичных» кладок), по которым, на основании подобия треугольников, проведены расчеты интервала в снесении первого и второго яиц, составившего для всей выборки 2.43 сут.

Новые данные и анализ показали, что этот метод имел недостатки, поскольку базировался только на обобщающих формулах, а следовательно

а) не позволял рассчитать стандартную ошибку (m_x) для интервала в снесении яиц, а значит и сравнение этих данных с имеющимися (Behm, 1905, 1907);

б) разница в удельной массе яиц в кладке оказалась не связана с ее насиженностью, не имела динамики и определялась 1) стартовой разницей в удельных массах первого и второго яиц ($M_{10} - M_{20}$); 2) потерей удельной массы первым яйцом, к моменту снесения второго ($M_{20} - M_{11}$).

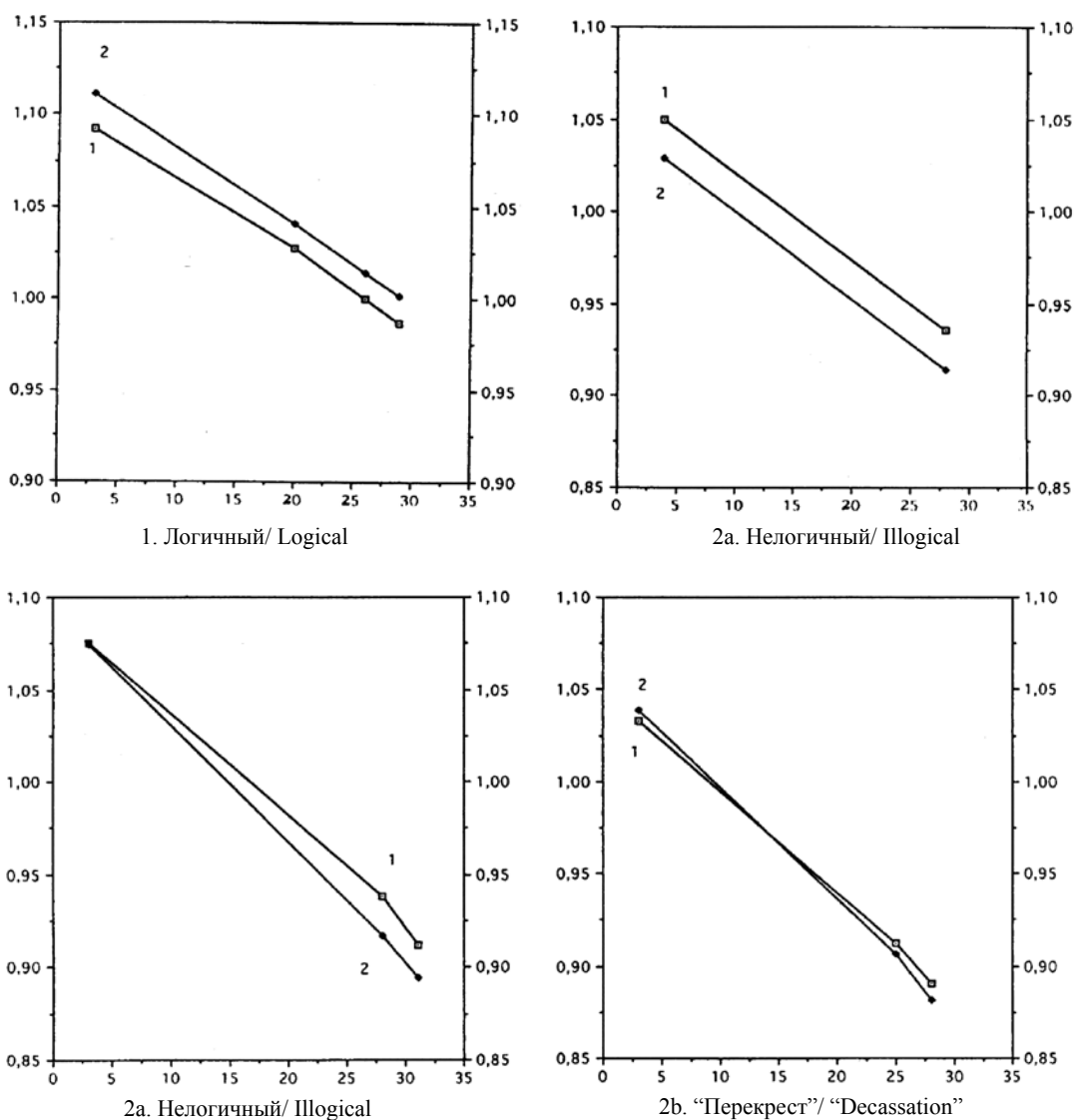
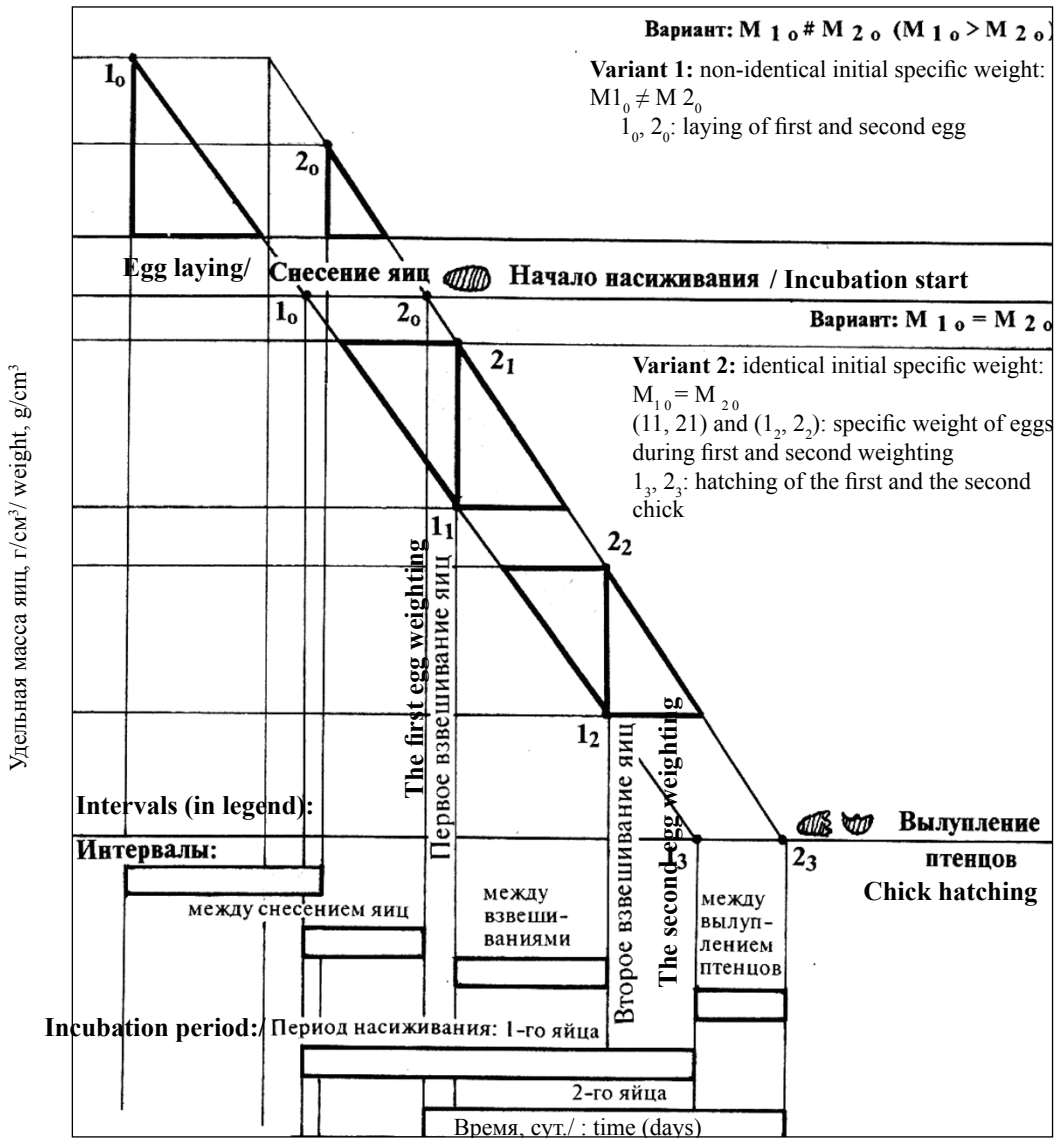


Рис. 10. Варианты динамики удельной массы яиц внутри кладок серого журавля (ось y – удельная масса, г/см³; x – дни насиживания)

Fig. 10. Variants of egg specific weight dynamic within the Common Crane clutches (Y-axis – specific weight, g/cm³ ; X-axis – incubation days)

Соотношение начальных удельных масс первого и второго яиц связано с их индивидуальной изменчивостью, а потеря удельной массы первым яйцом (к моменту снесения второго) определяется только скоростью снижения его удельной массы и интервалом времени между снесением яиц. Именно этого и не учитывал расчет дистанции по обобщающим формулам, заметно увеличивая интервал в снесении яиц. Поэтому, мы отказались от обобщающих формул, вернувшись к конкретике «поведения» яиц в каждой кладке.

По наблюдениям 26 кладок (52 яйца), в которых прослежены сроки вылупления птенцов, и где первое яйцо взвешено в среднем 2.4, а второе – 2.7 раз, определялась насиженность яиц. Затем по скорости снижения массы каждого яйца определяли их стартовые удельные массы. После чего строили график динамики удельной массы яиц каждой кладки, по которому на осно-



Intervals: (from left to right and from top to bottom)
 between laying of the first and the second egg, Variant 1 and 2
 between the first and the second weighing
 between hatching of chicks
Incubation period of the first and the second egg

Рис. 11. Схема снижения удельной массы яиц серого журавля в период насиживания
Fig. 11. Scheme of the specific weight reduction of the Common Crane eggs during incubation

вании подобия треугольников (рис. 11) определяли интервал в снесении первого и второго яйца. Он составил 1.8–3.4 сут. (43.2–81.6 час.), в среднем 2.11 ± 0.07 сут. (50.5 ± 1.7 час., табл. 18).

В этой небольшой серии (табл. 18) бросается в глаза ступенчатость распределения: 92.4% дат расположены в интервале 1.8–2.4 сут., между 2.4–3.0 сут. следует пробел, а 7.6% падают на интервал 3.0–3.4 сут.

Сравнение данных из природы с известными в искусственно созданных условиях (табл. 18) показывает сходство средних (2.11 ± 0.07 и 2.36 ± 0.28 сут.). Однако коэффициенты вариации

(соответственно – 16.97 и 39.17%) оказались различны для первого порога вероятности ($\beta > 0.95$). Последнее тем более удивительно, что в неволе наблюдали одну пару в течение 11 лет (Behm, Koch, 1905–1907), а наши данные относятся к 20 парам (6 из которых наблюдали в два разных сезона). Вероятно, сравнение параметров размножения журавлей в питомниках и природе бесперспективно, из-за разных условий размножения, и если данные из природы еще могут быть использованы для оптимизации размножения в искусственно созданных условиях, то обратное сравнение не актуально, даже если мы что-либо не досмотрели по объективным причинам у диких птиц.

Несмотря на ошибки в определении интервала снесения первого и второго яиц в прежней работе (Winter, 2003), данные предлагаемой лишь подтверждают первоначальные выводы.

3.11. Масса яйца и птенца

Наблюдения показали, что масса едва освободившегося от скорлупы птенца составила в среднем $74.56 \pm 0.57\%$ от массы яйца, за сутки до вылупления (по 23 птенцам из 20 гнезд). Этот показатель оказался на удивление стабильным ($C_v = 3.66\%$), но поскольку масса яйца – изменяющийся параметр и обычно за сутки до вылупления птенца не известна, мы соотнесли массу «новорожденного» с неизменным параметром – объемом яйца ($n = 59$ из 37 гнезд). Эту связь отражает полиномиальная зависимость (рис. 12):

$$y = -482.83 + 9.2384 x - 0.049958 x^2 + 0.000096341 x^3,$$

где «у» – масса свежевылупившегося птенца (г), «х» – объем яйца, из которого он вылупился (см^3). Благодаря очень высокому линейному коэффициенту корреляции ($r = 0.94$), эта формула¹ позволяет по стандартным промерам яиц определить начальную массу птенцов. Эти расчеты необходимы для определения возраста журавлят у гнезда. В природе от вылупления до возраста 25–30 час. птенец серого журавля теряет до 17.5% начальной массы тела, поэтому при их осмотре на гнезде и поблизости (при почти одинаковых объемах яиц в кладке), младший из них чаще тяжелее старшего и всегда имеет больший желточный мешок (Winter et al., 1999).

Таблица. 18. Интервал (сут.) в снесении яиц одной кладки серым журавлем в природе и неволе

Table 18. Interval (days) between the laying of the eggs within one clutch of the Common Crane in the wild and in captivity

Изыумская лука, юг Харьковской обл., Восточная Украина (n = 26)/ Izyumskaya Luka, South Kharkov Region, Eastern Ukraine (n=26)						
Интервал, сут./ Interval, days	1.0 – 1.5	1.5 – 2.0	2.0 – 2.5	2.5 – 3.0	3.0 – 3.5	3.5 – 4.0
Число гнезд: абс. %/ Nest number, abs., %	–	11 42.3	3 50.0	–	2 7.7	–
Стокгольмский зоопарк, А. Behm, 1905; 1907, цит. по Schuster, 1931 (n=11)/ Stockholm zoo, A. Behm 1905, 1907, cit. Schuster 1931 (n=11)						
Число гнезд: абс. %/ Nest number, abs., %	1 9.1	–	7 63.6	–	1 9.1	2 18.2

¹Формула «работает» только в таком виде, без сокращений знаков после запятой! Можно использовать также почти не уступающую ей в точности, но более простую: $y = -1.4076 + 0.69399 x$; $R^2 = 0.883$

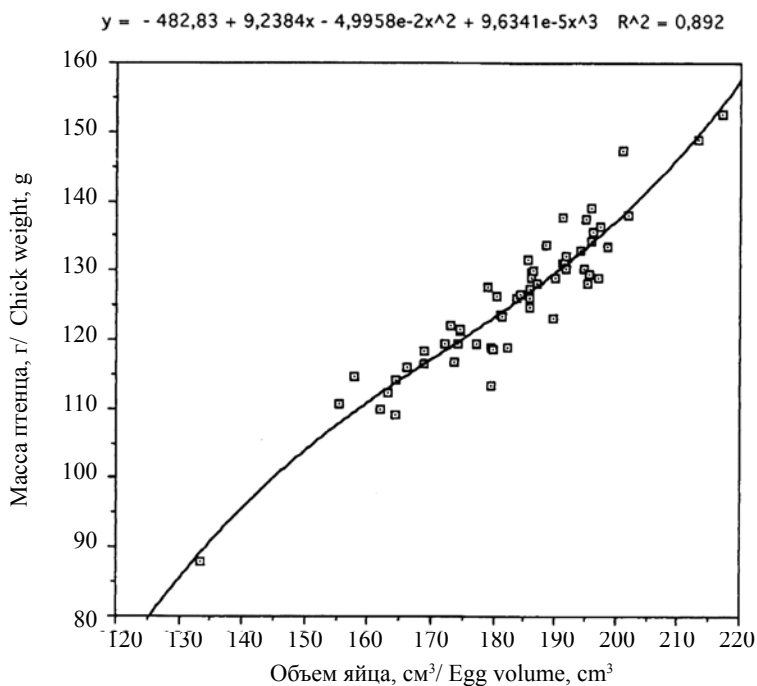


Рис. 12. Масса птенца и объем яйца (n = 59 из 37 гнезд) у серого журавля
Fig. 12. Chick weight and egg volume (n = 59 from 37 nests) for the Common Crane

3.12. Интервал в вылуплении птенцов одного гнезда и стратегия размножения серого журавля

Наблюдения показали, что между освобождением от скорлупы первого и второго птенцов в одном гнезде проходило 19–72, в среднем 36.1 ± 3.0 час., или 1.50 ± 0.13 сут. (n = 26; табл. 17).

Сравнение этих данных с интервалом в несении яиц показывает, что последний был в среднем в 1.4 раза продолжительнее первого, при достоверной разнице средних ($\beta > 0.999$).

Итак, «полный период инкубации» двуйцевых кладок серого журавля (от несения первого яйца до выхода из гнезда второго птенца) составил 33.21 сут. и формировался из следующих отрезков: 1) интервала в несении яиц (2.11 сут.), 2) времени инкубации каждого яйца (30.42 сут.) и 3) возраста второго птенца при оставлении гнезда (0.68 сут., Winter, 2003). Следовательно, пара «экономила» время на следующем:

1. второе яйцо насиживали на 0.4 сут. меньше первого;

2. интервал в вылуплении птенцов сокращался от 2.11 до 1.50 (на 0.61) сут. Разницу между этими интервалами (пп. 1-2.) можно объяснить ошибками расчетов, либо за счет эффекта синхронизации вылупления, известного для других выводковых птиц (Тихонов, 1976; Тихонов, Фокин, 1979).

3. Второй птенец оставлял гнездо в два раза меньшем возрасте, чем первый (разница – 0,78 сут.). Таким образом, пара «экономила» 1.39 сут., т.е. 4.2% времени периода полной инкубации (Winter, 2003).

Из этого следует, что стратегия размножения серого журавля, вероятно, направлена на сокращение времени пребывания семьи на гнезде.

4. Благодарность

Автор искренне признателен П.И. Горлову, без участия которого эта работа была бы невозможна, а также А.А. Шевцову, Ю.А. Андриющенко, А.А. Атемасову за помощь в сборе данных, Н.П. и В.А. Синьковым, С.И. Дмитренко – за организацию полевых работ, И.Н. Тоцкому – за финансирование поездок, Ch. Köpner – за помощь в оформлении компьютерной версии статьи, G. и G. Hübner – за данные о кладках в окр. Ратеноу (Rathenow, с-в Германия), W. Mewes – за данные о кладках в Земле Мекленбург-Форпоммерн (с-в Германия), В.Ю. Семашко и А.В. Фильчагову – за данные о гнездах на Б.Соловецком о-ве.

5. Литература

- Афанасьев В.Т. 1998. Птицы Сумщины. Сумы: 146 с.
- Белик В.П., Ветров В.В. 1990. Серый журавль в бассейне Северского Донца. – Редкие, малочисленные и малоизученные птицы Северного Кавказа. Ставрополь: 12-18.
- Блинова Т.К., Блинов В.Н. 1989. Размещение и миграции серого журавля в Тоболо-Ишимской лесостепи. – Сообщ. Прибалт. Комис. по изуч. Миграций птиц, 21. И.А. Нейфельдт, Ю.Э. Кескспрайк (ред.). Тарту: 77-82.
- Винтер С.В. 1977. Гнездование японского журавля в Среднем Приамурье. – Бюлл. МОИП. Отд. биол., 82(6): 39-53.
- Винтер С.В. 2002. Структура популяции, население, гнезда, кладки и фенология размножения канадского журавля на Северо-Западной Чукотке. – Журавли Евразии. В.В. Морозов, Е.И. Ильяшенко (ред.). М.: 191-215.
- Винтер С.В. 2007. Индивидуальная, межсезонная и географическая изменчивость окраски яиц серого журавля: предложение новой методики. – Бранта. Часть 1. 10: 17-36.
- Гавриш Г.Г., Слюсар Н.В. 1996. Серый журавль (*Grus grus*) в бассейне реки Ворскла. – Праці Українського Орнітологічного Товариства. М.Л. Клестов (ред.). Т.1. Київ: 68-76.
- Животовский Л.А. 1991. Популяционная биометрия. М.
- Кошелев А.И., Ходков Г.И. 1980. Сезонные миграции и гнездование серой цапли, большой выпи и серого журавля на юге Западной Сибири. – Миграции птиц в Азии. Душанбе: 201-214.
- Маркин Ю.М. 1995. К экологии серого журавля в пойме р. Куноват (Западная Сибирь). – Труды Окск. биосферн. гос. запов., 19. Рязань: 115-123.
- Мянд Р. 1988. Внутрипопуляционная изменчивость птичьих яиц. Таллинн, 193 с.
- Нумеров А.Д., Приклонский С.Г., Иванчев В.П., Котюков Ю.В., Кашенцева Т.А., Маркин Ю.М., Постельных А.В. 1995. Кладки и размеры яиц птиц юго-востока Мещерской низменности. – Труды Окск. биосферн. запов., 18. С.Г. Приклонский (ред.). М.: 167.
- Панченко В.Г., Кашенцева Т.А. 1995. Размножение журавлей в питомнике Окского заповедника. – Труды Окск. биосф. гос. запов., 19. Приклонский С.Г. (ред.). Рязань: 236-270.
- Петросян С.О., Петросян О.С. 1997. Орнитология и нидология птиц Армении. Ереван, 155 с.
- Плохинский Н.А. 1970. Биометрия. 2-е изд. М.
- Пукинский Ю.Б., Ильинский И.В. 1977. К биологии и поведению черного журавля в период гнездования (Приморский край, бассейн реки Бикин). – Бюлл.МОИП. Отд. биол., 82(1): 5-17.
- Сотников В.Н. 1999. Птицы Кировской области (Каталог оологических и нидологических коллекций), Ч.2, 29. Кировск, 266 с.
- Тихонов А.В. 1976. Синхронизация вылупления у выводковых птиц. – Групповое поведение животных. М.: 380-382.
- Тихонов А.В., Фокин С.Ю. 1979. Акустическая сигнализация и поведение куликов в раннем онтогенезе. 1. – Пренатальные стадии развития. Науч. докл. высш. школы, биол. н., 10: 33-40.
- Флинт В.Е. 1987. Серый журавль – *Grus grus* (Linnaeus, 1758). – Птицы СССР. Курообразные. Журавлеобразные Р.Л. Потапов, В.Е. Флинт (ред.). Л.: 266-279.
- Черничко И.И., Чичкин В.Н. 1999. Косвенный метод вычисления объема яиц у колониально гнездящихся

- ржанкообразных птиц. – Бранта, 2: 159-165.
- Archibald G., D.L. Viess 1979. Captive propagation at the International Crane Foundation 1973-78. – Proceedings 1978 Crane Workshop. J.C. Lewis (ed.). Colorado: 51-73.
- Barth E.K. 1953. Calculation of egg volume based on loss of weight during incubation. – Auk, 70: 151-159
- Behm A., Koch O. (1905; 1907): цит. по Schuster L. 1931. Ein Beitrag zur Brutbiologie des Kranichs (*Megalornis grus*). – Beitr.Fortpfl.Vögel, 7: 174-181; 201-214.
- Bergtold W.H. 1929. Egg weights and egg measurements. – Auk, 56: 466-473.
- England M.D. 1963. Studies of less familiar birds. 124. – Crane. Brit. Birds, 56: 375-377.
- Ellis D.H., Gee G.F., Mirande C.M.(eds.). 1996. Cranes: their biology, husbandry, and conservation. Washington, Baraboo.
- Fisher I.J., Swengel S.R. 1991. A Guide for aging Sandhill Crane eggs. – Wildl. Soc. Bull., 19: 494-497.
- Groebbels F. 1927. Oologische Studien I. Untersuchungen über Gewichte, spezifische Gewichte und Zusammensetzung von Vogeleiern verschiedener Bebrütungsstadien. – J. Ornith. 75: 225-235.
- Hartert E. 1910-1922. Die Vögel der Paläarktischen Fauna, 3. Berlin.
- Hartman L., Duncan S., Archibald G. 1987. The hatching process in cranes with recommendations for assisting abnormal chicks. – Proceedings 1985 Crane Workshop: 387-397.
- Heinroth O. 1922. Die Beziehungen zwischen Vogelgewicht, Eigewicht, Gelegegewicht und Brutdauer. – J. Ornith. 70: 172-285.
- Hoyt D.F. 1979. Practical methods of estimating volume and fresh weight of bird eggs. – Auk, 96: 73 - 77.
- Jourdain F.C.R. 1906: The eggs of European birds. цит. по Makatsch, 1974.
- Makatsch W. 1970. Der Kranich. Die Neue Brehm-Bücherei. Wittenberg Lutherstadt.
- Makatsch W. 1974. 127. *Grus grus* (Linnaeus) – Die Eier der Vögel Europas, 1. Radebeul: 226-228.
- Moll K.H. 1963. Kranichbeobachtungen aus dem Müritzbiet. – Beitr.Vogelk.8: 221-253; 368-388; 412-439.
- Moll K.H. 1973. *Grus grus* (Linné, 1758) - Kranich. – Glutz v. Blotzheim U. (ed.). Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd.5. Galliformes und Gruiformes. Wiesbaden: 567-606.
- Niethammer G. (ed.) (1937-1942): Handbuch der deutschen Vogelkunde, 1-3. Leipzig.
- Paganelli C.V., Olszowka A., Ar A. 1974. The avian eggs: surface area, volume and density. – Condor, 76: 319 -325.
- Prange H., Alonso J.A., Alonso J.C. et al. 1989. Der Graue Kranich, *Grus grus*. – Die Neue Brehm-Bücherei, Wittenberg Lutherstadt.
- Prange H., Henne E. 1989 (цит. по Prange et al., 1989). Verhaltensbeobachtungen in der Fortpflanzungsperiode des Grauen Kranichs, unveröff.
- Preston F.W. 1974. The volume of avian egg. – Auk, 91: 132-138.
- Rahn H., Paganelli C.V. 1989. The initial density of avian eggs derived from the tables of Schönwetter. – J.Orn., 130 (2): 207 - 215.
- Rey E. 1912. Die Eier der Vögel Mitteleuropas, 1, 2, Gera.
- Rogers S. 1981. Weight loss of crane eggs. – Proceeding 1981 Crane Workshop (ed. C. Lewis), Tavernier Fla.: 230-236.
- Rosenius P. 1926-1949. Sveriges Faglar och Fagelbon, 1-5. Lund.
- Schönwetter M. 1942. Die Eier der Kraniche und ihrer Verwandten. – Beitr. Fortpfl. Vögel, 18, 4: 121-130.
- Schönwetter M. 1967. Familie *Gruidae*. – Handbuch der Oologie. Bd.1 (Nonpasseres), Lief.1-13, Berlin: 300-305.
- Schuster L. 1931. Ein Beitrag zur Brutbiologie des Kranichs (*Megalornis grus*). – Beitr.Fortpfl.Vögel, 7: 174-181; 201-214.
- Stonehouse B. 1963. Egg dimensions of some Ascension Island sea-birds. – Ibis, 103b: 474-482.
- Thiel W. 1989. Beobachtungen am Kranich (*Grus grus* L.) im Kreis Gadebusch, Bezirk Schwerin. – Ornith. Rundbrief Mecklenburgs Neuerfolge, 32: 16-24.
- Walkinshaw L.H. 1973. Cranes of the World. New York.
- Westerskov K. 1950. Methods for determining the age of game bird eggs. – Journ. Wildl.Manag., 14 (1): 56 - 67.
- Winter S.V. 2000. On reproductive strategies of Common Crane *Grus grus* in Ukraine. – 4th European Crane Conference. France: 46.
- Winter S.W. 2003. Zur Fortpflanzungsstrategie des Graukranichs, *Grus grus* in der Ukraine. – Proceedings 4 th European Crane Workshop 2000. A. Salvi (ed.). France: 32-42.

- Winter S.W., Gorlov P.I., Andryushchenko Y.A. 1999. Neues aus der Forschung an paläarktischen Kranichen. – Vogelwelt, 120: 367-376.
- Worth C.B. 1940. Egg volumes and incubation periods. – Auk, 57: 44 - 60.

EGG WEIGHT AND ITS USE FOR STUDYING THE ECOLOGY OF COMMON CRANES

S.V. WINTER

*Ziegelhüttenweg 58, 60598 Frankfurt/Main, Germany
E-mails: sergej.winter@onlinehome.de*

Summary

Nesting biology of Common Cranes was studied in Eastern Ukraine in 1989–2002. Data was obtained from 189 nests with 364 eggs and chicks.

1. Analysis of the size of complete clutches has shown that sample size should be considerably expanded because of low variability of this parameter (stable clutch size). However, at present such expansion is impossible. Frequencies of clutches of different size should be compared rather than the means, because it allows using smaller samples.
2. Durations of the incubation period in the wild and in captivity are almost the same, but coefficient of variation is smaller for eggs laid in the wild.
3. The first and the second eggs in the Common Crane clutches are of almost equal size.
4. Weight coefficient of fresh egg allows learning its absolute weight according to standard parameters.
5. A table for determination of the stage of embryo development based on correlation of this parameter with the specific weight (relative density) of the egg is proposed. The table could be used for research planning.
6. The first egg is incubated longer than the second one, whereas the second egg loses its specific weight more rapidly than the first.
7. In the period between egg laying and shell cracking, Common Crane's egg lost 10.7 to 20.2 % of its initial weight, 16.02 ± 0.24 on average (73 eggs from 42 nests). This index is almost similar for the first and the second eggs.
8. When eggshell cracks, the rate of specific weight reduction increases 1.7–1.9 times. This phenomenon is caused by transition of the egg from relatively closed to open system; the losses of eggshell fragments and increase in intensity of evaporation due to expansion of the hole play similar roles. Combination of these peculiarities is an elimination factor for the chicks unable to get rid of eggshell under conditions of rapid dehydration.
9. Two to six weighing of each of 52 eggs from 26 clutches were used to calculate egg-laying intervals, which averaged 2.11 ± 0.07 days (50.5 ± 1.7 hours).
10. Dependence of chick weight on egg volume was determined on the basis of observations of hatching of 59 chicks (37 nests). It allows using standard egg measurements for calculating initial weight of the chick.
11. Time interval between hatching of chicks in a nest was 1.4 times shorter than the interval between

laying of the eggs. This fact along with the shorter period of incubation of the second egg as well as the fact that the second chick is half younger than the first one by the moment they leave the nest demonstrates that the breeding pair “saves” 4.2 % of the incubation time. It favours the intention of birds to leave the nest site as soon as possible.

Key words: Common Crane, *Grus grus* (L.), Eastern Ukraine, egg dimensions, size of complete clutch, duration of incubation period, dynamics of the net and specific weight of incubated eggs, use of specific weight for determination of the stage of embryo development, intervals between laying in clutches containing two eggs and hatching in them, dependence of hatchling’s body weight on egg volume; reproductive strategy