

УДК 598.243.8(470.55/.58)

О ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЕ ПОЛИВИДОВЫХ КОЛОНИЙ, ОСНОВАННЫХ ЧАЙКОВЫМИ ПТИЦАМИ, НА ВОДОЕМАХ ЮЖНОГО ЗАУРАЛЬЯ

И.П. Чухарева¹, С.П. Харитонов²

¹ Южно-Уральский государственный университет

Россия, 454080, Челябинск, просп. Ленина, 76

E-mail: ornis12007@yandex.ru

² Центр кольцевания птиц России ИПЭЭ РАН

Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33

E-mail: serpkh@gmail.com

Поступила в редакцию 04.12.08 г.

О пространственной структуре поливидовых колоний, основанных чайковыми птицами, на водоемах Южного Зауралья. – Чухарева И.П., Харитонов С.П. – Работу проводили в 2004 – 2008 гг. в колониях озерных чаек и чаек-хохотуний на ряде водоемов Челябинской области. Гнезда чайковых птиц и сопутствующих видов картировались при помощи GPS и рулетки. Получены данные с 12-ти смешанных колоний. Основным видом-сателлитом в колониях озерной чайки являлась черношейная поганка. Одна из таких колоний была расположена в биотопе, где птицы могли относительно свободно выбирать место для гнезда. В этих условиях при формировании колонии основную роль играют социальные отношения между птицами. Тогда среди и чаек и черношейных поганок наблюдается сегрегация: в центре колонии гнездятся более сильные особи, на краю – более слабые. Во второй такой колонии птицы не имели свободы выбора места для гнезда, поэтому расположение гнезд практически целиком определялось возможностями биотопа гнездования. Другие сателлитные виды обычно строят свои гнезда ближе к гнездам чаек, чем к гнездам своего вида. Степень близости гнезд также зависит от биотопов гнездования.

Ключевые слова: структура колоний, поливидовые колонии, чайковые.

On the spatial structure of mixed colonies initiated by gulls on water bodies of the Southern Transurals. – Chukhareva I.P. and Kharitonov S.P. – Surveys were conducted in the colonies of Black-headed and Yellow-legged Gulls on several water bodies of the Chelyabinsk region in 2004 – 2008. The nests of gulls and their satellite species were mapped by means of GPS and a tape-line. Data from 12 mixed colonies were obtained. Black-necked grebe is the main satellite species in the Black-headed gull colonies. One of such mixed colonies was located in such a habitat where the birds were relatively free in their nest site choice. Under these conditions the main colony-formation factor is the social relations between birds. As a result, segregation among gulls and grebes is observed: the center of the colony was occupied by stronger birds while the periphery was populated with weaker ones. In another mixed colony the breeding habitat allowed no free choice of nest sites. Therefore, the nest distribution was almost totally determined by the habitat structure at this place. Other satellite species usually built their nests closer to gull nests than to the nests of the same species. The inter-nest distance depends on the breeding habitat structure.

Key words: colony structure, multi-species colony, gull.

ВВЕДЕНИЕ

Существует целая категория поливидовых колоний, когда один вид находит у другого защиту от хищников. На Сиваше морские голубки (*Larus genei* Breme, 1840) и пестроносые крачки (*Sterna sandvicensis*, Latham, 1787) могут гнездиться только

под защитой гнездящихся речных крачек (*Sterna hirundo* Linnaeus, 1758), которые в состоянии изгнать чаек-хохотуней (*Larus cachinnans* Pallas, 1811) с острова, где гнездятся как сами речные крачки, так и другие виды птиц (Kharitonov, 1999). К фактам такого же рода могут быть отнесены случаи гнездования гусеобразных в колониях чайковых (Формозов, 1969; Волков и др., 1998; Quinn et al., 2003), а также менее агрессивных чайковых рядом с колонией более агрессивных (Fuchs, 1977). Тяготение уток разных видов к колониям чайковых, в частности озерной чайки (*Larus ridibundus* Linnaeus, 1766), убедительно доказано: на озерных островках в Латвии при образовании колоний озерной чайки численность уток на тех же островках возрастает до 5 раз и моментально снижается, если чайки с островов уходят (Янаус, Меднис, 2005). Также хорошо продемонстрировано, что утки, гнездящиеся в колониях чайковых, имеют больший успех размножения (Vaananen, 2000). Птицы, гнездящиеся под прикрытием колоний более агрессивных чайковых, нередко буквально «платят дань». Например, серебристые чайки (*Larus argentatus* Pontoppidan, 1963) съедают какое-то количество яиц черных казарок (*Branta bernicla* Linnaeus, 1758) (Волков и др., 1998). Озерные чайки также разоряют часть гнезд гнездящихся рядом пестроносых крачек (Fuchs, 1977).

Черношейная поганка (*Podiceps nigricollis* C.L. Brehm, 1831) из-за ряда своих биологических особенностей (некриптическая окраска яиц, тяжелый и маневренный полет, небольшая агрессивность) практически неспособна образовывать моновидовые колонии. В ходе своего цикла размножения эта птица вынуждена находить поведенческие способы компенсации своих явно неадаптивных особенностей. Один из этих способов – закрывать кладку растительностью при сходе с гнезда. Однако для этого птицы должны быть предупреждены о приближении хищника заранее. Такое предупреждение им могут обеспечить более маневренные и активные озерные чайки. Кроме того, озерные чайки, как более агрессивный вид, обеспечивают гнездящимся в их колонии поганкам и защиту от хищников. В то же время по черношейным поганкам нет данных, чтобы этот вид «платил дань» озерным чайкам для гнездования в их колонии.

В этом смысле было бы интересно рассмотреть структуру смешанных колоний озерных чаек и черношейных поганок. Показано, что пространственные особенности расположения гнезд являются хорошим индикатором социальных отношений между особями в поселении (Харитонов, 2007). Несмотря на то, что явление подселения одних видов в колонии других общеизвестно, данных о закономерностях взаимного расположения гнезд разных видов практически нет. Тем более нет интерпретации социальных отношений между видами на основе расположения их гнезд. Собранные нами данные позволяют понять некоторые такие закономерности. Цель статьи – описать пространственную структуру поливидовых колоний на основе озерной чайки и чайки-хохотуньи. Затем, по данным о пространственной структуре, попытаться «расшифровать» характер отношений между разными видами. Основное внимание будет уделено смешанным колониям озерных чаек с черношейными поганками. Также мы коснемся гнездования лысух (*Fulica atra* Linnaeus, 1758) и ряда видов уток и куликов в колониях чайковых.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работу проводили в 2004 – 2008 гг. в Челябинской области: в окрестностях городов Челябинска, Копейска, Миасса, Мисяша и Еманжелинска. Колонии чайковых птиц посещались до 4 раз за сезон. Во время посещений колоний гнезда всех найденных видов птиц картировались при помощи GPS-навигатора Garmin 12XL и рулетки. Рулетку использовали в случае, если расстояние между гнездами было менее 2 м. При картировании колоний с гнезд чайковых птиц снимались их биологические характеристики: стадия сезона размножения, число яиц в кладке, размеры гнезда и яиц, окраска яиц, фотографировался материал гнезда и т.д. В статье будут использованы лишь данные по расположению гнезд разных видов.

Гнезда по их координатам или измеренным расстояниям наносились на оцифрованные карты в программе MapInfo. Математические характеристики пространственного распределения – плотность гнездования и тип распределения гнезд, то есть отличие распределений гнезд от распределения Пуассона – получены при помощи компьютерной программы «Карта колонии» («Colonmap») (Харитонов, 1999). Тип распределения определялся методом «ближайшего соседа» (Clark, Evans, 1954). Случайное распределение гнезд означает, что птицы в данном месте селятся независимо друг от друга. Отклонение от случайного распределения в сторону равномерного указывает на конкуренцию или антагонизм. Групповое распределение указывает на стремление организмов селиться ближе друг к другу. Таким образом, тип пространственного распределения (математический) является индикатором характера взаимодействий (биологических) между объектами (Харитонов, 2007). Дополнительная статистическая обработка данных проводилась при помощи программы StatGraf-5.

При обработке данных нам пришлось принять во внимание одну систематическую ошибку, которая возникала при сборе данных. Из-за особенностей биотопов гнездования изучаемых видов в районе исследований, когда по колонии нельзя было перемещаться пешком и весьма затруднительно на лодке, использовать рулетку удавалось не всегда. Поэтому GPS приходилось использовать шире, чем это в норме допустимо при малых расстояниях между гнездами (Харитонов, 2007). Известно, что при небольших (несколько десятков сантиметров) изменениях положения точек на местности координаты этих точек не меняются. Как показала ранее проведенная проверка, при оценке распределения объектов, закартированных с пониженной точностью, возникает «ослучаивание» распределения, то есть при небольших отклонениях от распределения Пуассона, которое при точном картировании было бы зафиксировано как групповое или равномерное, при картировании GPS замечено не будет, и распределение будет оценено как случайное (Харитонов, 2007). Это суживает наши возможности при вынесении заключения о характере распределения гнезд. Однако если отклонение от распределения Пуассона довольно велико, то подобные отклонения при оценке распределений уже замечаются. Из-за этих неточностей упускается возможность анализировать малые отклонения, но более сильные отклонения все же удастся зафиксировать.

Что касается расстояний между гнездами, вычисленных на основании не очень точных координат, то здесь каждое конкретное расстояние, безусловно, не

О ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЕ ПОЛИВИДОВЫХ КОЛОНИЙ

является точным. Однако при вычислении средних расстояний даже для небольших выборок систематические ошибки каждого расстояния частично взаимно нивелируются, точность средних значений повышается. Тем не менее, отличие от значений, полученных более точными методами, обычно остается (Харитонов, 2007). Поэтому полученные нами средние расстояния мы использовали только для сравнения друг с другом. Как и в случае оценки распределений, меньшая точность может нивелировать реальные отличия, но значительные различия средних зафиксировать удавалось. Однако для колоний чаек-хохотуний и видов птиц, гнездящихся в этих колониях, полученные расстояния между гнездами вполне можно считать реальными, поскольку эти колонии значительно менее плотные, чем колонии озерных чаек с черношейными поганками. Поэтому ошибка в координатах GPS здесь сказывается значительно меньше.

Крупных смешанных колоний озерных чаек и черношейных поганок было две. Первая – колония у пос. Севостьяново, 2006 г., 55°07' с.ш., 61°53' в.д., (84 гнезда озерных чаек и 43 гнезда черношейных поганок). Вторая – колония на затопленной части фруктовых садов у завода «Сигнал», 2008 г., 55°05' с.ш., 61°32' в.д., (по 51 гнезду каждого вида). Кроме того, в 12 колониях чайковых отмечено гнездование лысух, уток и куликов. Всего рассмотрено 48 гнезд этих подселяющихся птиц (таблица).

Расстояния между гнездами чаек и гнездами других сопутствующих видов
(кроме черношейной поганки)

Место и год	Вид чаек и число гнезд в колонии	Среднее минимальное расстояние между гнездами чаек ± стандартная ошибка, м	Виды птиц, гнездящихся вместе с чайками и число гнезд этого вида	Среднее минимальное расстояние между гнездами сопутствующего вида ± стандартная ошибка, м	Расстояние до ближайших гнезд чаек, м (среднее, если гнезд больше 1)
1	2	3	4	5	6
Сухомесово, 2004	Озерная чайка, 249	1.56±0.1	Лысуха, 1	–	4.3
Сухомесово, 2005	Хохотунья, 6	16.9±6.6	Лысуха, 4	44.6±5.6	21.7±7.3
Сухомесово, 2005	Озерная чайка, 87	3.19±0.17	Чибис, 2	24.6	190
Еманжелинск, 2005	Речная крачка, 3	360.0±349.0	Малый зуек, 1	–	6.43
Севостьяново, 2005	Озерная чайка, 7	5.25±3.09	Белокрылая крачка, 4	11.7±5.25	12.33±0.93
			Лысуха, 2	60.3	28.1±4.95
			Чибис, 1		64.17
Севостьяново, 2006	Озерная чайка, 84	1.86±0.19	Лысуха, 3	11.7±1.36	7.29±2.96
Сухомесово, 2006	Озерная чайка, 134	3.42±0.28	Красноголовый нырок, 1	–	4.4
			Широконоска, 4	121.4±25.7	92.5±44.0
			Лысуха, 5	25.2±4.0	5.6±2.2
Сухомесово, 2006	Хохотунья, 6 + озерная, 2	24.3±5.8	Лысуха, 2	28.7	27.3±14.0

Окончание таблицы

1	2	3	4	5	6
Сухомесово, 2007	Озерная чайка, 214	2.20±0.11	Лысуха, 3	24.3±18.8	10.6±7.8
			Широконоска, 1	–	40.5
Кундравы, 2007	Озерная чайка, 46	6.4±1.2	Лысуха, 1		1.06
			Чомга, 5	59.5±21.5	6.63±3.04
Мисяш, 2008	Хохотунья, 16	28.1±14.3	Лысуха, 2	353.4	8.9±6.06
Сухомесово, 2008	Хохотунья, 5 + озерная, 3	30.4±13.6	Лысуха, 2	31.2	17.4±11.7
			Широконоска, 1	–	95.8
			Чибис, 1	–	41.3

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Смешанная колония в биотопе с относительно свободным выбором места гнездования. Черношейные поганки поселились в большей части колонии озерных чаек у пос. Севостьяново. Для области, занятой поганками, можно провести границу по тому принципу, как нами определяется граница колонии. Этой границей

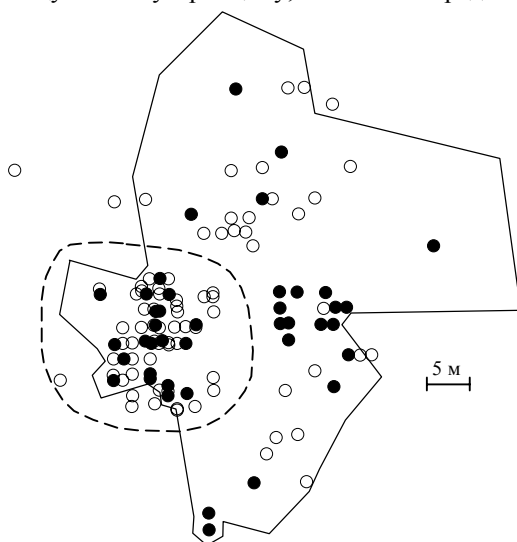


Рис. 1. Смешанная колония озерных чаек и черношейных поганок в окрестностях пос. Севостьяново в 2006 г. Светлые кружки – гнезда озерных чаек, темные кружки – гнезда черношейных поганок. Сплошной линией обведена область колонии чаек, занятая гнездами поганок. Границей этой области является кривая (ломаная) линия, проведенная на таком расстоянии от каждого краевого гнезда черношейной поганки, которое было равно расстоянию от данного гнезда до его ближайшего соседа. Штриховой линией обведен биологический центр (наиболее предпочитаемое место) колонии

считается кривая (ломаная) линия, проведенная вокруг поселения (или части поселения) на таком расстоянии от каждого краевого гнезда, которое было равно расстоянию от данного гнезда до его ближайшего соседа (Kharitonov, Siegel-Causey, 1988). В эту же область смешанного поселения чаек и поганок попадает 76 из 84 гнезд озерных чаек – подавляющее большинство (рис. 1). Именно эту основную часть колонии мы и будем рассматривать. В пределах этой колонии довольно хорошо удалось выделить биологический центр колонии. Центр – это место, где поселились первые особи и где наибольшая плотность гнездования озерных чаек. Биологический центр колонии располагается не в геометрическом центре колонии, а на ее геометрическом краю, что, впрочем, весьма характерно для озерных чаек (Kharitonov, Siegel-Causey, 1988). Во всей этой области среднее расстояние до ближайшего соседа у озерных чаек – 176.1 ± 17.2 см, у черношейных поганок – 253.8 ± 41.0 см. Разница между этими средними

близка к достоверной (сравнение по статистическому тесту Манн – Уитни (Mann – Whitney): 76 гнезд озерных чаек и 43 гнезда поганки, $Z = 1.67$, $P = 0.095$).

Математический анализ показал, что в пределах всего рассматриваемого района колонии распределение гнезд и озерных чаек и черношейных поганок – достоверно групповое (для озерных чаек $n = 76$ гнезд; коэффициент Кларка – Эванса R (Clark, Evans, 1954) $= 0.74 < 1$; $P = 0.00005$; для черношейных поганок $n = 43$ гнезд; $R = 0.80 < 1$; $P = 0.016$). В наиболее плотной части колонии озерных чаек гнезда черношейных поганок своих собственных групп не образуют (см. рис. 1). Ближе к биологическому краю колонии (хотя частью это геометрический центр) плотность озерных чаек меньше. Здесь видно, что поганки располагаются уже на большем расстоянии от чаек, кроме того, гнезда поганок образуют свои моновидовые группы.

На периферии и на краю среднее расстояние между ближайшими соседними гнездами озерных чаек составляло 318.4 ± 33.9 см ($n = 25$), черношейных поганок – 370.8 ± 72.4 см ($n = 21$). Среднее расстояние от гнезда поганки до гнезда чайки здесь 391.2 ± 76.0 см ($n = 21$). В этой части колонии (см. рис. 1) расстояние между гнездами поганок и ближайшими гнездами чаек недостоверно отличалось от расстояния как между гнездами поганок, так и между гнездами чаек. В центре среднее расстояние между ближайшими соседними гнездами озерных чаек оказалось 103.7 ± 9.8 см ($n = 51$), что хотя и вычислено со значительным применением GPS-координат, тем не менее, хорошо согласуется с пиком расстояний между гнездами у озерных чаек в плотных колониях (Харитонов, 1982). У черношейных поганок здесь среднее расстояние между ближайшими соседями – 143.1 ± 25.8 см ($n = 22$). Среднее расстояние от гнезда поганки до гнезда чайки в центре колонии – 65.8 ± 8.2 см ($n = 22$). Гнезда поганок здесь были достоверно ближе к гнездам чаек, чем к другим гнездам поганок (количество расстояний между гнездами поганок – 22, поганок и чаек – тоже 22; $Z = 2.62$, $P = 0.009$). А также гнезда поганок были достоверно ближе к гнездам чаек, чем гнезда самих чаек друг к другу (количество расстояний между гнездами чаек – 51, поганок и чаек – 22; $Z = 2.7$, $P = 0.007$). При этом в центре гнезда поганок были достоверно ближе к гнездам чаек, чем на краю ($n_1 = 22$, $n_2 = 21$, $Z = 5.13$, $P < 0.0001$).

Смешанная колония в биотопе с ограниченной свободой выбора места гнездования. Совершенно иная структура смешанной колонии озерных чаек и черношейных поганок наблюдалась в 2008 г. на окраине садов возле завода «Сигнал». В этой смешанной колонии озерные чайки и черношейные поганки занимали свои относительно обособленные области (рис. 2). Поскольку, в отличие от колонии у пос. Севостьяново, учета гнезд здесь в начале заселения озерных чаек не проводилось, трудно с уверенностью определить центр колонии озерных чаек. Черношейные поганки гнездятся здесь только возле плотной части колонии озерных чаек. Области гнездования чаек и поганок перекрываются частично (см. рис. 2).

Среднее расстояние между гнездом поганки и ближайшим гнездом чайки в области перекрытия равно 166.4 ± 15.4 см ($n = 21$), что недостоверно отличается от расстояния до ближайшего соседа у озерных чаек (214.9 ± 22.2 см, $n = 34$) в плотной части их колонии ($Z = 0.278$, $P = 0.78$), а также между ближайшими соседними гнездами черношейных поганок (182.2 ± 12.0 см, $n = 51$; $Z = 0.271$, $P = 0.78$). Сред-

ние расстояния между гнездами только поганок и только чаек в плотной части их колонии также отличаются недостоверно ($n_1 = 51$, $n_2 = 34$, $Z = 0.396$, $P = 0.69$). В разреженной части колонии чаек 17 гнезд, среднее минимальное расстояние между ними 468.8 ± 88.1 см.

Другие виды в колониях чайковых птиц. Одни виды образуют смешанные колонии с чайковыми – черношейные поганки, лысухи и красноголовые нырки (*Aythya ferina* Linnaeus, 1758). Другие селятся возле, а не посреди колоний чаек. К последним относятся широконоски (*Anas clypeata* Linnaeus, 1758) и чибисы (*Vanellus vanellus* Linnaeus, 1758). Часть лысух тоже селятся не среди гнезд чаек, а рядом с колонией (Чухарева, 2007). Белокрылые крачки (*Chlidonias leucopterus*, Temminck, 1815) отмечены на краю колонии озерных чаек, причем расстояния от гнезд озерных чаек до гнезд крачек были примерно такими же, как и между гнездами самих крачек. Лысухи и чомги (*Podiceps cristatus* Linnaeus, 1758) гнездятся относительно близко к гнездам чаек, широконоски – на большем расстоянии, чибисы – еще дальше от гнезд чаек (см. таблицу).

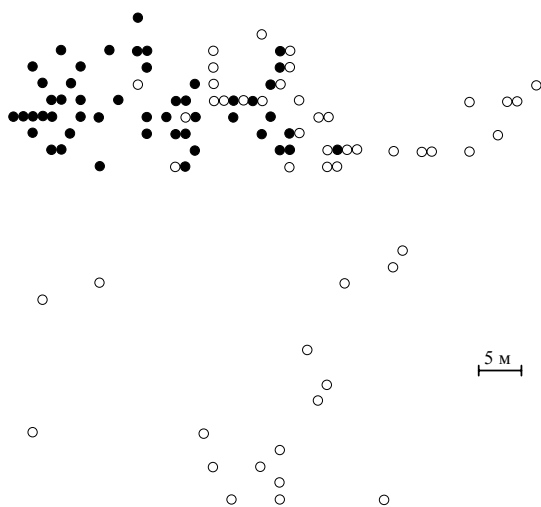


Рис. 2. Смешанная колония озерных чаек и черношейных поганок на окраине территории завода «Сигнал» в 2008 г. Светлые кружки – гнезда озерных чаек, темные кружки – гнезда черношейных поганок

относительно близко к гнездам чаек, широконоски – на большем расстоянии, чибисы – еще дальше от гнезд чаек (см. таблицу).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Мы не проводили наблюдений за поведением черношейных поганок и чаек в момент их подселения в колонию озерных чаек. Однако о характере такого подселения много говорит сама структура колоний. Известно, что черношейные поганки начинают кладку, когда у вида-инициатора колонии уже имеются полные кладки (Курочкин, 1982; Гордиенко, 2001), то есть в период, когда агрессивность озерных чаек значительно снижается (Харитонов, Зубакин, 1984). У самих черношейных поганок размер охраняемой территории очень мал – всего 0.6 м вокруг гнезда (Курочкин, 1982). Кроме того, в районах колонии с разной плотностью гнезда поганок расположены на разном расстоянии от гнезд озерных чаек, причем это расстояние уменьшается с увеличением плотности колонии, что говорит о «силовом» способе подселения поганок в колонию. То есть черношейным поганкам при заселении необходимо преодолеть сопротивление озерных чаек.

Для колонии у пос. Севостьяново характер распределения чаек и поганок, а также разница в расстояниях между гнездами одного и разных видов в центре и на краю колонии позволяют объяснить все эти различия. Для этого нам также необ-

ходимо привлечь данные, полученные еще Паттерсоном (Patterson, 1965). Этот исследователь показал, что в тех частях колонии, где плотность озерных чаек низка, озерные чайки начинают реагировать на чужака на довольно большом расстоянии – более 10 м. Однако при этом нельзя сказать, что в менее плотных местах чайки более агрессивны. Согласно тем же исследованиям (Patterson, 1965) показана «непрочность» первичной агрессивной реакции озерных чаек – в менее плотных местах эти птицы хоть и реагируют издалека, но при упорстве вторгающихся особей подпускают их гораздо ближе к своему гнезду, чем в плотной части. Если прищелец проявляет упорство, то чайки в этих районах оказываются психически слабыми. Они не могут противостоять упорно вторгающимся особям – почти 30% из них могут проникнуть почти до самого гнезда. В плотных частях колонии гнездящиеся чайки начинают реагировать на чужака на более близком расстоянии – около 3 м. Однако здесь чайки психически более сильные (потому они и смогли поселиться с большой плотностью). Почти ни одна вторгающаяся птица здесь не допускается до гнезда (Patterson, 1965).

Имея в виду вышеуказанные расстояния между гнездами чаек и поганок, мы видим, что на периферии и на краю колонии поганки не приблизились к чайкам на столь близкое расстояние, как в центре. Это можно объяснить тем, что поганки на разреженной периферии психически более слабые, не являются упорными и «останавливаются» в своем приближении к гнездам чаек практически на том же расстоянии, как между гнездами самих поганок. Поганки, хотя и стремятся загнестись возле озерных чаек, на периферии колонии вторгаются не столь упорно и поселяются в соответствии с первой агрессивной реакцией озерных чаек (хотя одна пара в разреженной части все же оказалась упорной – подошла прямо под гнездо озерной чайки).

В центре наоборот – поганки проявляют большое упорство, чтобы построить свое гнездо ближе к гнезду озерной чайки. Ведь чем ближе к чайке окажутся черношейные поганки, тем более защищенными от хищников окажутся их гнезда. Гнездящимся в центре колонии поганкам удастся приблизиться к гнездам чаек в 7 раз ближе, чем поганкам на периферии колонии. Это даже ближе, чем гнезда поганок друг другу и гнезда озерных чаек друг к другу. Несколько гнезд здесь располагаются вплотную к гнездам чаек. Следовательно, поганки здесь более упорные, а значит – и психически более сильные, чем на периферии.

В результате получается следующая картина. Из более ранних исследований известно, что в центре колонии гнездятся психически более сильные озерные чайки, чем на краю (Харитонов, 1983). Наши исследования показали, что структура колонии черношейных поганок, приходящих в колонию озерных чаек позже, когда гнездование озерных чаек в самом разгаре, сходна со структурой «материнской» колонии озерных чаек. То есть в центре колонии селятся наиболее психически сильные (видимо, более старшие по возрасту и более качественные) поганки, чем на периферии и краю колонии.

На схеме (см. рис. 1) хорошо видно, что биологический центр колонии и у чаек и у поганок один и тот же (о поганках здесь можем судить только по плотности). Видимо, законы заселения колонии озерных чаек и черношейных поганок одинаковые: птицы с каждой новой волной заселяются частью в центр, где пред-

почитаемость и плотность больше, а кто не смог – «сбрасываются» на край, где на каждом конкретном месте селится меньше волн, потому и большая плотность не успевает сформироваться.

Причину совершенно иной структуры смешанной колонии этих двух видов у завода «Сигнал» можно понять, если обратить внимание на разницу в структуре гнездового биотопа в этих местах. У пос. Севостьяново – поля полегшего тростника и куски сплавин. Эти плоские площадки дают возможность в их пределах относительно свободно выбирать птицам место для гнезда. Поэтому у нас и получилось, что гнезда здесь распределяются в соответствии с социальными отношениями птиц, биотоп имеет меньшее значение. В смешанной колонии у завода «Сигнал» основной биотоп гнездования – это затопленное мелкой водой бывшее картофельное поле. Приподнятые ряды земли явились основой для куртин водной растительности, на которых только и могли быть построены гнезда. Здесь пространственную структуру колонии определяет структура самого гнездового биотопа, поэтому отношения между озерными чайками и черношейными поганками в данном месте складываются по-другому.

В колонии у завода «Сигнал» узкие, кочковатые полосы растительности разделены узкими полосами воды. И чайки, и поганки гнездятся на этих узких полосах растительности, отчего на карте колонии отчетливо просматриваются ряды гнезд (см. рис. 2). При этом птицы обоих видов гораздо менее свободны в выборе места для гнезда, чем в случае колонии у пос. Севостьяново, где биотоп менее структурирован. При слишком тонких полосках биотопа, пригодных для строительства гнезда, черношейные поганки уже не могут приблизить свои гнезда к гнездам озерных чаек так, как они могли это делать при свободном выборе места для гнезда. Здесь лишь одной паре поганок удалось приблизить свое гнездо вплотную к гнезду озерной чайки.

Расположение гнезд других видов по отношению к гнездам чаек обусловлено двумя факторами. Первый – уже упомянутое стремление целого ряда видов птиц гнездиться возле колоний чайковых. Второй фактор – «степень приближения» к чайкам определяется тем, насколько «позволит» тот биотоп, в котором каждый конкретный вид гнездится. Черношейные поганки и лысухи, как и чайки, в состоянии строить плавучие гнезда, поэтому они нередко гнездятся вперемежку с гнездами чаек. Красноголовые нырки нередко строят гнезда прямо на заломах тростника, где и озерные чайки. Широконоскам и ряду видов куликов свойственно гнездиться на сыром лугу (Мороз, Чухарева, 2007). Поэтому они и оказываются всегда на краю колонии, нередко на значительном расстоянии от нее. Хотя пары широконосок много времени проводят среди колоний чаек, свои гнезда они приближают к гнездам чаек настолько, насколько близко гнездовой биотоп широконосок расположен к болотам с колонией чаек. Однако из-за того, что защитное влияние чайковых колоний распространяется на более чем 100 м от краевых гнезд (Fuchs, 1977), гнезда, даже расположенные в другом биотопе, тоже оказываются под защитой.

Если же биотоп гнездования у вида-основателя колонии и сопутствующего вида сходен, то тут влияет территориальное поведение вида-хозяина. Например, если лысухи в колонии озерных чаек располагаются от гнезд самих чаек на рас-

О ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЕ ПОЛИВИДОВЫХ КОЛОНИЙ

стояниях, сравнимых с расстояниями между гнездами самих озерных чаек, то в колониях чайки-хохотуньи – сравнимых с таковыми между гнездами хохотуньи. Гнезда сопутствующих видов обычно располагаются на меньшем расстоянии от гнезд вида-хозяина, чем от гнезд своего вида (см. таблицу). Это отмечается не только для видов, которые гнездятся с чайковыми в одном и том же биотопе (лысуха, чомга), но и для широконоски, которая гнездится на лугах. Однако такого сильного приближения, как у черношейных поганок (вида, в наибольшей степени приспособленного к гнездованию с чайками), когда гнезда сопутствующего вида могут быть ближе к гнездам вида-хозяина, чем сами гнезда вида-хозяина, для других сопутствующих видов не отмечено.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Черношейные поганки стремятся расположить свои гнезда вперемежку с гнездами озерных чаек и, по возможности, максимально приблизить свои гнезда к гнездам чаек. В центре колонии чаек черношейные поганки проявляют большее, чем на краю, упорство, чтобы построить свое гнездо ближе к гнезду озерной чайки. Там поганкам удастся приблизиться к гнездам чаек в 7 раз ближе, чем поганкам на периферии колонии. Это даже ближе, чем гнезда поганок друг другу и гнезда озерных чаек друг к другу. В центре колонии чаек селятся наиболее психически сильные (видимо, более старшие по возрасту и более качественные) поганки, чем на периферии и на краю колонии.

Если и чайки и поганки свободны в выборе места гнезда, то структура их колонии определяется социальными отношениями этих двух видов. Если биотоп гнездования таков, что птицы ограничены в выборе места для гнезда, то структура колоний, в том числе и смешанных, больше обусловлена структурой самого биотопа, нежели взаимоотношениями между видами.

Представители большинства других видов-сателлитов, стремящихся гнездиться возле чайковых, обычно гнездятся на меньшем расстоянии от гнезд вида-хозяина, чем от гнезд своего вида. Это касается не только тех видов, которые строят гнезда в том же биотопе, что и сами чайки, но и видов, гнездящихся в других, по соседству расположенных биотопах.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 08-04-90700).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Волков С.В., Айхорн Г., Софронов Ю.Н. Гнездование черных казарок на севере дельты Лены в 1997 г. // Казарка: Бюл. рабочей группы по гусеобразным северной Евразии. 1998. № 4. С. 120 – 128.

Гордиенко Н.С. Водоплавающие птицы Южного Зауралья. Миасс: УрО РАН, 2001. 100 с.

Курочкин Е.Н. Черношейная поганка *Podiceps nigricollis* C.L. Brehm, 1831 // Птицы СССР. История изучения. Гагары, поганки, трубконосые. М.: Наука, 1982. С. 301 – 312.

Мороз Е.А., Чухарева И.П. Гнездование широконоски в окрестностях пос. Сухомесово // Зоологические исследования регионов России и сопредельных территорий: Материалы II Междунар. конф. Н. Новгород: Деловая Полиграфия, 2007. С. 179 – 180.

Формозов А.Н. Взаимоотношения водоплавающей дичи, чаек, куликов и некоторых хищников на гнездовых в открытых ландшафтах СССР // Тр. IX Междунар. конгресса биологов-охотоведов / Междунар. союз биологов-охотоведов. М., 1970. С. 483 – 486.

Харитонов С.П. Регуляция плотности гнездования в колонии озерной чайки // Биологические науки. 1982. 10. С. 28 – 34.

Харитонов С.П. Структура колонии и динамика переселений озерных чаек (*Larus ridibundus*) в сезон размножения // Зоол. журн. 1983. Т. 62, №7. С. 1066 – 1076.

Харитонов С.П., Зубакин В.А. Процесс формирования пар у озерных чаек // Зоол. журн. 1984. Т. 63, №1. С. 95 – 104.

Харитонов С.П. Компьютерная программа «Карта колонии», исполняемый файл – colonmap.exe. М., 1999.

Харитонов С.П. Изучение пространственного распределения гнезд в колонии. Методы и теоретические аспекты исследований морских птиц // Материалы V Всерос. школы по морской биологии. Ростов н/Д: Изд-во ЮНЦ РАН, 2007. С. 83 – 104.

Чухарева И.П. Особенности гнездования серебристых чаек и лысух в окрестностях пос. Сухомесово // Методы и теоретические аспекты исследования морских птиц: Материалы V Всерос. школы по морской биологии. Ростов н/Д: Изд-во ЮНЦ РАН, 2007. С. 247 – 248.

Янаус М., Меднис А. Влияние контроля растительности на гнездовые популяции уток на озере Энгуре, Латвия, в 1986 – 2004 годах // Гусеобразные птицы северной Евразии: Тез. докл. Третьего Междунар. симпоз. СПб., 2005. С. 294 – 295.

Clark P.J., Evans F.C. Distance to the nearest neighbour as a measure of spatial relationships in populations // Ecology. 1954. Vol. 35, №4. P. 445 – 453.

Fuchs E. Predation and anti-predator behaviour in a mixed colony of terns *Sterna* sp. and Black-headed Gulls *Larus ridibundus* with special reference to the Sandwich Tern, *Sterna sandvicensis* // Ornis Scand. 1977. Vol. 8, №1. P. 17 – 32.

Kharitonov S.P. Environmental factors affecting the breeding success in several gull and tern species at Sivash Lake, the Sea of Azov // Ring. 1999. Vol. 21, №1. P. 141.

Kharitonov S.P., Siegel-Causey D. Colony formation in seabirds // Current Ornithology. 1988. № 5. P. 223 – 272.

Patterson J.J. Timing and spacing of broods in the black-headed gull (*Larus ridibundus* L.) // Ibis. 1965. Vol. 107, №4. P. 433 – 459.

Quinn J.L., Prop J., Kokorev Ya., Black J. Predator protection or similar habitat selection in red-breasted goose nesting associations: extremes along a continuum // Animal Behaviour. 2003. Vol. 65, №2. P. 297 – 307.

Vaananen V.-M. Predation risk associated with nesting in gull colonies by two *Aythya* species: observations and an experimental test // J. Avian Biol. (former Ornis Scand.). 2000. Vol. 31, №1. P. 31 – 35.