

На правах рукописи

Друзяка Алексей Валерьевич

**ЗАВИСИМОСТЬ КАЧЕСТВА ПОТОМСТВА ОТ  
УСПЕШНОСТИ РОДИТЕЛЕЙ В КОНКУРЕНЦИИ ЗА  
ГНЕЗДОВУЮ ТЕРРИТОРИЮ (НА ПРИМЕРЕ ЧАЙКОВЫХ  
ПТИЦ СЕВЕРА КУЛУНДЫ)**

03.00.08 – «Зоология»

Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Новосибирск – 2008

Работа выполнена в лаборатории популяционной экологии и фенотипики плодovitости животных Института систематики и экологии животных СО РАН

- Научный руководитель: кандидат биологических наук  
Юрлов Александр Константинович
- Научный консультант: доктор биологических наук, профессор,  
член-корреспондент РАН  
Евсиков Вадим Иванович
- Официальные оппоненты: доктор биологических наук  
Вартапетов Лев Гургенович (ИСиЭЖ СО РАН)  
кандидат биологических наук  
Соловьев Сергей Александрович (кафедра  
экологии и природопользования ОмГПУ)
- Ведущая организация: Институт проблем экологии и эволюции  
им. А.Н. Северцова РАН (г.Москва)

Защита состоится «11» марта 2008 г. в 10 часов на заседании диссертационного совета Д 003.033.01 в Институте систематики и экологии животных СО РАН по адресу: 630091 Новосибирск, ул. Фрунзе, 11; факс: (383) 2170973, e-mail: dis@eco.nsc.ru.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке  
Института систематики и экологии животных СО РАН

Автореферат разослан «    » февраля 2008 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета,  
кандидат биологических наук

Л.В. Петрожицкая

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность проблемы.** Основной отличительной чертой колониальных птиц является формирование плотных гнездовых поселений в период размножения [Зубакин и др., 1983]. Сочетанное проявление *стремления* и *способности* особей к образованию такого рода скоплений лежит в основе колониальности как феномена [Михантьев, 2001]. Существование противоречивых тенденций гнездиться в тесном соседстве с другими особями, но сохранять при этом семейную обособленность в границах гнездовых участков приводит к формированию сложной системы территориальных отношений между членами колонии. Специфика этих отношений отличает колониальный тип пространственно-этологической структуры популяций птиц от других типов социальных систем [Панов, 1983].

Вместе с тем, феномен колониальности, начиная с определения таковой и заканчивая представлением о её возникновении и эволюционном развитии, является одним из наиболее остро дискутируемых предметов в области биологии размножения птиц, несмотря на более чем полувековой интерес исследователей (а, возможно, и благодаря ему).

Одним из невыясненных моментов остается роль размеров гнездового участка, а точнее охраняемой гнездовой территории в обеспечении воспроизводства пары в колонии. Представляется, что *способность* отдельной пары к размножению в условиях высокой плотности реализуется в ходе конкуренции за гнездовой участок, ресурсы которого необходимы и достаточны для строительства гнезда, укрытия выводка от непогоды и его изоляции от соседей. Пары, достигающие различного успеха в территориальной конкуренции, могут различаться и в выполнении своей репродуктивной программы. Так, на примере ряда представителей околводных птиц показано, что наибольший успех размножения, выраженный в количестве птенцов на пару, отмечен у обитателей гнездовых территорий средних размеров [Hunt, 1976; Burger, 1984; Hoetker, 2000; и др.]. Однако, в том что касается влияния величины территориальных приобретений на характеристики *качества* потомства, однозначных мнений нет, и более того, имеются противоречивые свидетельства [ср., напр.: Coulson et al., 1982 и Pierotti, 1982; см. также: Becker, Erdelen, 1986]. Между тем, основной поток новых фактов в области экологии размножения птиц в последнее время накапливается именно в отношении качественных характеристик потомства, таких как линейные размеры яиц и птенцов, параметры роста последних, половой состав выводков [Coulson, 1963; Тарасов, 1977; Griffith, 1992; Венгеров, 1993; Erwin et al., 1999; Becker, Wink, 2003; Gonzales-Soliz et al., 2004]. Значительно бо́льшая информационная емкость показателей качества потомков, по сравнению с их числом, показана в обзорной работе П. Монаган и Р. Наджер [Monaghan, Nager, 1997] на примере системы связей «родители–потомство» у птиц. На наш взгляд, преимущественное использование числа потомков, в сравнении с их качественными характеристиками, в работах, посвященных функциональной

роли размеров гнездовых территорий, в немалой степени ответственно за кризисное состояние изучения эволюционных основ колониальности птиц.

**Цель работы** состоит в выяснении системы связей успешности в конкуренции за гнездовую территорию с качественной составляющей репродуктивного выхода у колониальных чайковых птиц.

Достижение поставленной цели требует решения следующих **задач**:

1. Подобрать параметры для оценки успешности пары в конкуренции за гнездовую территорию.
2. Выбрать комплекс показателей для оценки качества потомства пары на разных стадиях гнездования и итоговой величины качественной составляющей репродуктивного выхода.
3. Исследовать связи между качеством потомства на отдельных стадиях гнездования и итоговым репродуктивным выходом.
4. Исследовать связи между успешностью пары в конкуренции за гнездовую территорию и её репродуктивными показателями.

**Положения, выносимые на защиту:**

1. Для небольших (до 100 гнезд) колоний чайковых не обнаруживается связи между количественной (число потомков) и качественной (размерные показатели яиц и птенцов) составляющими репродуктивного выхода.

2. У изученных видов существует целостное множество (включающее все возможные случаи) вариантов распределения родительских затрат между основными стадиями воспроизводства (откладка яиц и возвращение вылупившихся птенцов). У озерной чайки и белокрылой крачки обнаружены следующие («крайние») варианты распределения родительских затрат: либо наибольший, либо наименьший вклад – на обеих основных стадиях. У черной же крачки наблюдается иная ситуация: максимизация затрат на первой стадии сопряжена с его минимизацией на второй, и наоборот.

3. Успешность в конкуренции за территорию при заселении в колонию определяет выбор одного из возможных вариантов распределения родительских затрат у озерной чайки и черной крачки, но не определяет его у белокрылой крачки. У озерной чайки это приводит к дифференциации пар по итоговому репродуктивному выходу, а у черной крачки вызывает лишь перераспределение родительских затрат между стадиями воспроизводства и, в итоге, выравнивание репродуктивного выхода.

4. Успех в сохранении размеров гнездового участка к окончанию формирования колоний не отражается на поздних стадиях развития потомства ни у одного из изученных видов.

**Научная новизна:** В работе впервые выделен комплекс параметров, отражающих широкий спектр свойств (качеств) гнездовой территории. Практическая применимость этих показателей проверена на компьютерной

модели. Впервые рассмотрено влияние успеха, достигнутого парой в конкуренции за гнездовую территорию, на *распределение* репродуктивных затрат родителей в течение процесса воспроизводства. Для этого построена комплексная система связей между качеством территории и характеристиками развития потомства. Впервые выполнено сравнение данных, полученных по единой схеме, на разных видах: сравнительно хорошо изученной озерной чайке и малоизученных белокрылой и черной крачках.

**Теоретическая и практическая значимость:** Предложенный в работе подход к изучению колониального гнездования послужит очередной ступенью в разработке теории эволюции колониального гнездования, универсальной для всего разнообразия колониальных видов птиц, поскольку в его основу положено изучение одного из фундаментальных аспектов колониального гнездования – *способности* особей одного вида размножаться в условиях высокой плотности.

В ходе исследования разработана методика анализа размеров гнездовых территорий по наиболее простым исходным материалам – схеме расположения гнезд. По разработанному алгоритму написана и протестирована компьютерная программа Nest. Программа может быть использована для изучения пространственной структуры широкого спектра гнездовых и прочих агрегаций птиц и других животных. В ходе полевых работ на колониях чайковых разработан и адаптирован к особенностям объекта исследования ряд методов, расширяющих возможности изучения экологии размножения колониальных птиц. Полученные сведения о факторах, определяющих репродуктивный выход у чайковых, могут быть использованы для управления популяциями этих видов в природе. Это, в свою очередь, может иметь как природоохранную (в отношении редких видов, таких как крачки), так и хозяйственную (в отношении таких обычных видов, как озерная чайка) направленность. Представленные разработки и полученные данные использованы в лекционном курсе «Учение о популяции» для студентов факультета естественных наук Новосибирского государственного университета.

**Апробация работы.** Диссертационные материалы были доложены на XI Международной конференции «Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии» (Казань, 2001 г.), XII Международной орнитологической конференции «Орнитологические исследования в Северной Евразии» (Ставрополь, 2006 г.), XI Международном конгрессе по поведенческой экологии (Франция, Тур, 2006 г.), VI Международной конференции по поведению, физиологии и генетике животных в неволе и дикой природе (Германия, Берлин, 2007 г.), на конференциях молодых ученых в НГУ и на заседаниях межлабораторного семинара в ИСиЭЖ СО РАН.

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 7 работ, в том числе статья в журнале «Доклады академии наук».

**Структура и объем диссертации.** Диссертация состоит из введения, шести глав, списка литературы и приложения. Основная часть содержит 117

страниц текста, 12 таблиц и 22 рисунка. Библиография включает 210 наименований, в том числе – 120 на английском языке.

Автор благодарен своим руководителям, соавторам и всем сочувствующим и соучаствовавшим в работе. Работа поддержана грантами фонда поддержки ведущих научных школ (НШ-1038.2003.4 и НШ-1038.2006.4), программы Президиума РАН «Происхождение и эволюция биосферы».

## **СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ**

### **Введение**

Во введении обоснована важность выяснения зависимости репродуктивного выхода производителей от успешности в конкуренции за гнездовой участок в условиях высокой плотности гнездования, причем упор сделан на актуальность анализа характеристик качества потомков в сравнении с их числом на современном этапе развития науки о гнездовой жизни птиц.

## **ГЛАВА 1. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ ОЧЕРК РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ**

В главе дана краткая информация о географическом положении и палеогеографии Кулундинской степи, охарактеризован рельеф и гидрография северной части современной Кулунды. Также описаны отличительные особенности климата этой территории, в частности сравнительно большое количество часов солнечного сияния и зависимость такого важного условия обитания исследованных видов, как общая обводненность водоемов, от многолетних циклических колебаний годовой суммы осадков (Брикнеровские колебания) [Вандакурова, 1950; Сляднев, Сенников, 1972]. В заключительной части главы охарактеризованы растительные сообщества и основные разновидности почвенного покрова, характерные для различных участков рельефа Северной Кулунды.

## **ГЛАВА 2. СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О КОЛОНИАЛЬНОМ ГНЕЗДОВАНИИ У ПТИЦ**

### **2.1. Существующие определения и классификации форм колониальности у птиц**

В разделе обобщены попытки разных авторов дать универсальное в классе птиц определение феномену колониальности. Рассмотрены попытки различных классификаций форм колониальности по ключевым, по мнению их авторов, особенностям поведения колониальных видов птиц [Tinbergen, 1956; Зубакин, 1976; Зубакин и др., 1983; Панов, 1983; Харитонов, 1985; 2006] и обсуждается универсальность определения колониальности через сочетание *стремления* и *способности* к компактному поселению в репродуктивный период [Михантьев, 2001].

### **2.2. Пространственная структура колоний у чайковых и участие территориального поведения в её формировании у чайковых птиц**

Раздел посвящен обзору взглядов на пространственную структуру

колоний и описанию специфики территориального поведения, обуславливающей такую структуру у разных видов. За основу представления о пространственной структуре колоний птиц взят системный подход С.П. Харитонова [Kharitonov, 1998]. Рассмотрены факторы, лежащие в основе организации каждого уровня пространственной структуры, такие как возраст птиц, антагонистическое поведение, переселения, верность месту гнездования и другие [Coulson, 1968; Харитонов, 1981; Панов, Зыкова, 1982; Плюснин, 1983; Харитонов, 1983; Харитонов, Зубакин, 1984; Becker, Erdelen, 1986; Kharitonov, Siegel-Causey, 1988; Prevot-Julliard et al., 2001]. Рассмотрены поведенческие механизмы формирования колоний [Kharitonov, Siegel-Causey, 1988], приведено описание поведенческих демонстраций, используемых в антагонистических территориальных контактах [Tinbergen, 1956; Тинберген, 1974, 1993; Hand, 1986; Pierotti, Annett, 1994], приведены свидетельства связи между интенсивностью контактов и плотностью гнездования [Butler, Trivelpiece, 1981; Butler, Janes-Butler, 1982; Гаузер, 1983; Панов, 1983; Ros, 1999; Hoetker, 2000], а также размером гнездовой территории [Харитонов, Зубакин, 1984]. Описано зонирование индивидуального окологнездового пространства на гнездовой участок, гнездовую территорию и сердцевинную зону [Odum, Kuenzler, 1955; Харитонов, 1982; Харитонов, 2006; Druzyaka, Zotov, 2006; Druzyaka, Weiner, 2007]. Рассмотрены также способы изучения пространственной структуры колоний: анализ плотности гнездования, распределения расстояний между гнездами, расчет индексов плотности и насыщенности, наблюдения за поведением птиц на колониях [Clark, Evans, 1954; Thompson, 1956; Зубакин, 1975; Мянд, 1990; Hoetker, 2000; Kharitonov, 1998; Харитонов, 2007]; обсуждаются их преимущества и недостатки.

### **2.3 Количественные показатели размножения**

Здесь дан обзор количественных способов оценки результатов столь непростого процесса, как размножение птиц. Рассмотрены факторы изменчивости плодовитости (размера кладки) у чайковых и причины гибели яиц и птенцов [Lack, 1947; Виксне, 1968; Parsons, 1976; Todd, 1999; Wendeln et al., 2000]. Приведены процентные соотношения гибели взрослых особей и птенцов чайковых на разных стадиях развития [Виксне, 1988; Гаузер, 1983]. Подчеркивается значение начального периода (7–10) дней жизни птенцов для их дальнейшей судьбы, обсуждаются причины этого [Parsons, 1970; M.C. Grant, 1991]. Дан обзор факторов изменчивости размерных показателей яиц и птенцов. В числе таких факторов для яиц обсуждается роль генетической наследственности, возраста и физиологического состояния самки, пищевой обеспеченности и возможной стрессированности самок в наиболее плотных частях колонии за счет интенсивных территориальных конфликтов [Hill et al., 1966; van Noordwijk et al., 1980; Hiom et al., 1991; Robertson et al., 1994; Wendeln, Becker, 1999; Gonzales-Soliz et al., 2004]. В отношении птенцов обсуждается роль обеспечения их пищей родителями, внутри- и межвыводковой конкуренции, а также синхронности выклева птенцов [LeGroy, Collins, 1972; Виксне, 1988; Nisbet et al., 1995; Ros, 1999; Hilström, 2000; Arnold

et al., 2004]. Рассмотрена сравнительно новая характеристика потомства чайковых – половое соотношение потомков. Обсуждаются связи пола птенцов с более традиционными размерными показателями, с их выживаемостью, состоянием родителей [Griffith, 1992, 2000; Nager et al., 2000; Becker, Wink, 2003]. Производство сыновей у чайковых сопряжено с большим риском их гибели от голода и предъявляет повышенные требования к состоянию родителей, что сдвигает соотношение потомства в целом по колониям в пользу самок на 8% [Nager et al., 1999; Gonzales-Solis et al., 2005]. В заключительной части раздела обсуждается объединение репродуктивных показателей в иерархическую систему и развивается мысль о поэтапном применении этих параметров для оценки влияния на размножение внешних факторов.

#### **2.4. Связи между способностями пары к конкуренции за территорию и результатами размножения**

В этой части обзора собраны свидетельства влияния конкурентных взаимодействий и результатов конкуренции за территорию на потомство колониальных птиц. Преобладают данные относительно количества и выживаемости потомков на территориях разных размеров и расположенных в разных частях колонии, причем наиболее продуктивными оказываются территории средних размеров [Dexheimer, Southern, 1974; Hunt, Hunt, 1975; Hunt, Hunt, 1976; Зубакин, 1976; Burger, 1984], а у крупных чаек, в наименьшей степени подверженных давлению хищников, размножение проходит успешнее на больших территориях [Hunt, Hunt, 1976; Butler, Trivelpiece, 1981]. Реже обнаруживалась связь размерных характеристик потомства с величиной территорий или плотностью гнездования, и во всех представленных случаях нельзя исключить опосредованное влияние свойств родительской пары [Hunt, Hunt, 1976; Burger, Lesser, 1980; Pierrotti, 1982; Becker, Erdelen, 1986; Bukacinska, Bukacinski, 1993].

### **Глава 3. МЕТОДЫ ПОЛЕВЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ И СПОСОБЫ ПЕРВИЧНОЙ ОБРАБОТКИ СОБРАННОГО МАТЕРИАЛА**

Полевые исследования проведены на колониях чайковых (сем. Laridae) в северной части Кулундинской степи с апреля по июль 2002–2005 гг.

Обследованные колонии принадлежали следующим видам: озерной чайке *Larus ridibundus* Linnaeus, 1766 (подсемейство Larinae) и белокрылой и черной крачкам, *Chlidonias leucopterus* Temmink, 1815 и *Chlidonias nigrum* Temmink, 1815 (подсемейство Sterninae). Латинские названия видов даны по Л.С. Степаняну [2003].

#### **3.1. Непосредственный мониторинг размножения чайковых**

Данная часть работы заключалась в поиске гнезд и своевременной регистрации событий, происходящих с их обитателями в течение репродуктивного сезона. Для этого гнезда помечались пронумерованными метками и периодически посещались – кладки каждые 5–6 дней, выводки каждые 2 дня. Во время посещения каждого гнезда регистрировали наличие и



состояние яиц или птенцов, насиженность яиц определяли по водяной пробе [Михельсон, Леиньш, 1963]. Для оценки размеров яиц измеряли длину и максимальный диаметр всех яиц в кладке штангенциркулем с точностью до 0,05 мм. Сразу после выклева птенцы были окольцованы, их принадлежность к определенному яйцу определялась по очередности выклева, а гнезда были огорожены загородками (в 2002–2003 гг. непрозрачными тканевыми, а в 2004–2005 гг. – плавучими пенопластовыми), дававшими возможность повторного измерения птенцов. Загородки были установлены так, чтобы по возможности не нарушалась структура гнездовых участков, в одну загородку включали группу гнезд, по размерам соответствующую микроколонии озерных чаек (2–10 гнезд). Для оценки качества вывода птенцов взвешивали каждые 2 дня на электронных весах с точностью до 0,1 г. и измеряли штангенциркулем с точностью до 0,1 мм расстояние от кончика клюва до затылка, дающее представление о росте костей черепа. Регистрировали также факты гибели и исчезновения птенцов из загоронок. Принадлежность погибшего птенца к его гнезду определяли по кольцу или по положению трупа (как правило, неокольцованными гибли новорожденные пуховики, трупы которых остаются в родном гнезде). Выживших птенцов отпускали из загоронок после достижения последним птенцом в загородке возраста в 10 дней. Часть взрослых птиц взвешивали для оценки их состояния. В 2004–2005 гг. мы применяли разработанный нами метод дистанционного взвешивания насиживающей птицы, суть которого состоит в помещении гнезда на замаскированные электронные весы. Взвешивание обоих родителей позволяло различить их пол (самец у чайковых практически всегда тяжелее самки [Зубакин, 1988]). Повторное взвешивание самок в середине и в конце периода инкубации позволило установить, что индивидуальная динамика их веса в этот период недостоверна и незначительна по сравнению с межиндивидуальными различиями ( $Z$ -критерий Вилкоксона для озерной чайки составил  $Z_9 = 0,83$ ; n.s.; для черной крачки:  $Z_8 = 0,35$ ; n.s.; для белокрылой крачки:  $Z_6 = 1,48$ ; n.s.). Это позволило выбирать момент взвешивания произвольно, в пределах второй половины периода инкубации. В данной работе не было поставлено задач, касающихся непосредственно поведения птиц, однако именно наблюдения за поведением взрослых птиц и птенцов дают возможность ознакомиться с широким спектром поведенческих реакций *in vivo*, предложить адекватное объяснение ряду особенностей репродуктивного процесса, выявленных другими методами. Поэтому мы ежегодно проводили вспомогательные наблюдения за поведением птиц, по 10–12 ч в среднем за год. Фиксировали: кормление, перемещение, сон, комфортное поведение, спаривание, насиживание, обогревание, кормление птенцов, агрессивные демонстрации. Для различения агрессивных демонстраций использована классификация Крэмп и Симмонса (Cramp, Simmons, 1983). Наблюдатель находился в укрытии на расстоянии 30–50 м от исследуемой группы гнезд и фиксировал поведение взрослых птиц и птенцов по очереди на каждом гнезде и в его ближайшей окрестности в течение 30 минут.

### 3.2. Картирование гнезд на колониях

Все гнезда на исследованных колониях птиц были закартированы по окончании репродуктивного сезона с точностью до 0,05 м. Для этого применялись два метода. В 2002 г. гнезда картировали с помощью самодельного устройства, позволявшего регистрировать декартовы координаты точки внутри квадрата 10×10 м с жесткой стороной. Для применения этого устройства всю колонию разбивали колышками на такие квадраты, а по одной стороне квадрата туго натягивали капроновый фал или укрепляли неподвижную рейку. Контрольное картирование одних и тех же гнезд с разных сторон квадрата позволило проверить точность метода. Однако низкая производительность, связанная с необходимостью разбивать всю колонию на большое число квадратов, побудила нас в 2003–2005 гг. перейти к картированию с помощью теодолитов. Два теодолита устанавливали в вершинах отрезка (базы), длина которой несколько превышала поперечный размер колонии. Затем с обоих теодолитов отсчитывали горизонтальные углы между базой и направлением на отвес. Эту процедуру выполняли поочередно для всех гнезд колонии. Зная длину базы и значение углов на каждом из теодолитов, рассчитывали декартовы координаты гнезд, принимая направление базы за ось абсцисс. Расчеты выполнены в программе Microsoft Excel.

### 3.3. Первичная обработка материала

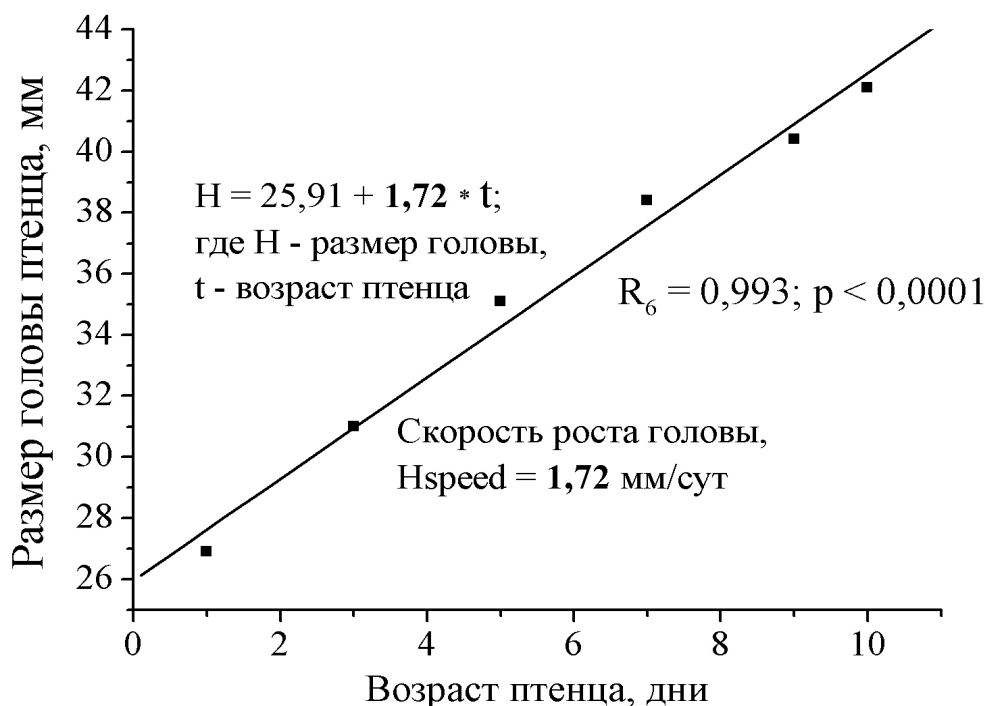
В задачи исследования входит выбор и анализ параметров, характеризующих функционально значимые качества гнездовой территории, с одной стороны, и репродуктивный выход пары на разных стадиях размножения, с другой стороны. Часть этих параметров, например, количество яиц в кладке, или размеры птенца в момент выклева, определяли непосредственно в поле, тогда как другие (индекс объема яиц, скорость роста птенцов) были рассчитаны на основе полевых измерений позже. Для оценки ряда параметров применены оригинальные методы расчетов.

Индекс объема яиц: Для того чтобы охарактеризовать размер яйца, мы воспользовались традиционным [Тарасов, 1977; Becker, Erdelen, 1986; Galbraith, 1988; Wendeln et al., 2004] показателем, который рассчитывался по формуле  $V_e = L \times D^2 / 1000$ , где  $V_e$  – индекс объема яйца ( $\text{см}^3$ ),  $L$  – длина яиц (мм),  $D$  – максимальный диаметр (мм).

Скорость роста птенцов: Для расчета среднесуточной скорости роста птенца мы воспользовались широко известным фактом линейности прироста размеров тела в определенный промежуток времени. Длина головы растет по линейному закону сразу после рождения, рост массы тела переходит в линейную фазу через 2–3 дня после рождения [Griffith, 1992; Erwin, 1999; наши данные]. В это время среднесуточная скорость их прироста близка к постоянной, и она оценивалась как тангенс угла наклона прямой, характеризующей рост в этом временном промежутке (рис. 1).

Размер 10-дневных птенцов: Некоторым птенцам (до 48,6% в отдельные годы) удавалось покинуть загородки раньше 10-дневного возраста. Для таких

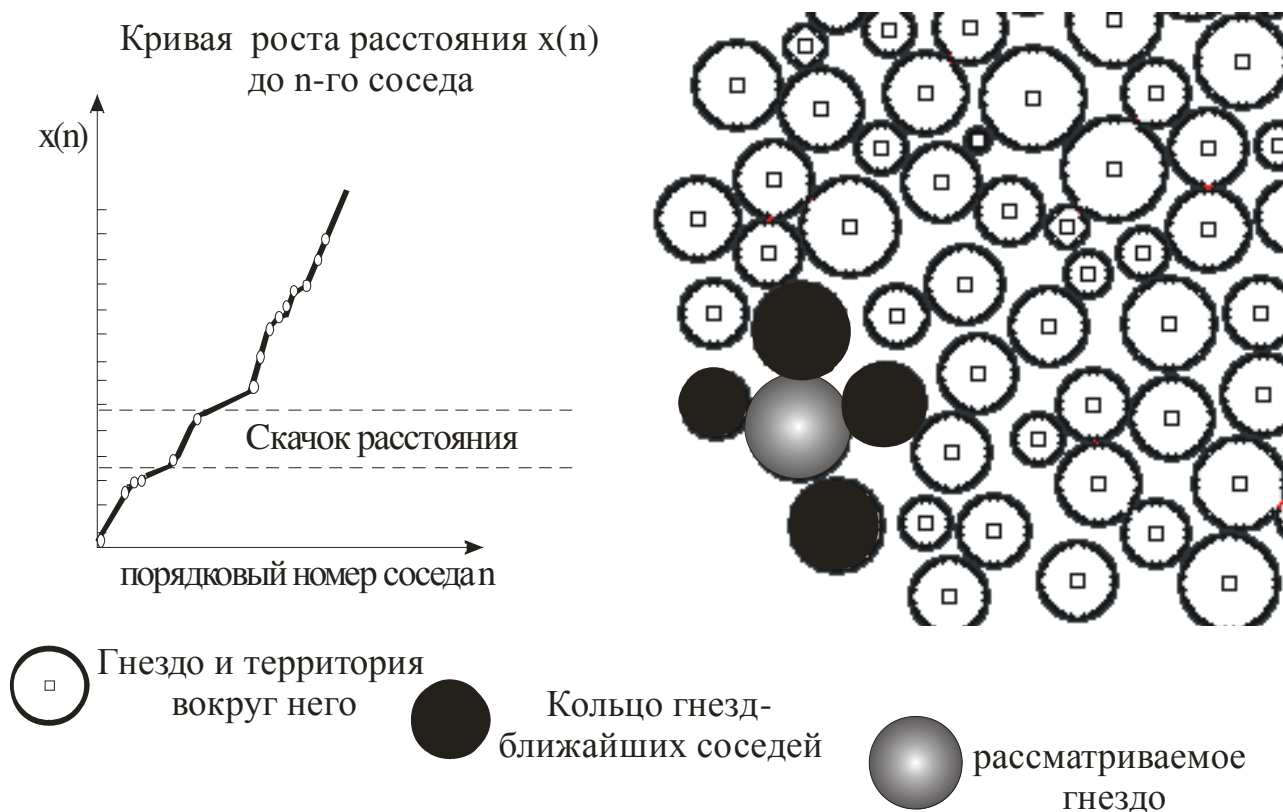
птенцов размеры, которых они должны были достигнуть на 10-й день жизни, были рассчитаны, исходя из их среднесуточной скорости роста и их размеров в момент выклева (1-й день жизни), по формуле  $P_{10} = P_1 + 9 \cdot v$ , где  $P_{10}$  – значение параметра на 10-й день жизни птенца,  $v$  – среднесуточный прирост этого параметра. Достоверность такого способа оценки определяли по относительной погрешности параметра для тех птенцов, судьба которых была прослежена до 10-го дня жизни. Эта величина для разных видов в среднем варьировала от 0,27% до 2,06%.



**Рисунок 1.** Расчет среднесуточной скорости роста птенца на примере динамики длины головы птенца белокрылой крачки.

Размер гнездовой территории: Оценку размеров гнездовой территории производили на основе декартовых координат гнезд с помощью оригинальной компьютерной программы *Nest*, написанной в системе Borland Delphi 7.0. Программа оценивает и выводит расстояние до  $n$  (т.н. территориальных) ближайших соседей каждого гнезда,  $1 < n < 6$ . Определение  $n$  производили на основе следующих соображений (рис. 2). 1) Пространственная структура рассматриваемого участка колонии представляется конгломератом максимально сближенных круглых территорий, радиусы которых распределены нормально, а сближение ограничено или границами территорий, или возможностями местообитания, где места, удобные для устройства гнезд, распределены случайно. 2) Гнезда, соприкасающиеся границами с данным гнездом, считаются его «территориальными соседями». 3) Участки территориальных соседей каждого гнезда образуют своего рода «кольцо» вокруг него (рис. 2). Если рассмотреть возрастающую последовательность

расстояний до  $n$  ближайших соседей случайно выбранного гнезда, то на графике такой последовательности будет заметно плато, соответствующее незначительному увеличению расстояния среди группы территориальных соседей и скачок при переходе за пределы этой группы. Неоднородность местообитания несколько сглаживает кривую, однако скачок расстояния виден отчетливо.



**Рисунок 2.** «Кольцевое» размещение соседей рассматриваемого гнезда и рост расстояния до них в неоднородном местообитании.

Половина среднего расстояния до территориальных соседей считали оценкой радиуса гнездовой территории. Математические свойства несмещенности и состоятельности такой оценки проверены на модельных и реальных колониях, в сравнении с более традиционным расчетом расстояния до фиксированного числа соседей. Оценка размера территории программой *Nest* оказалась менее смещенной в более однородных местообитаниях и более состоятельной во всех случаях.

### 3.4. Камеральная обработка материала

Математическую обработку данных проводили с использованием программных пакетов Microsoft Excel (MS Office для Windows XP), Statistica 6.0, Microcal Origin 6.0, 7.0. Были использованы общепринятые методы описательной статистики, дисперсионного и корреляционного анализа, сравнения выборочных статистик, как параметрическими, так и непараметрическими (для ненормально распределенных выборок) критериями. Выбор конкретного анализа или критерия производили на основе рекомендаций учебников и

методических пособий по теории вероятности [Чистяков, 1987] и математической статистике [Лакин, 1980; Боровиков 2003].

## Глава 4. ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ХАРАКТЕРИСТИКА СОБРАННОГО МАТЕРИАЛА

### 4.1. Биология размножения изучаемых видов

В отдельный раздел вынесены сведения о размножении в целом озерной чайки и болотных крачек, необходимые для понимания представленных нами результатов, касающихся отдельных сторон гнездования. Приведены фенология гнездования, описаны биотопические предпочтения видов, охарактеризована родительская забота на разных стадиях размножения. В основном сведения почерпнуты из монографии «Птицы СССР. Чайковые» [1988] и дополнительно из других источников [Ходков, 1978; Харитонов, Зубакин, 1984; Сиохин и др., 1988; Харитонов, 1998; Prevot-Julliard et al., 2001; Рябицев, 2001].

### 4.2. Структура, объем и основные характеристики собранного материала

Всего собран материал по 10 колониям, в которых было помечено 469 гнезд, промерено 1155 яиц и 419 птенцов. Обследовали не более одной колонии каждого вида в год, причем болотные крачки гнездились в районе исследований не каждый сезон (табл. 1).

**Таблица 1.** Исследованные колонии чайковых и число гнезд в них

Вид	Год	Число гнезд
Озерная чайка ( <i>Larus ridibundus</i> )	2002	66
	2003	74
	2004	97
	2005	9*
Белокрылая крачка ( <i>Chlidonias leucopterus</i> )	2002	30
	2003	46
	2004	84
Черная крачка ( <i>Chlidonias niger</i> )	2002	11
	2003	41
	2005	11
Всего гнезд		469

\*) неполный учет гнезд

В задачи исследования входит подбор показателей. На основе полевых измерений и расчетных процедур мы сформировали комплекс показателей для оценки функционально значимых качеств гнездовой территории (задача 1) и для оценки качества потомства пары на разных стадиях гнездования и итоговой

величины качественной составляющей репродуктивного выхода (задача 2). Кроме того, поскольку показатели качества потомства связаны с показателями его количества и образуют единую систему, мы также рассматривали и число потомков на разных стадиях размножения.

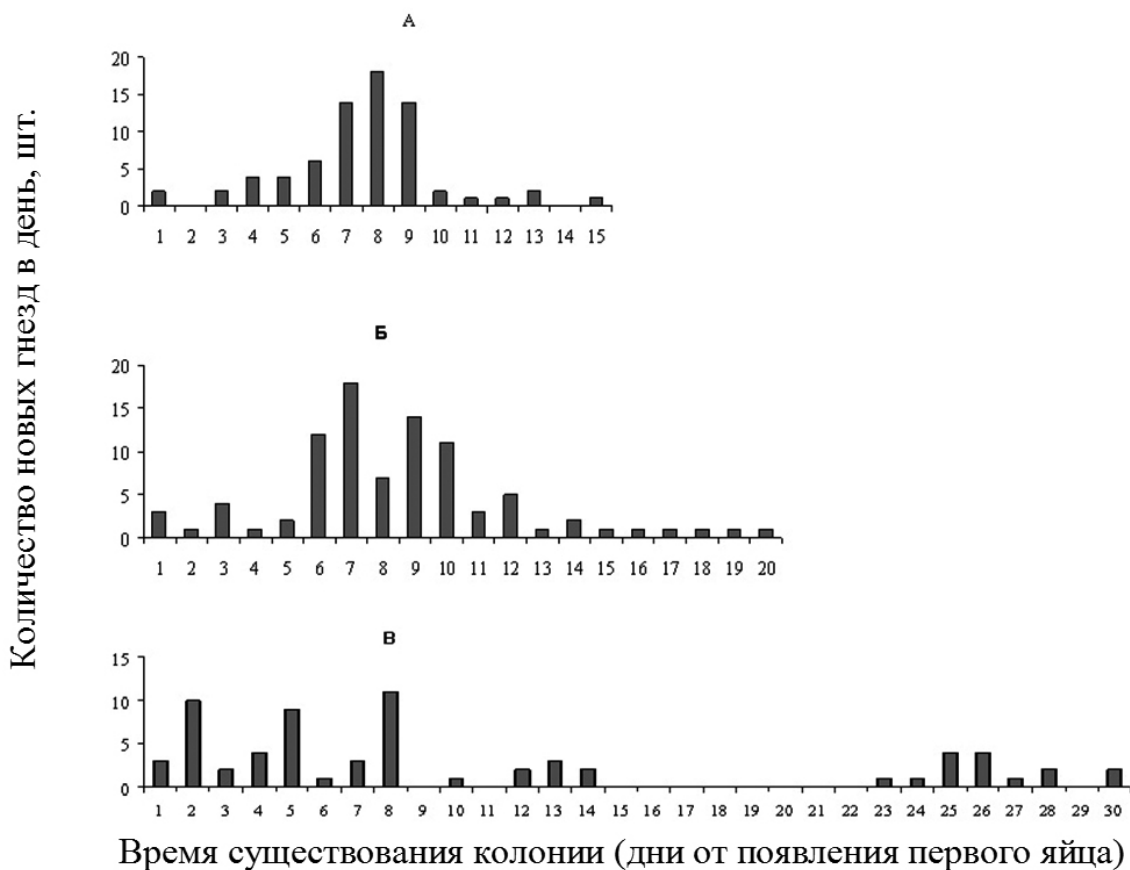
Гнездовую территорию характеризовали следующим набором параметров: *относительное время начала размножения пары*, которое рассчитывали в днях как разность между временем откладки первого яйца в колонии и временем откладки первого яйца в данном гнезде. С помощью компьютерной программы *Nest* были рассчитаны: *начальный размер гнездовой территории* – как оценка радиуса территории в момент откладки первого яйца в данном гнезде и *конечный размер гнездовой территории* – как оценка радиуса территории в момент начала размножения *последней* пары на колонии (т.е. в момент окончания формирования колонии). Также всем гнездам был присвоен статус *центрального* или *периферийного* путем визуальной обработки карт-схем расположения гнезд на колонии.

Характеристики количества и качества потомства сгруппированы по стадиям размножения. Так, стадия откладки яиц естественным образом характеризуется *количеством отложенных яиц* и их *размерами*. Для характеристики размера яиц в целом по кладке мы использовали традиционный показатель *среднего индекса объема яиц в кладке*. Стадия инкубации завершается выклевом, поэтому репродуктивные «результаты», достигнутые парой на этой стадии, могут быть выражены количеством успешно выклюнувшихся птенцов (*успех выклева* – характеристика количества потомства) и средними размерами новорожденных птенцов в выводке (*средняя длина головы* и *средняя масса новорожденного птенца* – показатели качества потомства по завершении стадии инкубации). Стадия выращивания птенцов завершается их подъемом на крыло, в эти сроки птицы оставляют колонию. Поэтому характеристика потомства на данной стадии является также *итоговой* величиной репродуктивного выхода по отношению к сезону гнездования в колонии. По аналогии с предыдущими стадиями, количество потомства характеризуют числом птенцов, успешно поднявшихся на крыло, а качество – размерами и массой этих птенцов. По соображениям, изложенным в п. 2.3., мы измеряли птенцов и прослеживали их судьбу в пределах 10 первых дней жизни, считая этот период достаточным для описания стадии выращивания птенцов, а *число птенцов* и *размеры, достигнутые ими на 10-й день* – итоговыми сезонными характеристиками потомства. Для того чтобы охарактеризовать стадию выращивания птенцов, вне зависимости от стадий откладки и инкубации яиц, мы рассчитывали *среднюю скорость роста длины головы в выводке за 10 дней* и аналогичный показатель роста массы тела.

Качество родительской пары было отражено массой птиц, которая является традиционным показателем. При этом важной для включения в анализ мы сочли *массу самок*, т.к. именно от упитанности самки, которая может быть выражена её массой, зависят возможности затрат на откладку яиц [M.C. Grant, 1991; Niom et al., 1991; Wendeln, 2000].

### 4.3 Фенология формирования колоний

В этом разделе приведены данные по продолжительности и интенсивности заселения колоний, выраженной в количестве гнезд, появившихся в колонии за каждый день её формирования. Колонии заселялись озерной чайкой в среднем за 29 дней, белокрылой крачкой за 19 дней, а черной – за 16 дней. Динамика интенсивности заселения представляла собой моновёршинную кривую, с более крутым убыванием в правой части (рис. 3). Исключения естественным образом объясняются действием экстремальных погодных условий (шторма).



**Рисунок 3.** Интенсивность заселения колонии озерной чайкой.  
А – типичный случай (2004 год), Б и В – редкие (2002 и 2003 гг.).

## Глава 5. СВЯЗИ МЕЖДУ ПОКАЗАТЕЛЯМИ РАЗМНОЖЕНИЯ

Глава посвящена анализу связей показателей качества и количества потомства изученных видов на разных стадиях размножения. Также представлены результаты анализа зависимости итогового качества потомства пары от его показателей на отдельных стадиях и зависимости качества потомства на разных стадиях размножения от успешности пары в конкуренции за гнездовую территорию.

### 5.1. Предварительная подготовка данных к анализу

Подготовка включала в себя тестирование на соответствие нормальному распределению всех континуальных показателей. Все исследованные выборки

такое соответствие обнаружили (значения критерия Колмогорова-Смирнова составили от 0,039 до 0,158;  $p > 0,20$ ), и это позволило применять к ним процедуры параметрической статистики, а также центрировать вокруг генерального среднего выборки за разные годы, тем самым исключив влияние специфических условий отдельных сезонов. Для дискретных показателей, таких как размер кладки или количество птенцов на разных стадиях развития, было исследовано влияние условий года на их изменчивость с помощью непараметрического критерия Краскелл-Уолисса. Дисперсионный анализ по данному критерию не обнаружил достоверного влияния условий года на число яиц или птенцов разного возраста у всех изученных видов.

## **5.2. Связи между количеством и качеством потомства пары на разных стадиях размножения**

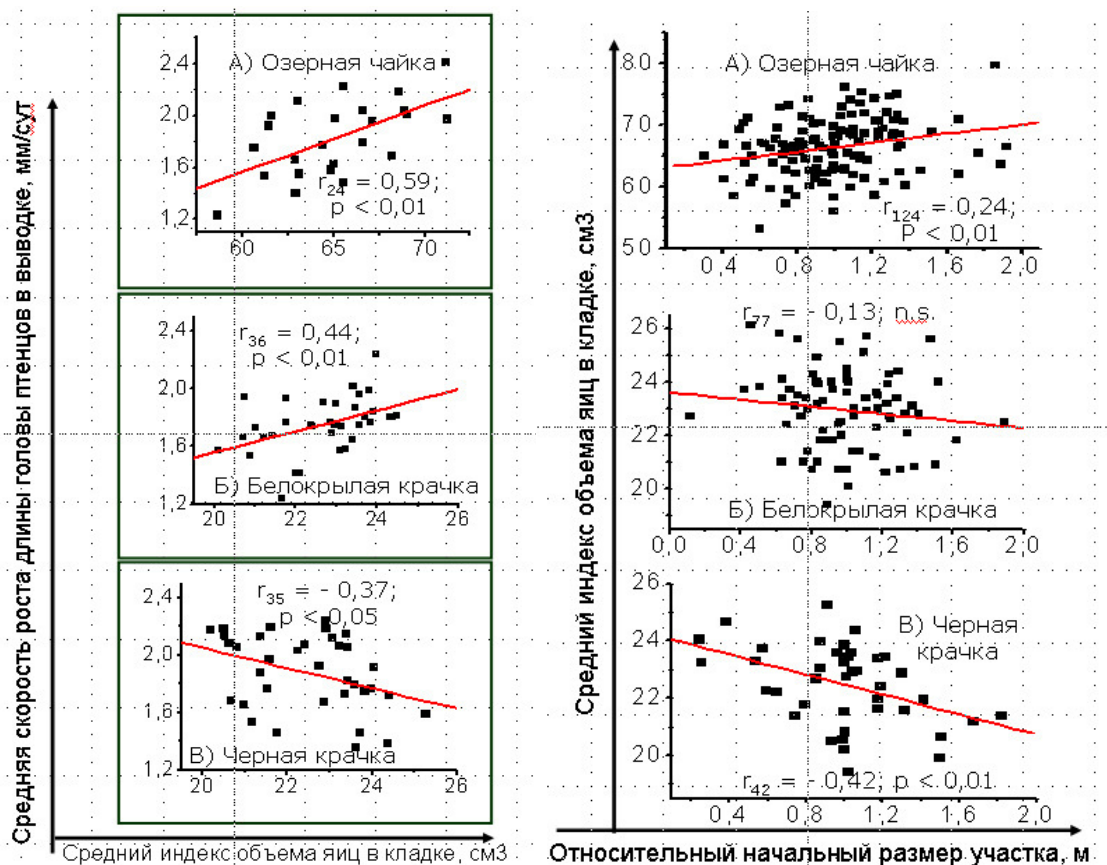
Мы исследовали попарные связи между количественными и качественными характеристиками потомства на каждой стадии размножения. Ни у одного из исследованных видов не обнаружено достоверной связи между размерами кладки и средним индексом объема яиц в них (озерная чайка:  $F_{4;220} = 0,88$ ; n.s.; черная крачка:  $F_{3;58} = 1,03$ ; n.s.; белокрылая крачка:  $F_{3;135} = 0,90$ ; n.s.). Аналогично, не обнаружено связей между количеством успешно выклюнувшихся птенцов и средними размерами их головы (озерная чайка:  $F_{4;68} = 0,28$ ; n.s.; черная крачка:  $F_{3;44} = 0,69$ ; n.s.; белокрылая крачка:  $F_{3;58} = 2,20$ ; n.s.), а также их массой (озерная чайка:  $F_{4;68} = 0,26$ ; n.s.; черная крачка:  $F_{3;40} = 1,77$ ; n.s.; белокрылая крачка:  $F_{3;52} = 0,43$ ; n.s.) Также отсутствовала связь между количеством птенцов и их средними по выводку размерами на 10-й день жизни, как по длине головы (озерная чайка:  $F_{3;20} = 0,83$ , n.s.; черная крачка:  $F_{3;29} = 0,38$ ; n.s.; белокрылая крачка:  $F_{2;22} = 1,36$ ; n.s.), так и по массе (озерная чайка:  $F_{2;15} = 1,48$ ; n.s.; черная крачка:  $F_{3;29} = 0,38$ ; n.s.; белокрылая крачка:  $F_{1;17} = 2,42$ ; n.s.)

## **5.3. Связи между размерными характеристиками потомства на разных стадиях размножения. Межвидовые различия**

Итоговая величина размеров птенцов на 10-й день складывается из их скорости роста и размеров в момент выклева. В нашем исследовании масса новорожденных птенцов обнаружила высоко достоверную положительную корреляцию с размерами яиц у всех исследованных видов (озерная чайка:  $r_{131} = 0,37$ ;  $p < 0,0001$ ; белокрылая крачка:  $r_{110} = 0,45$ ;  $p < 0,0001$ ; черная крачка:  $r_{83} = 0,38$ ;  $p < 0,001$ ). В то же время скорость роста птенцов была по-разному связана с индексом объема яиц у разных видов. Так, у озерной чайки и белокрылой крачки обнаружена положительная корреляция индекса объема яиц со скоростью роста головы птенцов (рис. 4 А, Б), тогда как у черной крачки – отрицательная (рис. 4 В). Скорость роста массы не обнаружила достоверной связи с индексом объема яиц у озерной чайки и белокрылой крачки (озерная чайка:  $r_{21} = -0,06$ ; n.s.; белокрылая крачка:  $r_{32} = -0,07$ ; n.s.), в то время как у черной крачки обнаружена достоверная отрицательная корреляция этих показателей ( $r_{31} = -0,44$ ;  $p < 0,01$ ). Т.е., у этого вида наибольшая скорость роста



и увеличения массы птенцов отмечена в тех выводках, где были отложены самые мелкие яйца.



**Рисунок 4.** Связь между средними размерами яиц в кладке и скоростью роста головы птенцов у чайковых (А – озерная чайка; Б – белокрылая крачка; В – черная крачка).

**Рисунок 5.** Связь между относительным размером территории и средним индексом объема яиц в кладке у чайковых (А – озерная чайка; Б – белокрылая крачка; В – черная крачка).

#### 5.4. Связи внутри комплекса показателей, характеризующих гнездовой участок

Мы выяснили, как связаны между собой выбранные нами характеристики качества территории. Гнезда центральной части колонии не отличались от периферийных по времени начала размножения и начальному размеру территории у всех исследованных видов (значения t-критерия Стьюдента составили от 0,14 до 1,07; n.s.). Различия по положению гнезда обнаружены лишь для конечного размера территории для озерной чайки ( $t_{137} = 3,88$ ;  $p < 0,01$ ) и белокрылой крачки ( $t_{106} = 5,47$ ;  $p < 0,001$ ). Начальный размер территории превышал её конечный размер у всех видов, но достоверная связь между этими параметрами обнаружена только на колонии белокрылой крачки ( $r_{71} = 0,49$ ;  $p < 0,001$ ). У озерной чайки и белокрылой крачки, начальный размер

территории был меньше у пар, заселившихся позднее ( $r_{107} = -0,31$ ;  $p < 0,01$ ;  $r_{79} = -0,23$ ;  $p < 0,05$ , соответственно).

### 5.5. Связь между размерами территории и качеством потомства чайковых

У всех изученных видов *положение гнезда на колонии* не отразилось на качестве потомства ни на одной из стадий размножения (значения t-критерия Стьюдента составили от 0,26 до 0,71; n.s.). Исследование связи между *временем начала размножения* и *средним индексом объема яиц* в кладке показало достоверную отрицательную корреляцию только у озерной чайки (озерная чайка:  $r_{196} = -0,17$ ;  $p < 0,05$ ; белокрылая крачка:  $r_{114} = 0,002$ ; n.s.; черная крачка:  $r_{56} = -0,09$ ; n.s.). Т.е., в нашем исследовании только у озерной чайки проявился широко известный эффект “timing” – тенденция к снижению репродуктивных показателей пар к концу сезона [Arnold et al., 2004]. *Начальные размеры гнездовых территорий*, были связаны по-разному с характеристиками потомства у разных видов. Так, у озерной чайки эта связь была положительной ( $r_{124} = 0,42$ ;  $p < 0,0001$ ), у белокрылой крачки она не обнаружена ( $r_{78} = -0,07$ ; n.s.), а у черной крачки была отрицательной ( $r_{42} = -0,45$ ;  $p < 0,01$ ).

Для того чтобы исключить возможное влияние факторов, связанных со временем начала размножения пары, на связь между *начальным размером территории* и *средним индексом объема яиц* в кладке, мы рассчитали *относительное значение начального размера территории*  $R_{отн}$  по формуле  $R_{отн} = R_0/R_T$ , где  $R_0$  – *начальный размер территории*,  $R_T$  – усредненное его значение за каждый день формирования колонии. Связи, установленные для  $R_0$ , подтвердились для *относительного начального размера территории*  $R_{отн}$  (рис. 5).

Эта тенденция отразилась и на итоговых величинах репродуктивного выхода: длина головы птенцов на 10-й день была положительно связана с начальным размером территории у озерной чайки ( $r_{17} = 0,69$ ;  $p < 0,01$ ), нивелировалась за счет отрицательной связи между размерами яиц и скоростью роста птенцов у черной крачки ( $r_{28} = -0,26$ ; n.s.) и также не была связана с размером территории у белокрылой крачки ( $r_{26} = -0,06$ ; n.s.).

### 5.6. Влияние качества родителей на качество потомства

Взрослые самки озерной чайки были взвешены на 8 гнездах, белокрылой крачки – на 32 гнездах и черной крачки – на 10 гнездах. Во всех случаях мы обнаружили достоверную положительную корреляцию между весом самок и размерами отложенных ими яиц:  $r_{32} = 0,41$ ;  $p < 0,05$  для белокрылой крачки;  $r_{10} = 0,70$ ;  $p < 0,05$  для черной крачки,  $r_8 = 0,75$ ;  $p < 0,05$  для озерной чайки. При этом самки белокрылой крачки, сделавшие кладки разного размера, не различались между собой по весу ( $F_{2;27} = 2,37$ ; n.s.). Для остальных видов не было возможности проверить такую связь вследствие небольшого количества взвешенных особей.

## Глава 6. ОБСУЖДЕНИЕ. ЗАВИСИМОСТЬ РЕПРОДУКТИВНОГО ВЫХОДА ОТ УСПЕШНОСТИ В КОНКУРЕНЦИИ ЗА ТЕРРИТОРИЮ

### 6.1. Комплекс репродуктивных показателей – содержательное наполнение числовых параметров

Параметры, проанализированные нами, относятся к двум аспектам гнездования птиц в колониях. Первая группа из четырех показателей (*относительное время начала размножения пары, начальный и конечный размеры гнездовой территории и статус центрального или периферийного гнезда*) характеризует гнездовую территорию в разные моменты её существования. Индивидуальную динамику территории можно полнее описать большим числом параметров, однако, учитывая низкую разрешающую способность тех методов оценки размеров территории, которые основаны на анализе расположения соседних гнезд, мы ограничились представленным списком. Связь пары с территорией можно условно разбить на два этапа – захват или абонирование участка, и его можно охарактеризовать *относительным временем начала размножения пары*, а также *начальным размером гнездовой территории*. Тогда величина этих показателей будет отражать успешность пары в «наступательных действиях» среди других конкурентных взаимодействий. *Размер же конечной территории* скорее характеризует способность пары к «обороне» занятого пространства. Среди приведенного набора этот последний параметр в наибольшей степени отражает свойства того участка, на котором предстоит расти птенцам. *Статус центрального или периферийного гнезда* не обнаружил связи с другими показателями в нашем исследовании, и создается впечатление, что в условиях небольших колоний, характерных для Северной Кулунды, этот показатель не отражает конкурентных способностей пары. Вторая группа показателей характеризует само потомство и количественную меру заботы родителей. Масса инкубирующей самки – единственный в нашем исследовании параметр, характеризующий качество родительской пары как таковое. Все эти показатели традиционны и широко используются в мировой практике (обзор см. в гл. 2).

### 6.2. Качество потомства в кладках и выводках различного размера

Этот раздел посвящен обсуждению связи между показателями качества потомков пары и их числом. В нашем исследовании такой связи не обнаружено ни на одной из стадий размножения, в то время как в ряде других исследований, специально посвященных этому вопросу, такая связь показана [Parsons, 1975; Burger, Shisler, 1980; Coulson, Porter, 1985; Hunt et al., 1986]. Мы полагаем, что источник таких различий в том, что количество и качество потомства зависит несколько от разных причин. Так, для размеров яиц это генетические факторы, физиологическое состояние и возраст, причем возрастной фактор наименее существенен [Gonzalez-Solis et al., 1999; 2004]. В то же время, неполные кладки чаще всего встречаются у молодых, не вполне зрелых самок [Gonzalez-Solis et al., 1999, мн.др.], а доля увеличенных, паразитных кладок, зависит от напряженности конкурентных взаимодействий

на данном участке колонии [Панов, 1983; Hoetker, 2000]. По всей видимости, взаимодополняющее влияние этих групп факторов можно обнаружить на больших колониях, оперируя выборками в тысячу и больше гнезд.

### **6.3. Обнаруженные типы связей между качественными показателями размножения**

Мы сравнивали изменчивость качества потомства на трех стадиях размножения. Однако размеры новорожденных птенцов по большей части определяются количеством и составом материала, запасенного самкой в яйце. Поэтому закономерно, что масса новорожденных птенцов коррелировала с объемом яиц у всех видов без исключения. Такая связь представлена во многих работах [Galbraith, 1986; M.C. Grant, 1991; Wendeln, Becker, 2000; мн. др.]. Также закономерна и обнаруженная нами корреляция между массой самки и размером откладываемых яиц, также неоднократно отмеченная у куликов [Grant, 1991] и чайковых [Hiom et al., 1991; Wendeln, Becker, 1999], свидетельствующая в пользу того, что размеры яиц определяются упитанностью и общим состоянием самки.

Выращивание птенцов, кроме того, зависит от ряда условий, таких как защитные свойства гнездовой территории, количество и качество приносимого корма, количество, очередность выклева и половая принадлежность сибсов, возможно, и температурный режим. Большая часть этих условий в той или иной степени зависит от родителей, хотя и меньше, чем, к примеру, размер яиц зависит от состояния самки [Nager et al., 1999; Becker, Wink, 2003; van de Pol et al., 2006]. В последней работе показано, что пары, откладывающие большие яйца, выращивают более упитанных (массивных) птенцов, но размер яиц сам по себе не определяет скорости их роста.

У черной крачки нами обнаружен менее ожидаемый случай обратной связи между размерами яиц (а, значит, и состоянием самки во время их откладки) и скоростью роста птенцов (стало быть, и количеством родительской заботы о них). Вероятно, существуют и другие варианты (например, отсутствие подобных связей).

Разнообразие вариантов может быть представлено в виде целостного множества (континуума) вариантов распределения родительского вклада между стадиями развития потомства, названного нами родительскими стратегиями (РС) [Друзяка и др., 2005]. Классифицируя РС, можно выделить четыре типа: А – большие родительские затраты на обеих стадиях; В – откладка мелких яиц и большие затраты на выращивание птенцов; С – откладка крупных яиц и маленькие затраты на выращивание птенцов; D – маленькие затраты на обеих стадиях воспроизводства. По нашим данным, озерной чайке и белокрылой крачке, как и большинству других видов [Nisbet et al., 1995; Nisbet et al., 1998; Wendeln, Becker, 1999; van de Pol et al., 2006], свойственны крайние варианты (А и D), по всей видимости, обусловленные связанностью способностей взрослых птиц к затратам на разных стадиях размножения. Черная крачка обнаружила проявление промежуточных стратегий (В и С). Пример РС типа В в

отношении выбора длительности сроков насиживания яйца или выращивания птенца описан для толстоклювой кайры [Nettleship, 1982]. Можно предположить, что промежуточные типы РС являются альтернативными вариантами распределения одинакового количества родительских затрат, а реализация парой конкретной РС определяется её условиями гнездования.

#### **6.4. Интерпретация связей между показателями качества территории**

Превышение *начального размера гнездовой территории* над *конечным*, более выраженное у озерной чайки и черной крачки, на наш взгляд, отражает динамику конкурентной борьбы за участки в ходе формирования колоний. По мере заселения колоний происходит выравнивание размеров гнездовых территорий и, в итоге, конечный результат мало зависит от величины начальных успехов. В этом случае функции гнездового участка, связанные с его конечным размером, такие как наличие убежищ и возможности для безопасного передвижения птенцов, скорее зависят от способностей к удерживанию занятого участка, установлению стабильных «дипломатических» отношений со знакомыми особями-соседями. Напротив, количество материала и мест, удобных для постройки гнезда, а также свойства, отражающие привлекательность хозяина территории для самок [Харитонов, Зубакин, 1984], скорее зависят от *начального размера участка*, а значит, от способностей особи к захвату территории. По всей видимости, участок, занятый раньше, предоставляет большее количество таких ресурсов.

#### **6.5. Связь между успешностью пары в конкуренции за территорию и репродуктивным выходом**

Представленные результаты позволяют заключить, что условия гнездования пары, в частности, такие как успех в конкуренции за территорию по-разному определяют характер распределения родительского вклада и репродуктивный выход у изученных видов.

Так, у черных крачек успех в территориальной конкуренции предопределяет выбор парой одной из двух возможных РС, направленный на компенсацию связанных с конкуренцией затрат и, следовательно, на максимизацию репродуктивного выхода в сложившихся условиях. Однако у озерной чайки подобной компенсации не происходит, так как низкий успех в территориальной конкуренции связан с невысоким качеством производителей, неспособных к перераспределению во времени своих родительских затрат. Белокрылой крачке также свойственны крайние варианты РС, но условия гнездования, связанные с размером территории, не оказали достоверного влияния на размножение у этого вида.

Также можно заключить, что у озерной чайки и черной крачки функции гнездового участка, зависящие от его начального размера, преобладают над функциями, зависящими от размеров территории, которая остается у пары к окончанию формирования колонии. По-видимому, у озерной чайки основной функцией захваченного гнездового участка, зависящей от его размеров, является привлечение более качественных самок.

Возникает вопрос: является ли способность к конкуренции за территорию только одним из родительских качеств, связанным с прочими качествами пары, обуславливающими величину репродуктивного вклада и способность к его оптимальному распределению, как предположили ранее Дж. Бюргер, П. Беккер с соавторами [Burger, Lesser, 1980; Becker, Erdelen, 1986]? Или также имеет место прямое влияние на репродуктивный выход результатов, достигнутых в конкуренции за территорию [Butler, Trivelpiece, 1981; Coulson et al., 1982]? Поиск ответа на этот вопрос – предмет отдельного исследования, выходящего за рамки настоящей работы. Однако если прямое влияние качества гнездовой территории на репродуктивный выход все же имеет место, то скорее следует ожидать его проявления в виде связи между *конечным размером участка и скоростью роста птенцов*. В нашем исследовании такого рода связей не обнаружилось, что говорит в пользу первого варианта. Все же мы полагаем, что этот вопрос пока остается открытым.

## ВЫВОДЫ

1. На исследованных колониях трех видов чайковых птиц не выявлено связи между величиной кладок и выводков и качеством потомства – размерными показателями яиц и птенцов.
2. Распределение родительских затрат между двумя наиболее энергоемкими стадиями воспроизводства (откладка яиц и выращивание птенцов) различно у изученных видов. У озерной чайки и белокрылой крачки наблюдается либо меньшие, либо большие затраты пары на *обеих* стадиях. У черной крачки затраты пары распределяются в пользу *одной* из стадий.
3. С показателями качества потомства связаны следующие из характеристик гнездового участка, отражающих успешность пары в территориальной конкуренции: размеры территории при ее захвате, а также (только для озерной чайки) время от начала формирования колонии до начала размножения пары и размеры территории после окончания формирования колонии.
4. Наиболее выражены и разнообразны связи между характеристиками участка и качеством потомства у озерной чайки, в меньшей степени – у черной крачки и не отмечены у белокрылой крачки.
5. Большой успех пары озерных чаек в территориальной конкуренции сопряжен с большим родительским вкладом на всех стадиях воспроизводства и, в итоге, с большим репродуктивным выходом – высоким качеством потомства. У черной крачки успех в территориальной конкуренции не дает репродуктивных преимуществ, поскольку для компенсации связанных с ней затрат пара перераспределяет свои родительские затраты в пользу только одной из стадий воспроизводства. У белокрылой крачки не выявлено зависимости между успехом в территориальной конкуренции, характером распределения родительских затрат и репродуктивным выходом.
6. Размеры охраняемой гнездовой территории у изученных видов чайковых птиц являются скорее показателем, отражающим комплекс качеств родительской пары, нежели самостоятельным фактором, определяющим развитие потомства на поздних стадиях.

## ОСНОВНЫЕ ПУБЛИКАЦИИ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Публикации в изданиях, включенных в перечень ВАК:

1. *Друзьяка А.В., Вайнер Д.А., Зотов А.Ю., Потапов М.А., В.И. Евсиков* Выбор родительской стратегии у чайковых зависит от успеха в территориальной конкуренции // Доклады академии наук. – 2005. – Т. 404, № 6. – С. 846-849.

Публикации в других изданиях:

2. *Друзьяка А.В., Савкин И.В.* Нетрадиционный способ расчета среднего расстояния до ближайших соседей внутри группы территориальных особей // Студент и научно-технический прогресс: Материалы XXXVIII Международной научной конференции, отд. биология. – Новосибирск, 2000. – С. 26.
3. *Друзьяка А.В.* Моделирование процесса заселения колонии ржанкообразными // Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии: Материалы XI Международной орнитологической конференции. – Казань, 2001. – С. 222.
4. *Друзьяка А.В., Вайнер Д.А.* К проблеме исследования пространственной структуры колоний у птиц – новый метод компьютерного анализа // Беркут. – 2004. – Т. 13, вып. 2. – С. 273-284.
5. *Друзьяка А.В.* Корректировка традиционной исследовательской схемы позволит преодолеть кризис в изучении эволюции колониальности у птиц // Орнитологические исследования в Северной Евразии: Материалы XII Международной орнитологической конференции Северной Евразии. – Ставрополь, 2006. – С. 185.
6. *Druzyaka A.V., Zotov A.Yu.* Coloniality in birds: new method of territory size measurement enables to enrich concept of its biological functions // Book of Abstracts of 11<sup>th</sup> International Behavioural Ecology Congress. – Tours (France): CNRS, 2006. – P. 183.
7. *Druzyaka A.V., Weiner D.* Is nest territory size essential for the growth of colonial birds' chicks? // Book of Abstracts of 6<sup>th</sup> International Zoo and Wildlife Research Conference on Behaviour, Physiology and Genetics. – Berlin (Germany): IZW, 2007. – P. 78.

Подписано в печать « 4 » февраля 2008 г.  
Формат 60x84/16. П.л. 1,5.  
Зак. 7. Тираж 100 экз.  
Отпечатано в типографии ОАО «НИИсистем»  
Новосибирск-58, ул. Русская, 39. Т. 3333739