

Ю. М. Плюсин

СТРАТЕГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ ОБЫКНОВЕННОЙ ГАГИ В СМЕШАННЫХ СООБЩЕСТВАХ КОЛОНИАЛЬНЫХ ПТИЦ

Многовидовые гнездовые сообщества морских птиц, располагающиеся на островах, как правило, устойчивы не только по видовому составу, но и по характеристикам численности и плотности каждого вида. Ш. Близкие по размеру небольшие острова имеют сходный мезорельеф и практически одинаковые растительные ассоциации и видовой состав населения птиц; это особенно характерно для полярных районов [2]. Сходство основных экологических характеристик позволяет изучать различия между сообществами птиц на разных островах, которые вызваны исключительно соотношением численности и плотности основных видов. Различающиеся по этим параметрам гнездовые поселения можно, таким образом, сравнивать с целью изучения влияния условий гнездования какого-либо вида на его успех в размножении. В предлагаемой работе рассматриваются влияние основных видов птиц сообщества (сизой и серебристой чаек, *Larus canus* L., *L. argentatus* Pontopp.) на успех гнездования обыкновенной гаги (*Somateria mollissima* L.) и ее стратегия размножения в различных смешанных сообществах.

Во всех изученных поселениях доминируют по численности 1—2 вида, поэтому сообщества разделяются нами на две группы: «чистые» поселения — подавляющее большинство птиц в них одного вида; «апплицитные» (от applicitus—совмещенный) — доминируют два вида.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работы проведены на Северном архипелаге в Кандалакшском заливе Белого моря в июне 1975 г. и в мае — сентябре 1978г. Исследованы гнездовые поселения морских колониальных птиц на 17 небольших островах площадью от 0, 05. до 2, 65 га. Поселения представлены пятью основными видами птиц: обыкновенной гагой, сизой и серебристой чайками, полярной крачкой (*Sterna paradisaea* Pontopp.) и куликом-сорокой (*Haematopus ostralegus* L.) и более чем Ю видами других птиц — утиные, чистиковые, кулики — численностью не свыше 1 — 3 гнезд на сообщество.

Для картирования сообществ использовалась визуальная полигонная съемка в масштабе 1: 500 с визированием каждого квадрата 5X5 м. Ошибка измерения: длины — не более 1%; углов—не более 2%; привязка гнезд—с точностью до 0, 2—2, 0 м. Расстояния между соседними гнездами измерены с точностью до 0, 5 м. Одновременно с картированием проводился учет количества яиц, эмбриональных пленок или птенцов в каждом гнезде и определялись средние величины первых и повторных кладок у гаги. Используются ранее полученные данные (1975 г.) По средней величине первичных кладок и по выживаемости птенцов гаги в первые 2 нед. жизни.

Автор приносит благодарность В. В. Бианки, любезно предоставившему материалы по многолетнему учету численности яиц в начале периода насиживания и оказавшему содействие в проведении работ.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Различия в численности и плотности птиц в сообществах обуславливаются прежде всего, такими факторами, как характер местообитания (мезорельеф и растительность), площадь пригодной для гнездования территории и влияние соседей. Как уже сказано, все исследованные поселения характеризуются сходным мезорельефом и однородностью растительных ассоциаций (приморско-луговые и вороничниковые). Кроме того, численность основных видов птиц на небольших островах не зависит от площади острова (найти данные). Основным фактором, определяющим различия в численности и плотности гнездящихся по соседству видов, оказывается, как можно предполагать, взаимное влияние друг на Друга птиц разных видов.

ЧИСЛЕННОСТЬ И ПЛОТНОСТЬ ГНЕЗД ГАГИ В СООБЩЕСТВАХ

В «чистых» сообществах, где гага является единственным доминирующим видом, плотность гнездования ее прямо зависит от величины колонии и достаточно хорошо описывается уравнением логисты. Регрессия имеет вид

$$y = (17/1 - 10^{2,06 - 0,055x}) - 3, \quad (1)$$

где x — величина колонии, на изученных островах изменяющаяся в пределах от 4 до 53 гнезд; y — плотность гнездования, изменяющаяся соответственно от 3 до 17 гнезд на 1000 м^2 (см. рисунок). Подобный характер связи свидетельствует об отсутствии внешних деформирующих воздействий на «чистое» сообщество. Трём ветвям логистической кривой можно поставить в соответствие процесс ступенчатого развития «чистых» поселений гаги. В небольших поселениях (от 4 до 20 самок) при увеличении численности в 5 раз плотность гнездования возрастает всего в 2 раза. Напротив, в колониях численностью от 20 до 40 самок плотность увеличивается экспоненциально вслед за ростом численности: от 6 до 16—17 гнезд на 1000 м^2 , т. е. колония растет не за счет вновь занимаемой площади, а за счет все большей концентрации гнезд. В этом случае быстро уменьшается среднее расстояние между соседними гнездами, что, как правило, ведет к формированию пространственных структур в колонии.

При численности более 40 гнездящихся самок колонии на мелких островах архипелага достигают, вероятно, насыщения — дальнейшее возрастание плотности уже не наблюдается. Вместе с тем известно, что в колониях серебристой чайки плотность гнездования гаги может быть значительно выше [3], нами получены аналогичные результаты.

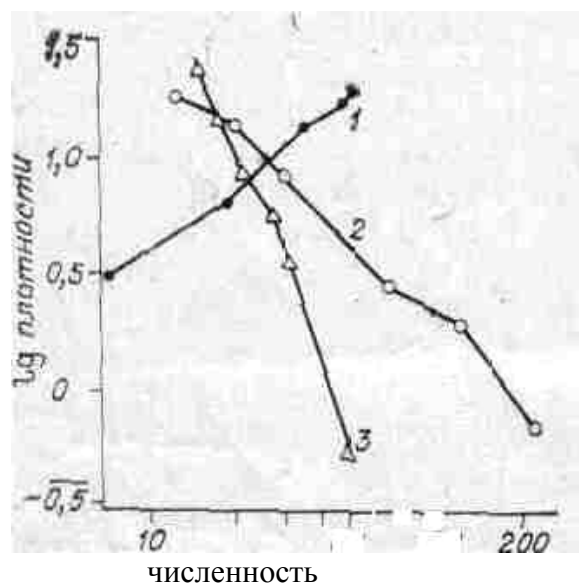
В «аплицитных» сообществах (гага и один из видов чаек) или в сообществах, где доминирует по численности только сизая или серебристая чайка, плотность гнездования гаги находится в обратной зависимости от численности доминирующего вида чаек и не зависит от численности самой колонии гаги и в определенной мере от плотности доминирующего вида. На рисунке представлены кривые (2, 3) обратной экспоненциальной зависимости плотности гнездования гаги от численности гнезд вида-доминанта в сообществе.

В сообществах «гага—сизая чайка» зависимость плотности гнезд гаги от численности гнезд сизой чайки описывается уравнением гиперболы, и регрессия имеет вид

$$y = 1/0,0036x, \quad (2)$$

где x —численность гнезд (или пар) в колонии сизой чайки; y — плотность гнездования в колониях гаги. Величина на коэффициента при x указывает на асимптотическое приближение к нулю плотности гнезд гаги только при достаточно

больших значениях численности колоний сизой чайки — более 300 гнездящихся пар. Однако уже в колониях свыше 70 пар гнездящихся чаек гага не может создать собственно колониального поселения (плотность менее 3 гнезд на 1000 м²), и ее гнездовья приобретают диффузный характер.



Зависимость плотности гнездования гаги от численности доминирующего вида в сообществе. 1 — в «чистых» колониях, 2 — в сообществах с доминированием сизой чайки, 3 — в сообществах с доминированием серебристой чайки.

В сообществах «гага — серебристая чайка» плотность гнездования гаги связана с численностью гнезд (пар) чайки также обратной экспоненциальной зависимостью вида

$$y = 1 / 0,016 - 0,0036x + 0,00034x^2 \quad (3)$$

где x — численность гнезд (пар) в колонии серебристой чайки; y — плотность гнездования в колонии гаги. Введение дополнительных членов в соотношение указывает на более выраженную обратную связь между плотностью гнездования гаги и численностью серебристой чайки по сравнению с (2). Как видно из рисунка (3), в колониях серебристой чайки численностью 10—20 пар плотность гнездования гаги выше максимальных значений плотности в «чистых» сообществах. Однако при значениях $x > 40$ гнезд колонии гаги, также как и в случае (2) при $x > 70$ гнезд, вырождаются в диффузные поселения или практически полностью исчезают.

Влияние обоих видов чаек на гнездовья гаги на архипелаге неоднозначно: в предельном случае для полного исчезновения колонии гаги серебристой чайке достаточно иметь численность 40—50 пар, тогда как сизой — в 4—6 раз больше: около 300 пар. В то же время результат влияния небольших колоний серебристой чайки (10—20 пар) на гнездование гаги противоположен: плотность гаги превосходит максимальные значения в «чистых» сообществах. Имеет смысл сравнить степени влияния обоих видов чаек на гагу. Это легко сделать по отношениям тангенсов углов, образованных осью абсцисс и касательными к кривым в точках с одинаковыми значениями x . Отношение производных обеих кривых на экспоненциальных участках

при равных значениях x равно 2, 79 (2, 62 для серебристой чайки и 0, 94 для сизой). Эта характеристика может быть интерпретирована как степень различия влияний обоих видов чаек на колонии гаги на архипелаге: деформирующее влияние серебристой чайки почти в 3 раза интенсивнее, чем деформация со стороны сизой чайки на гагу.

УСПЕХ ГНЕЗДОВАНИЯ ГАГИ В СМЕШАННЫХ СООБЩЕСТВАХ

Слагаемыми успеха размножения вида являются успех в выведении и выкармливании потомства и последующий репродуктивный успех потомства [4]. Первый компонент у птиц, зависит от успеха гнездования:

доли выклюнувшихся птенцов от количества отложенных яиц. Вероятность успеха гнездования может определять и коэффициенты последующей выживаемости птенцов [5].

Успех гнездования гаги в сообществах архипелага определен по различию между средними значениями числа яиц в кладке к началу насиживания и в период массового выклева птенцов и после него (повторные кладки учитывались во всех случаях отдельно). Средняя величина кладки гаги на архипелаге в начале насиживания по многолетним данным соответствует 4, 60 яиц [2, б]. Средняя величина кладки во время и по окончании массового выклева птенцов, по нашим данным, равна 3, 93 яйца. Гнездовые поселения гаги достаточно стабильны, особенно в охраняемых популяциях [2], поэтому полученные величины могут быть использованы как исходные для сравнения успеха гнездования в различных сообществах. Ниже представлены значения средней величины кладки гаги *Somateria mollissima* L к концу периода массового выклева птенцов и значения выживаемости птенцов в долях единицы от среднего числа отложенных яиц в сообществах с доминированием чаек и в «чистых» поселениях гаги:

Доминирующий вид в сообществе	Количество сообществ	Величина кладки (количество кладок)	Выживаемость птенцов к моменту выклева
Обыкновенная гага	5	4,42±0,05 (168)	0,9610
Сизая чайка	8	4,05±0,08 (193)	0,8804
Серебристая чайка	6	3,47±0,10 (70)	0,7543
Все сообщества	19	3,93±0,07 (431)	0,8543

Очевидно, что максимальный успех гнездования — в «чистых» сообществах, где величина кладки практически не уменьшилась к концу насиживания (различия не достоверны). В группах сообществ с доминированием того или другого вида чаек величина кладки значительно уменьшается ко времени выклева как по сравнению с началом гнездования ($p < 0,0001$), так и по сравнению со средним количеством яиц в кладках гаги в «чистых» поселениях к концу насиживания ($p = 0,002$ для сообществ с доминированием сизой чайки; $p < 0,0001$ для сообществ серебристой чайки). Уровень значимости различий в выживаемости птенцов между «апплицированными» сообществами $p > 5\%$.

Определенные по многолетним данным средние значения эмбриональной смертности у гаги на архипелаге составляют 14, 1% [2]. Это практически соответствует значениям средней выживаемости птенцов — 0, 8543 (эмбриональная смертность равна 14, 6%).

Полученные нами ранее неопубликованные данные и данные В. В. Бианки [2] по постэмбриональной выживаемости птенцов гаги в первые 2 нед. жизни свидетельствуют, что выживаемость в среднем равна 50%: количество птенцов в выводках снижается за 2 нед. с 4, 0—4, 4 до 2,0 - 26. Тем самым преимущество, полученное гагой в «чистых» сообществах, довольно быстро нивелируется по сравнению с самками, гнездившимися в колониях чаек (если гибель птенцов не зависит от происхождения выводков из той или иной колонии).

ОБСУЖДЕНИЕ

В условиях, когда колонии разных видов располагаются на одних и тех же островах, помимо интенсивных контактов между парами на границах участков, всегда наблюдаются взаимодействия между видами на уровне всего поселения. Это отражается прежде всего на отношении к гнездовой территории: конечными результатами являются структурные деформации как индивидуальных участков, так и целых колоний. Однако всегда можно предполагать, что сообщество находится в определенном динамическом равновесии по параметрам численности и плотности составляющих его видов; прежде всего это связано с выраженным гнездовым консерватизмом чаек и уток и длительностью существования поселений [1,7]. Это равновесие, или стабильность отношений, вовсе не устанавливается как результат простого соотношения числа гнезд или пар птиц нескольких видов. Две особенности: 1) влияние численности одного вида именно на плотность, а не на численность другого и 2) экспоненциальный характер этого влияния указывают, что за статистикой отношений стоит целый комплекс поведенческих механизмов регуляции внутринапуляционных связей. Одним из частных следствий является эффект малых сообществ: достижение высоких плотностей в поселениях гаги именно в апплицитных сообществах с серебристой чайкой, а не в «чистых» колониях. Это явление довольно хорошо известно [2, 3, 5], однако до сих пор адекватного анализа причин проявления эффекта малых сообществ нет.

Нетрудно видеть, что плотность (в конечном счете и численность) регулируется самим сообществом. Статистическая оценка характера этой регуляции основана на сумме индивидуальных или- групповых взаимодействий птиц, трактуемых как, территориальное поведение. В данном случае такое поведение есть скорее взаимодействие между структурно организованными множествами, птиц, чем взаимодействие между парами на границах участков.

Явным результатом этого взаимодействия оказывается различная репродуктивная стратегия вида в разных сообществах. В условиях, когда «чистые» поселения редко возможны и гнездование происходит в большинстве случаев совместно с другими видами (которые могут быть и хищниками), вырабатываются компенсационные механизмы такого рода, что на фоне уменьшения вероятности успеха гнездования создаются условия для увеличения плотности, которые, компенсируют потери от эмбриональной смертности возрастанием абсолютного числа яиц в колонии. Именно это наблюдается в небольших «апплицитных» сообществах, гаги с сизой чайкой и особенно с серебристой чайкой.

Другим существенным, фактором повышения репродуктивного успеха особи или пары является массовое выведение птенцов. Однако массовость выведения возможна лишь при синхронизации гнездования, а это достигается в условиях, когда основу организации популяции представляют групповые (демовые) структуры. Но при

совместном гнездовании разных, видов столь прямолинейная стратегия встречает значительное сопротивление со стороны остальных членов сообщества. И как результат этих противоположных тенденций в гнездовых поселениях формируются различные репродуктивные стратегии; с одной стороны — «чистые», практически одновидовые поселения, имеющие среднюю плотность насыщения и максимальную выживаемость потомства в период выклева, а с другой стороны — поселения с наименьшей выживаемостью птенцов, но с плотностями насыщения, нередко в два раза превышающими возможную плотность в «чистом.» поселении. Обе эти формы репродуктивной стратегии гаги следует рассматривать как результат непосредственного воздействия всего сообщества на колонию.

Биологический институт СО АН СССР, Новосибирск

ЛИТЕРАТУРА

1. **Бианки В. В.** Многолетние изменения количества гнезд гаги в Кандалакшском государственном заповеднике и определяющие их причины. — В кн.: Материалы совещания по изучению, охране и воспроизводству обыкновенной гаги. Тарту, 1966.
2. **Бианки В. В., Бойко Н. С.** Эффективность размножения обыкновенной гаги в Кандалакшском заливе. — Там же.
3. **Онно С. Х.** Рост численности обыкновенной гаги на западе Эстонии и ее размещение по местообитаниям. — В кн.: Экология и морфология гаг в СССР. М.: Наука, 1979.
4. **Miller H. W., Johnson D. H.** Interpreting the results of nesting studies.— .1. Wildlife Manag., 1978; v. 42, N 3.
5. **De Steven D.** Clutch size, breeding success, and parental survival in the tree swallow (*Iridoprocne bicolor*).— Evolution (USA), 1980, v. 34, N 2.
6. **Guignon D.** Clutch size and incubation period of the American eider (*Somateria mollissima* dresser) on Brandipot, Island.—Naturalisle canad., 1968, v. 99, N 5.
7. **Gloe P., von.** Besiedlung der Insel Heimsand durch die Lachmowe (*Larus ridibundus*) und ihr Eindringer in die Brutplatze der Flus- und Kustenseeschwalben (*Sterna hirundo* et *St. para,disaea*). — Corax, 1971, v. 3 (19), N 4.

Yu, M. Plyusnin

REPRODUCTIVE STRATEGY OF EIDER DUCKS IN MIXED COMMUNITIES OF COLONIAL BIRDS

The reciprocal impacts of marina species of birds were studied in small nesting colonies. The nesting density of eider ducks in influenced by the size of herring and common gulls colonies it the later are dominating in the community. In the pure eider ducks colonies nesting density is the logistic function of size. The impact of community on the success of eider ducks nesting and the surviving of offsprings is connected with the quantity of the dominating species: in great gull colonies the nesting density of eider ducks apprcsimated to zero and degenerates to diffusion settlings. As the results of this the eider ducks reproductive strategy varies in different communities in order to minimize the infaveurable influence of the neighbouring gull colonies on the reproductive potential of population.