



УДК 598.3/5 : 591.524

## Компенсационное размножение околотовдных и водоплавающих птиц: выделение повторных кладок на основе материалов полевых наблюдений

Ю. И. Мельников

Байкальский музей ИИЦ СО РАН, п. Листвянка  
E-mail: [yumel48@mail.ru](mailto:yumel48@mail.ru)

**Аннотация.** На основе данных многолетних (1968–2000 гг.) исследований размножения околотовдных и водоплавающих птиц Прибайкалья рассматриваются особенности их гнездования в районах с горно-пойменным водным режимом. Сильные колебания уровня воды, значительный пресс хищничества и антропогенных воздействий часто обуславливают большой (до 70,0 % и более) отход гнёзд. В таких условиях основой поддержания стабильной численности популяций прибрежных птиц является повторное (компенсационное) их гнездование. В работе рассматриваются особенности разных подходов к выделению повторных кладок из общего количества гнёзд, контролируемых до гибели гнезда или вылупления птенцов. Предлагаются новые методы обработки полученных материалов, обеспечивающие более корректный расчёт успешности размножения птиц.

**Ключевые слова:** околотовдные и водоплавающие птицы, гибель гнёзд, повторное размножение, выделение компенсационных кладок.

Хорошо известно, что в случае гибели гнёзд многие виды птиц водно-болотных экосистем могут вновь приступать к размножению [1], формируя повторные (компенсационные) кладки. В то же время работ, в которых специально рассматривается этот механизм, очень немного [1; 2; 7; 8; 18; 19; 38] и до сих пор считается, что правильно выделить повторные кладки из общего количества гнёзд, находящихся под наблюдением, невозможно, либо крайне сложно. Однако показано, что их точное выделение возможно на основе специальных экспериментальных работ [8; 18; 19; 38]. Кольцевание птиц на протяжении всего сезона при отсутствии перемещений повторно размножающихся пар на большие расстояния также позволяет точно выделять особей, вновь приступивших к гнездованию [2; 38]. При этом все такие работы отличаются значительной трудоёмкостью и требуют много времени, а для получения значимых результатов необходимо участие в работе как минимум 3–4 наблюдателей. На основе наших исследований обосновывается возможность выделения повторных кладок с использованием специальных методов обработки и статистического анализа собранных материалов [8; 9; 13; 19; 20].

### Материалы и методы

Наблюдения, результаты которых стали основой настоящей статьи, выполнены в 1968–2000 гг. в трёх различных районах Прибайкалья: пойме р. Оки, дельте р. Селенги и устье р. Иркут (не менее пяти лет наблюдений в каждом). Детальная их характеристика приведена в нескольких специальных работах [8; 15–17; 19] и здесь не рассматривается, однако некоторые природно-климатические особенности этих районов, определяющие появление большого числа повторных кладок, требуют дополнительного обсуждения.

Прежде всего, водный режим этих районов относится к горно-пойменному типу и отличается кратковременными, но сильными весенними паводками и несколькими (от 2 до 7) ежегодными летними подъёмами уровня воды, обусловленными таянием снегов в горах, обложными (не менее 3–4 дней), либо ливневыми дождями, а также сгонно-нагонными ветрами [8; 9; 13]. Колебания уровня воды – один из ведущих лимитирующих факторов в период гнездования околотовдных и водоплавающих птиц [6; 8; 9]: полное затопление гнёзд на 1,5–2,0 ч чаще всего приводит к их гибели [14; 16], поскольку птицы прекращают дальнейшее насиживание кладок.

В то же время плотность гнездования птиц здесь очень высока и соответствует показателям лучших водно-болотных экосистем Восточной Сибири. Это привлекает сюда как пернатых, так и наземных хищников. Кроме того, для всех изученных районов характерен высокий уровень антропогенных воздействий (сенокосение, выпас скота и присутствие пастушеских собак, весеннее выжигание растительности, распашка и высокая рекреационная нагрузка), ведущий к большой гибели гнёзд. В результате воздействия этих факторов общий отход яиц и птенцов может достигать больших значений, а успешность размножения птиц снижаться до 9,0–32,0 % (от общего количества отложенных яиц), существенно меняясь в разные годы [8; 9; 13; 14; 15; 16].

За время работ нами собраны материалы по особенностям гнездования 25 видов птиц (под наблюдением находились около 20,5 тыс. гнёзд) (табл. 1). Большой объём выборки обусловлен высокой долей гнёзд колониальных видов, находящихся под постоянным наблюдением. Кроме того, в условиях дельты р. Селенги и устья р. Иркут многие неколониальные виды околоводных и водоплавающих птиц

формируют крупные локальные гнездовые агрегации (от нескольких десятков до сотен гнёзд) [11; 19], что значительно облегчает сбор массового полевого материала [20].

В дельте р. Селенги ежегодно на специально заложенных площадках (не менее 1,0 га каждая), охватывающих все основные местообитания (пропорционально их соотношению в угодьях), в течение всего гнездового сезона проводился поиск гнёзд околоводных и водоплавающих птиц. Общее количество площадок с ежегодной учётной площадью ~ 5,0 км<sup>2</sup> в разные годы наблюдений колебалось от 18 до 45 (без учёта колоний, обрабатываемых отдельно). В поиске гнёзд принимали участие от 9 до 18 студентов иркутских вузов. В устье р. Иркут полностью обрабатывался контрольный участок площадью 6,0 км<sup>2</sup>. В поиске гнёзд принимали участие от 18 до 25 школьников Областной станции юных натуралистов и 5 студентов иркутских вузов. В пойме р. Оки при невысокой плотности населения птиц основная часть гнёзд была найдена на небольших (площадью до 1,0 га) островах в зоне подпора Окинского отрога Братского водохранилища.

Таблица 1

Объём материалов, использованных для определения хода размножения и его успешности среди различных видов околоводных и водоплавающих птиц Прибайкалья

№ п/п	Вид	Кол-во обследованных гнёзд	№ п/п	Вид	Кол-во обследованных гнёзд
1	Серая цапля <i>Ardea cinerea</i>	1 739	14	Бекас <i>Gallinago gallinago</i>	127
2	Кряква <i>Anas platyrhynchos</i>	437	15	Лесной дупель <i>Gallinago megala</i>	45
3	Шилохвость <i>Anas acuta</i>	194	16	Азиатский бекасовидный веретенник <i>Limnodromus semipalmatus</i>	625
4	Чирок-свистунок <i>Anas crecca</i>	46	17	Малая чайка <i>Larus minutus</i>	1 882
5	Серая утка <i>Anas strepera</i>	20	18	Озёрная чайка <i>Larus ridibundus</i>	2 720
6	Чирок-трескунок <i>Anas querquedula</i>	77	19	Хохотунья <i>Larus cachinnans</i>	1 595
7	Широконоска <i>Anas clypeata</i>	305	20	Сизая чайка <i>Larus canus</i>	1 467
8	Красноголовая чернеть <i>Aythya ferina</i>	486	21	Чёрная крачка <i>Chlidonias niger</i>	21
9	Хохлатая чернеть <i>Aythya fuligula</i>	124	22	Белокрылая крачка <i>Chlidonias leucopterus</i>	5 471
10	Лысуха <i>Fulica atra</i>	392	23	Белощёкая крачка <i>Chlidonias hybrida</i>	367
11	Чибис <i>Vanellus vanellus</i>	190	24	Речная крачка <i>Sterna hirundo</i>	497
12	Поручейник <i>Tringa stagnatilis</i>	239	25	Чеграва <i>Hydroprogne caspia</i>	1 307
13	Турухтан <i>Philomachus pugnax</i>	48	Всего 20 421 гнёзд		

Во всех случаях повторные кладки обнаруживались во время контрольных осмотров гнёзд, находящихся под постоянным наблюдением. При резких изменениях экологической ситуации, приводящей к массовой гибели гнёзд за короткий период (резкие повышения уровня воды), проводилось дополнительное обследование территории, не залитой водой. Обнаружение поздних колоний или поздних кладок в колониях не вызывало затруднений, поскольку при высокой интенсивности работ они легко обнаруживались путём визуальных наблюдений. Все найденные гнёзда метились пронумерованными колышками, которые устанавливались в 3–4 м от гнезда, с наклоном в его сторону. Яйца метились несмывающейся краской (КЦ-52) полосками (чайки и кулики) или римскими цифрами (пастушки и утки) на узком конце яйца, количество или значение которых соответствовало порядку их откладки, определяемому флотационным методом [41]. Контроль гнёзд проводился через 3 дня и, как исключение, в периоды ненастной погоды через 4 дня вплоть до конкретного финального состояния: гибели кладки по различным причинам, либо вылупления и выращивания птенцов.

Анализ собранных материалов проведён с использованием стандартных статистических методов [5; 36]. При оценке формы распределения кривых, характеризующих ход сезонного размножения птиц, использовались коэффициенты асимметрии (А) и эксцесса (Е). Анализ справочных материалов показал, что расчёт этих показателей по методикам, предложенным разными авторами, даёт существенно различающиеся результаты, хотя коэффициенты имеют одно и то же название [4; 5, 23–25]. В связи с этим мы применяли алгоритмы расчёта этих показателей, предложенные Н. А. Плохинским [23], и основанные на центральных моментах распределения 3 и 4 порядков, поскольку визуальный анализ графиков и рассчитанные показатели данных параметров хорошо согласуются друг с другом.

Основные сложности в использовании этих показателей связаны с необходимостью получения очень больших выборок ( $n = 100$ ) [5]. Это требование можно выполнить только при работе с многочисленными колониальными видами птиц. В остальных случаях размер выборки был существенно меньше, но всегда достаточен для анализа успешности размножения птиц [22]. Поскольку для многих видов получение такого большого материала за один сезон размножения невозможно, мы были вынуждены иногда использовать и выборки не-

большого объёма. Основная сложность здесь заключается в том, что ошибки данных коэффициентов рассчитываются на основе размеров выборки, а оценка их достоверности – на основе специальных таблиц с использованием объёма выборки [39]. Поэтому в ряде случаев нами были получены недостоверные показатели, хотя характер графиков указывал на возможность использования данных коэффициентов для анализа сезонного хода размножения птиц.

В связи с ограниченными размерами выборок по некоторым редким и малочисленным видам прибрежных птиц, отличающимся своеобразной экологией, ход их размножения анализировался по графикам, построенным на основе ежедневных сведений (массовые виды) или данным, объединённым по триадам. В основу построения всех графиков положена дата откладки первого яйца в каждом контролируемом гнезде. На графиках суммировались либо фактическое количество найденных гнёзд (многочисленные виды), либо доля гнёзд, найденных в конкретные периоды наблюдений (малочисленные виды). На основе многолетних данных, полученных от большого количества различных видов околводных и водоплавающих птиц в различных природных ситуациях, разработан подход к выделению повторных кладок в годы с большой гибелью гнёзд в результате влияния различных лимитирующих факторов.

### *Результаты*

Итоги многолетних наблюдений показывают, что ход размножения птиц в сезоны с различным воздействием лимитирующих факторов может существенно отличаться. Многочисленные анализы хода размножения, выполненные на основе собственных материалов и литературных данных, показывают, что в норме только график хода размножения серой цапли имеет хорошо различимые пики, вероятнее всего, связанные с одновременным гнездованием птиц разного возраста [3; 7; 35]. В то же время форма общей кривой сезонного хода размножения птиц в годы с отсутствием гибели гнёзд хорошо отличается у колониальных и неколониальных видов (рис. 1). У первых в большинстве случаев хорошо выделяется положительный эксцесс, т. е. сезонный ход размножения имеет островершинное распределение. Вследствие этого даже небольшие отклонения от нормального распределения дают хотя и незначительные, но достоверные значения асимметрии. В качестве примера можно использовать такие данные для трёх видов колониальных птиц (см. табл. 1).

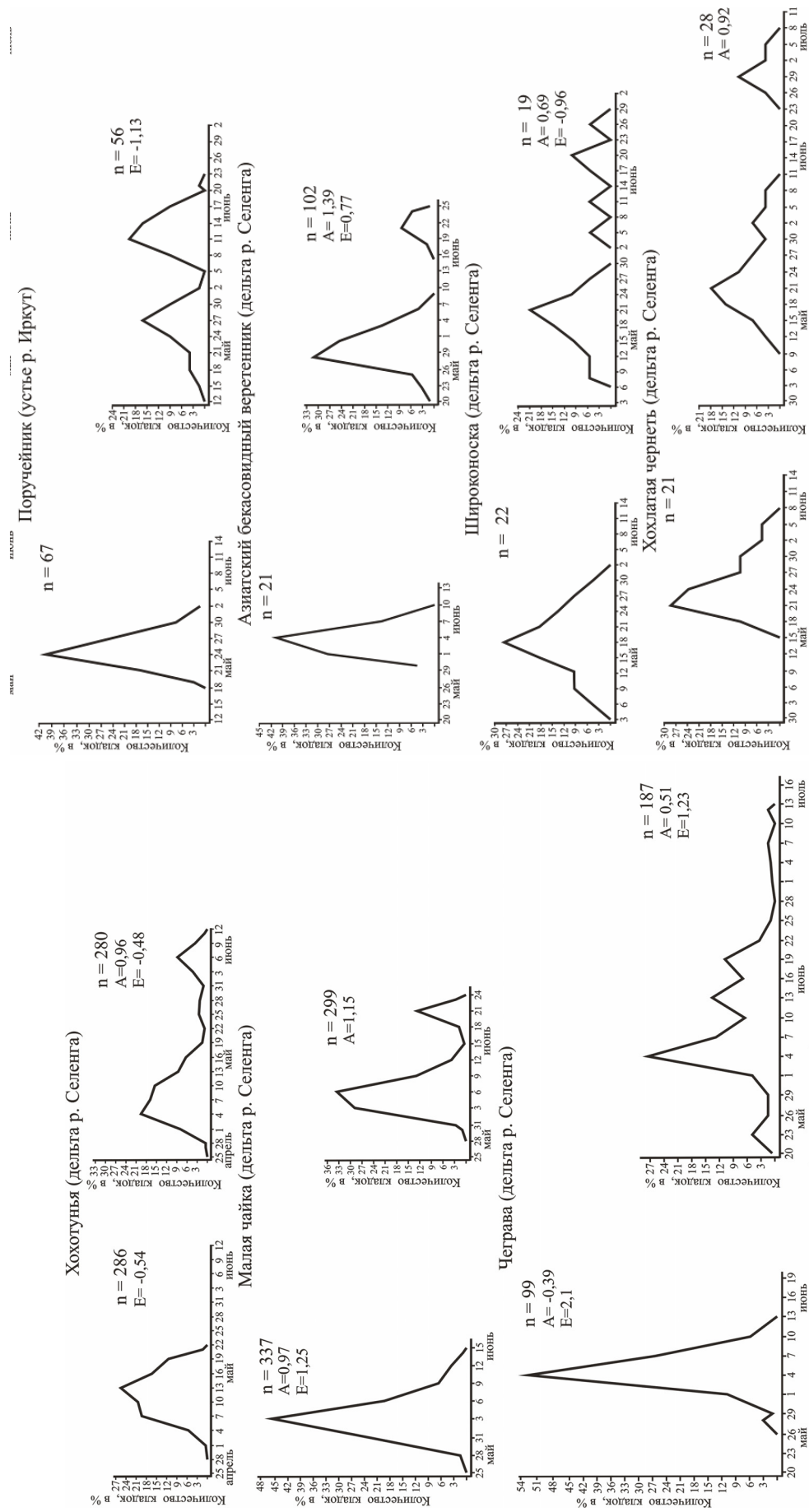


Рис. 1. Графики общего хода размножения околородных и водоплавающих птиц в годы с отсутствием (левый ряд) и большим (правый ряд) количеством повторных кладок

Хохотунья является одним из наиболее массовых видов чаек дельты р. Селенги. Общий ход её размножения в течение одного сезона практически никогда не соответствует нормальному распределению ( $\chi^2 = 14,1 > 11,07 \chi^2_{5; 0,05}$ ). Основная причина этого – хорошо выраженный эксцесс, который в данном случае является отрицательным ( $E = -0,54, P < 0,01$ ), т. е. максимальная точка эмпирического распределения находится ниже, чем при нормальном распределении (см. рис. 1, левый ряд). Этот факт связан с тем, что данная кривая объединяет материалы по нескольким колониям, отличающимся по срокам массового размножения. У другого вида – малой чайки – ход размножения также отличается от нормального распределения ( $\chi^2 = 49,24 > 7,81 \chi^2_{3; 0,05}$ ). В то же время для этого вида характерен положительный эксцесс ( $E = 1,25, P < 0,01$ ), т. е. вершина эмпирического распределения находится выше, чем при нормальном распределении, а также достоверная положительная асимметрия ( $A = 0,97, P < 0,01$ ), когда увеличивается правый край распределения (см. рис. 1, левый ряд).

Наконец, для кривой хода размножения чегры, также имеющей распределение, отличающееся от нормального ( $\chi^2 = 14,31 > 5,99 \chi^2_{2; 0,05}$ ), характерен резко выраженный положительный эксцесс ( $E = 2,1, P < 0,01$ ) и небольшая, но достоверная отрицательная асимметрия ( $A = -0,39, P < 0,05$ ). В таком случае увеличивается левый край распределения: этот вариант нетипичен для размножения птиц. Как и в предыдущих случаях – это результат объединения материалов по нескольким колониям, отличающимся по срокам массового размножения птиц.

Размер отдельных колоний достаточно велик (не менее 50 пар), и при несовпадении сроков размножения в разных колониях все распределение часто несколько растягивается (хохотунья) и нередко отмечается небольшая правосторонняя или левосторонняя асимметрия. В то же время общая величина выборок колониальных птиц, объединяющих по несколько колоний, обычно не меньше 100 пар. Поэтому даже такие незначительные отклонения часто оказываются достоверными (рис. 1, левый ряд).

Кривая общего хода сезонного размножения неколониальных видов птиц (поручейник, азиатский бекасовидный веретенник, широконоска и хохлатая чернеть) в годы с отсутствием гибели гнёзд не отличается от нормального распределения ( $\chi^2 = 0,07-4,55 < 3,84-7,81 \chi^2_{1-3; 0,05}$ ). Форма эмпирических распределений у этих видов различна, однако все установленные от-

клонения недостоверны (см. рис. 1, левый ряд). Присутствие выраженных и достоверных эксцессов у всех видов колониальных птиц, данные по которым отличаются большими объёмами выборок, связано с явно существующим отбором на синхронизацию размножения [10; 12]. Она в большей степени выражена в отдельных колониях, по сравнению с кривой размножения всей популяции, включающей несколько колоний [8; 10; 12; 15].

В годы с резкими и неоднократными колебаниями уровня воды, когда зарегистрирован высокий процент гибели гнёзд, наблюдается повторное (компенсационное) размножение. В таких случаях резко удлиняется правый край распределения (положительная асимметрия) (см. рис. 1, правый ряд). Общий ход размножения птиц часто имеет бимодальное или даже мультимодальное распределение, т. е. проявляется несколько (два и более) чётко выраженных пиков (см. рис. 1, правый ряд). В таких случаях распределение всегда достоверно отличается от нормального ( $\chi^2 = 7,26-306,11 > 5,99-21,03 \chi^2_{7-12; 0,05}$ ) и имеет хорошо выраженную асимметрию, а часто и эксцесс (см. рис. 1, правый ряд).

В зависимости от масштабов гибели гнёзд и особенностей её распределения по сезону размножения формы кривых, характеризующих ход последнего, отличаются высоким разнообразием (см. рис. 1). Они в значительной степени корректируются временем гибели кладок и особенностями их восстановления в каждом конкретном случае. Результаты специальных экспериментальных работ показали, что птицы восстанавливают только кладки, погибшие в первой половине периода насиживания. Кроме того, величина промежутка между гибелью кладки и её восстановлением зависит от продолжительности инкубации. Чем выше уровень насиженности яиц, тем больше времени необходимо паре для восстановления утерянной кладки [9; 20; 27-29; 31; 32; 34; 37; 38; 40]. Птицы, потерявшие гнёзда во второй половине периода инкубации, как правило, повторных кладок не имеют.

Частая гибель гнёзд в первой половине инкубации кладок ведёт к тому, что часть пар может делать несколько попыток их восстановления. Достоверно установлены до восьми попыток гнездования в течение одного сезона размножения у отдельных пар чибиса и три-пять попыток у серебристой *Larus argentatus*, сизой, озёрной и малой чаек, белокрылой, белощёкой и речной крачек, большого и азиатского бекасовидного веретенников, а также у некоторых видов гусей [8; 9; 20; 27; 34; 37; 38; 40].

Кривые общего хода размножения у всех видов птиц в сезоны с высокой гибелью гнёзд имеют достоверную правостороннюю асимметрию ( $A = 0,51-1,39$  у разных видов,  $P < 0,05$ ) (см. рис. 1, правый ряд). Исключением являются случаи, когда повторный пик размножения превышает первый, обычно основной, период массового гнездования птиц. Такая ситуация встречается в сезоны с очень большой гибелью гнёзд, приходящейся на время массового гнездования птиц. Пары, потерявшие первые кладки до середины периода насиживания, а в таком случае к ним относятся практически все птицы основного периода размножения, приступают к повторному гнездованию. С учётом птиц, еще не приступивших к размножению, повторный пик гнездового периода превышает первый пик откладки яиц. Обе кривые взаимно компенсируют друг друга и асимметрия в распределении данных не проявляется или является очень слабой и недостоверной. В то же время общий ход размножения птиц даёт на графике чёткую картину повторного размножения. Хороший пример такой ситуации, отмеченной в один из гнездовых сезонов, представляет размножение поручейника (см. рис. 1, правый ряд).

В целом среди всего многообразия случаев, связанных с особенностями гнездования околоводных и водоплавающих птиц, хорошо выделяются три основные ситуации: А – сезоны с отсутствием гибели или незначительным отходом кладок; Б – сезоны с однократной, но сильной гибелью кладок; В – сезоны с умеренной, но неоднократной гибелью кладок [8; 9; 13; 20]. Каждая из них характеризуется своеобразной формой кривой размножения птиц, отражающей особенности хода конкретного гнездового сезона. Такие особенности рассмотрены нами на примере модельных видов основных экологических групп птиц, осваивающих прибрежные экосистемы.

К основным группам прибрежных птиц относятся чайки и речные (благородные) утки. В ситуации, когда гибель гнёзд отсутствует или невысока, как уже нами отмечалось выше, ход размножения малой чайки, как колониального вида, имеет хорошо выраженный и достоверный эксцесс ( $E = 1,25$ ,  $P < 0,01$ ), а также правостороннюю асимметрию ( $A = 0,97$ ,  $P < 0,01$ ). Однако, основываясь на такой асимметрии, нельзя выделить повторные кладки, а форма кривой указывает на их отсутствие в такой ситуации. Соответственно, для широконоски её форма соответствует нормальному распределению (рис. 2, А).

Для следующей ситуации характерна однократная, но значительная в количественном выражении гибель гнёзд. У колониального вида хорошо выделяется повторный пик размножения, а распределение демонстрирует хорошо выраженную правостороннюю асимметрию ( $A = 1,15$ ,  $P < 0,01$ ). Выделение компенсационных кладок в такой ситуации не вызывает затруднений. В то же время у широконоски форма кривой хода размножения имеет более сложный вид и состоит из нескольких пиков, некоторые из которых являются неявными, а асимметрия – недостоверной. Основная причина этого, как уже указывалось выше, – небольшой размер выборки. В таких случаях выделение повторных кладок может быть затруднено. Однако, несомненно, что кладки, появившиеся после 14 июня, т. е. во второй половине гнездового сезона, можно смело идентифицировать, как повторные. Резкий всплеск репродуктивной активности хорошо увязывается с периодом массовой гибели гнёзд (см. рис. 2, Б).

Ситуация, характеризующаяся неоднократными случаями гибели гнёзд малой чайки на протяжении одного гнездового сезона, характеризуется сглаженной кривой с невыраженными пиками (см. рис. 2, В). Это обусловлено наложением друг на друга нескольких кривых, полученных в разных колониях и скрывающих дискретный ход размножения в них. В то же время она имеет хорошо выраженную правостороннюю асимметрию ( $A = 1,33$ ,  $P < 0,01$ ) и положительный эксцесс ( $E = 3,04$ ,  $P < 0,01$ ). Выделение повторных кладок возможно, но несколько затруднено. В такой же ситуации широконоски имеет очень сложную кривую формирования кладок с несколькими всплесками (пиками). Кривая хода размножения имеет хорошо выраженную положительную асимметрию ( $A = 0,78$ ,  $P < 0,05$ ) и отрицательный эксцесс ( $E = -1,26$ ,  $P < 0,05$ ). Выделение повторных кладок не представляет затруднений, но часть кладок, появившихся с 24 мая по 11 июня, можно отнести как к первому, так и ко второму пику размножения (см. рис. 2, В).

Виды следующей пары – кулик (азиатский бекасовидный веретенник) и нырковая утка (хохлатая чернеть) – в ситуации, характеризующейся отсутствием или незначительной долей погибших гнёзд, имеют нормальное распределение кривой хода размножения. Однако для хохлатой чернети это справедливо только в случае удаления двух поздних кладок, явно являющихся повторными (см. рис. 1, левый ряд; рис. 3, А). В случае их учёта распределе-

ние хода размножения у данного вида имеет хорошо выраженную правостороннюю асимметрию ( $A = 1,33, P < 0,05$ ) (рис. 3, А).

Вторая ситуация (однократная гибель, но с высокой долей погибших гнёзд) у азиатского бекасовидного веретенника, часто гнездящегося крупными группами (локальными агрегациями) [11; 19], однако не являющегося колониальным видом, характеризуется возможностью однозначного выделения повторных кладок по форме кривой размножения. Эта кривая имеет хорошо выраженную положительную асимметрию ( $A = 0,53, P < 0,05$ ) и отрицательный эксцесс ( $E = -0,69, P < 0,05$ ). То же характерно для хохлатой чернети, однако здесь ситуация более сложная, поскольку возникают затруднения в идентификации гнёзд, наблюдавшихся с 30 мая по 11 июня. Они могут быть отнесены как к первым, так и к повторным кладкам. Скорее всего, это указывает на присутствие некоторого количества повторных

кладок в небольшом намечающемся пике хода размножения. Форма кривой размножения имеет хорошо выраженную положительную асимметрию ( $A = 0,92, P < 0,05$ ) (см. рис. 3).

Последняя ситуация, характеризующаяся неоднократной гибелью гнёзд этих видов, позволяет однозначно выделить часть повторных кладок (наиболее поздних). У обоих видов регистрируется приблизительно одинаковая положительная асимметрия в сезонном ходе размножения: азиатский бекасовидный веретенник –  $A = 1,45, P < 0,01$ , хохлатая чернеть –  $A = 1,31, P < 0,05$ . Несомненно, оба вида в первом (основном) периоде размножения имеют некоторое количество повторных кладок, однозначно выделить которые не удаётся. Однако кладки, начатые у первого вида с 4 по 10 июня, а у второго – с 2 по 20 июня, явно в основном сформированы птицами, приступившими к гнездованию повторно (см. рис. 3, В).

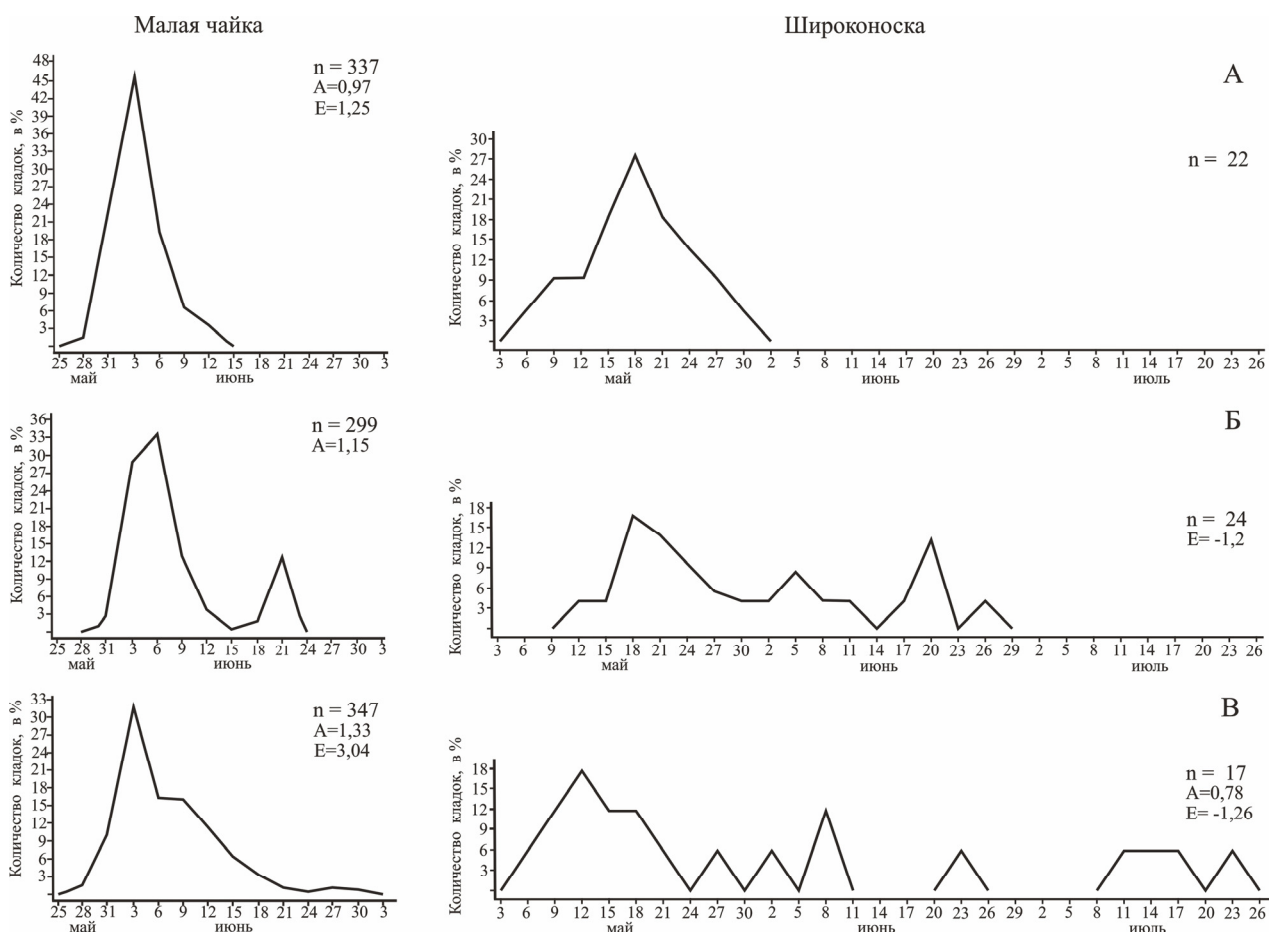


Рис. 2. Особенности хода размножения колониального (малая чайка *Larus minutus*) и неколониального (широконоска *Anas chrypeata*) видов птиц при различной интенсивности гибели кладок. А – отсутствие гибели или незначительный отход кладок; Б – однократная, но сильная гибель кладок; В – умеренная, но неоднократная гибель кладок. Показатели, используемые для характеристики общего хода размножения птиц, описаны в тексте

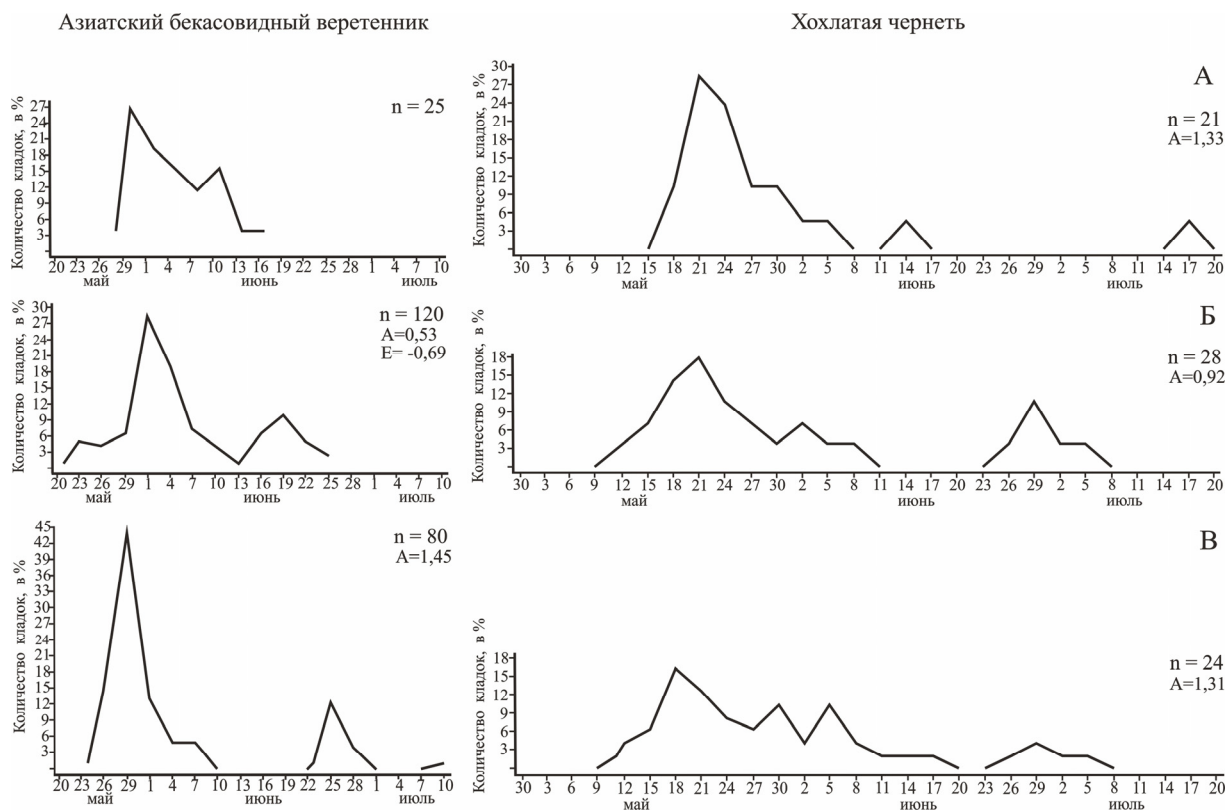


Рис. 3. Особенности хода размножения вида, обычно гнездящегося локальными группами (азиатский бекасовидный веретенник *Limnodromus semipalmatus*) и неколониального вида птиц (хохлатая чернеть *Aythya fuligula*) при различной интенсивности гибели кладок.

А – отсутствие гибели или незначительный отход кладок; Б – однократная, но сильная гибель кладок; В – умеренная, но неоднократная гибель кладок. Показатели, используемые для характеристики общего хода размножения птиц, описаны в тексте

### Обсуждение

Анализ собранных материалов однозначно указывает, что объем выборки по каждому виду в конкретный полный сезон размножения имеет большое значение для правильного выделения повторных кладок. Это означает, что исследования должны проводиться на протяжении всего гнездового сезона, так чтобы доля найденных повторных кладок отражала их истинное количество в природе. Необходимый размер выборки определяется количеством гнезд, находящихся под постоянным наблюдением и обеспечивающих правильное определение успешности размножения птиц, с учетом их распределения по основным типам местообитаний.

Публикаций, указывающих размер выборки, достаточный для правильного анализа собранных данных, очень мало. Фактически, только В. А. Паевский [22] в специальной работе по изучению успешности размножения воробьиных птиц показал достаточность для такого анализа данных по 20–22 гнездам. Наши специальные работы по многолетнему изучению

успешности размножения околотовных и водоплавающих птиц подтверждают возможность использования выборок такого объема. В ряде случаев приходится использовать и меньшие выборки, но не менее 17 гнезд.

Полноценный анализ особенностей сезонного размножения птиц требует использования значительно большего объема материала: для неколониальных видов птиц – 30 гнезд, колониальных – 100 гнезд. Чем сложнее среда обитания и выше разнообразие гнездовых биотопов, тем больше должен быть размер выборки, используемой для расчетов успешности гнездового периода. Однако определяющую роль имеют возможности физического контроля гнезд одним человеком, которые связаны исключительно с индивидуальными данными исследователя. Корректируются расчеты и общей численностью изучаемых видов птиц. Один исследователь может собрать необходимый для анализа материал только на участках массового гнездования птиц, которых в Восточной Сибири очень мало. Несомненно, полноценный материал можно получить только



большому коллективу исполнителей, что подчеркивает важность организации таких работ с привлечением большого количества добросовестных работников, находящихся под постоянным контролем.

Важной в организации таких исследований является и их длительность – не менее пяти лет. При большой продолжительности наблюдений удаётся выявить наиболее типичные ситуации, характерные для изучаемой местности, что исключает неверную интерпретацию полученных данных. Кроме того, многолетние наблюдения позволяют выявить редкие, но периодически повторяющиеся ситуации, имеющие заметную роль в динамике численности популяций птиц [12; 13]. Основой таких работ является использование современных апробированных методик, неоднократно применявшихся в практике многолетних исследований экологии размножения птиц [6–9; 13–17; 19–22; 26; 28; 29; 32–34; 36–38; 40; 41].

Связь формы кривой хода размножения птиц с показателем гибели гнёзд отражается её характерными изменениями, наблюдаемыми в случае неоднократной массовой гибели кладок через небольшие интервалы времени на протяжении сезона размножения. В таких случаях правый край распределения сильно увеличивается, и хорошо выделяются несколько характерных пиков хода яйцекладки, согласующихся по времени появления с периодами массовой гибели гнёзд [13; 20]. Высокая повторяемость этой формы кривой размножения у многих видов птиц, испытывающих воздействие одинаковых факторов приблизительно в один период, указывает на её неслучайность и обусловленность периодами гибели первых кладок.

Хорошо известно, что повторные кладки по величине меньше первых, что нередко проявляется даже у видов с ограниченной и детерминированной их величиной [8; 18; 19]. Однако этот показатель среди повторных кладок часто бывает существенно меньше, чем в первых и поздних гнёздах: утки – 2–5 яиц, лысуха – 2–4, кулики 1–3, чайки – 1 яйцо. Во время детального изучения экологии размножения белокрылой крачки с использованием цветного мечения нами выявлено, что средняя величина первых кладок составляет  $2,78 \pm 0,05$  яйца, повторных –  $2,56 \pm 0,06$  и третьих –  $1,47 \pm 0,16$  яйца ( $P < 0,05–0,001$ ,  $n = 312$ ) [8]. Тем не менее, данный признак не может являться основным при анализе хода сезона размножения птиц. Меньшую величину кладки имеют и молодые птицы, впервые приступающие к размножению, а

также взрослые особи, гнездящиеся позже в сезоне [21; 22]. Поэтому при выделении повторно размножающихся птиц величина кладки может быть только дополнительным косвенным признаком.

Признаком, указывающим на присутствие повторных кладок в конкретном гнездовом сезоне, является позднее и растянутое размножение птиц, сочетающееся с высокой гибелью гнёзд от различных факторов (не менее 15,0–20,0 %). В таких случаях косвенным признаком повторного размножения у птиц служит появление стай чаек и крачек, а также пар среди уток и куликов. Кроме того, у уток наблюдается всплеск половой активности селезней, выражающийся в массовом преследовании самцами отдельных самок (до 18 селезней, гонящих одну самку).

Кривая общего хода размножения птиц на протяжении сезона достоверно отличается от нормального распределения и легко выявляется её достоверная правосторонняя асимметрия. Конкретные повторные гнёзда достаточно легко выделяются на графиках динамики яйцекладки по количеству пиков позднего размножения, совпадающих с количеством случаев массовой гибели гнёзд на протяжении всего гнездового сезона у околводных и водоплавающих птиц. Присутствие временных интервалов (не менее 3–4 дней) между очередными пиками размножения, в которых не формируются новые кладки, всегда является важным признаком для выделения повторных кладок (см. рис. 1, 2, 3).

При наличии достоверной правосторонней асимметрии на графике хода размножения птиц, но имеющихся затруднениях в выявлении повторных кладок (пики повторного размножения выделяются плохо и между ними отсутствуют перерывы в размножении) можно использовать статистическую обработку материала. Поскольку для всех видов птиц при отсутствии повторных кладок характерно нормальное распределение общего хода размножения (у колониальных видов птиц иногда могут наблюдаться достоверный эксцесс и недостоверная правосторонняя асимметрия), на графиках динамики яйцекладки отсекается наиболее чёткая часть первого пика размножения.

Далее к этому пику последовательно присоединяются последующие кладки, появившиеся в интервалы времени, положенные в основу графика (для многочисленных видов дни, а для малочисленных триады) до тех пор, пока распределение не станет отличаться от нор-

мального. Необходимо отметить нежелательность использования в качестве анализируемого интервала времени пентаду. Графики, построенные по пентадам, сильно искажают кривые хода размножения птиц, что часто делает дальнейший их анализ невозможным. Все кладки, находящиеся правее этой точки, считаются (и фактически являются) повторными. В таких случаях новое распределение часто будет иметь достоверную, но очень небольшую правостороннюю асимметрию (это зависит только от объёма используемой для расчётов выборки).

Выделение при расчёте успешности размножения птиц повторных кладок, особенно при большом количестве последних, значительно уточняет данный показатель. Необходимо иметь в виду, что оценки общей успешности размножения птиц нередко оказываются сильно заниженными, если повторные кладки не выделяются из общего количества гнёзд, используемого для расчёта. В таком случае фактически происходит завышение численности гнездящихся пар, так как за их количество принимается общее число гнёзд, находящихся на контроле. В действительности же повторная кладка замещает погибшую у одной и той же пары размножающихся птиц, т. е. при неиз-

менном числе гнездящихся пар наблюдается повышенное количество кладок, в среднем приходящихся на одну размножающуюся пару или самку. Это увеличивает энергетические затраты птиц на размножение, но повышает его эффективность (табл. 2). Именно в этом заключается основное значение повторного размножения птиц, как физиологической и экологической адаптации.

Необходимо иметь в виду, что в любом из вышеперечисленных случаев выделение повторных кладок не будет абсолютно точным. Однако подавляющее количество поздних гнёзд будет относиться именно к замещающим кладкам, что было доказано нами в ходе специальных работ по изучению экологии околоводных и водоплавающих птиц [8; 9; 13; 14; 16; 17; 19; 20]. В некоторых случаях такие работы проводились на ограниченной по площади, но очень продуктивной территории (устье р. Иркут), что привлекало на эти участки для гнездования большое количество птиц разных видов. Незначительные перемещения для повторного гнездования позволяли точно выяснять количество птиц, вновь приступивших к размножению, следовательно, правильно рассчитывать общую успешность их размножения (см. табл. 2).

Таблица 2  
Общая успешность размножения широконоски *Anas chyreata* в Прибайкалье (1973–1977, 1983–1987 гг.)

Год	Кол-во отложенных яиц	Успешность вылупления, %			Успешность выращивания, %		Успешность размножения, %		
		рассчитанная обычным способом*	рассчитанная комбинированным способом**		рассчитанная обычным способом*	рассчитанная комбинированным способом**	рассчитанная обычным способом*	рассчитанная комбинированным способом**	
			без учёта повторных кладок	с учётом повторных кладок				без учёта повторных кладок	с учётом повторных кладок
Дельта р. Селенги									
1973	150	16,7±3,1	6,9±0,6	10,8±0,8	84,2±8,0	85,4±0,8	14,7±2,9	5,3±0,7	9,2±0,7
1974	224	43,8±3,3	39,9±0,7	42,7±0,6	92,3±2,7	92,9±0,6	40,4±3,3	31,9±0,6	39,7±0,5
1975	162	63,0±3,8	48,0±0,8	61,5±0,8	80,4±3,9	79,0±0,6	50,6±3,9	37,9±0,7	48,6±0,7
1976	204	42,2±3,5	29,1±0,7	40,4±0,7	88,4±3,5	88,1±0,5	37,3±3,4	25,6±0,6	35,6±0,7
1977	196	64,1±3,4	48,4±0,7	56,7±0,7	91,6±2,6	92,0±0,4	58,7±3,5	46,1±0,6	52,2±0,7
<b>Всего</b>	<b>936</b>	<b>46,0±1,6</b>	<b>34,5±0,3</b>	<b>42,4±0,3</b>	<b>87,4±1,1</b>	<b>87,5±0,3</b>	<b>40,3±1,6</b>	<b>29,4±0,3</b>	<b>37,3±0,3</b>
Устье р. Иркут									
1983	198	67,7±3,3	27,4±0,9	40,1±1,0	69,4±4,0	69,6±0,6	47,0±3,6	19,0±0,7	27,9±0,7
1984	448	81,5±1,8	39,4±0,7	76,3±0,7	50,1±2,6	51,2±0,4	40,9±2,3	20,2±0,4	39,1±0,5
1985	345	63,5±2,6	14,7±0,6	63,5±0,9	84,9±2,4	84,9±0,4	53,9±2,7	12,5±0,5	53,9±0,8
1986	515	82,3±1,7	53,2±0,6	60,6±0,6	72,9±2,2	73,6±0,3	60,0±2,2	39,2±0,5	44,3±0,5
1987	275	70,2±2,8	30,6±0,8	91,1±0,5	87,1±2,4	87,1±0,4	61,1±2,9	26,6±0,7	79,3±0,6
<b>Всего</b>	<b>1781</b>	<b>75,0±2,2</b>	<b>35,9±0,7</b>	<b>67,5±0,7</b>	<b>71,3±2,6</b>	<b>71,8±0,4</b>	<b>52,7±2,6</b>	<b>25,1±0,5</b>	<b>48,4±0,6</b>

Примечание: \*Расчёт по доле успешных кладок (яиц) или выводков (птенцов) от числа всех найденных и находящихся на постоянном контроле.

\*\*Метод, предложенный Н. Ф. Мауфилд [36] и впоследствии модифицированный В. А. Паевским [22]

Анализ собранного материала показывает, что включение в расчёты оценок успешности размножения конкретных популяций околоводных и водоплавающих птиц доли повторных кладок значительно уточняет данный показатель их воспроизводства (см. табл. 2). Следовательно, несмотря на большие трудозатраты, такой подход является наиболее эффективным, поскольку позволяет получать истинные или очень близкие к ним значения основных параметров наиболее важных популяционных показателей успешности размножения птиц.

### Выводы

1. Основным подходом для выделения повторных кладок являются долговременные исследования птиц с использованием современных методик и подходов.

2. Эффективное выделение повторных кладок требует работы с большими размерами выборок и является очень трудоёмким процессом.

3. Значительные трудозатраты, связанные с исследованиями общей успешности размножения птиц на основе выделения повторных (компенсационных) кладок, полностью оправдываются заметно более высокой точностью расчётных популяционных показателей.

*Благодарности.* Автор выражает искреннюю признательность за неоценимую помощь во время сбора полевого материала сотрудникам Селенгинского зоологического отряда НИИБиологии при Иркутском госуниверситете А. В. Шинкаренко, В. А. Подковырову и В. Е. Журавлёву, студентам факультета охотоведения Иркутского сельскохозяйственного института и Иркутского государственного университета Н. И. Мельниковой, Н. М. Клименко, С. И. Лысикову, С. Г. Коневину, С. К. Захарову, В. В. Пронкевич, И. И. Щербакову, А. И. Щербакову, А. И. Таничеву и В. А. Жарову и другим студентам, внёсшим посильный вклад в выполнение данной работы, а также школьникам Областной станции юных натуралистов.

### Литература

1. Белопольский Л. О. Сроки начала яйцекладки у морских птиц и определяющие их факторы / Л. О. Белопольский // Зоол. журн. – 1956. – Т. 35, № 10. – С. 1522–1534.  
2. Виксне Я. А. Связь с гнездовой территорией, расселение молодых птиц и формирование новых колоний у озёрной чайки (*Larus ridibundus* L.) / Я. А. Виксне // Миграции животных. – М. : Наука, 1968. – Вып. 5. – С. 115–127.

3. Дегтярев А. Г. Материалы по биологии некоторых водно-болотных птиц бассейна среднего течения реки Лены / А. Г. Дегтярев, Г. П. Ларионов // Водно-болотные виды птиц долины средней Лены. – Якутск : Изд-во Якутск. фил. СО АН СССР, 1978. – С. 53–84.

4. Животовский Л. А. Популяционная биометрия / Л. А. Животовский. – М. : Наука, 1991. – 271 с.

5. Закс Л. Статистическое оценивание / Л. Закс. – М. : Статистика, 1976. – 598 с.

6. Коузов С. А. Постройка хохлатой чернышью *Aythya fuligula* высоких гнёзд в подтапливаемой зоне островов у Кургальского полуострова и в плавнях Невской губы как адаптация к колебаниям уровня воды / С. А. Коузов, А. В. Кравчук // Рус. орнитол. журн. Экспресс-вып., 2011. – Т. 20, № 625. – С. 101–109.

7. Материалы по экологии серой цапли в дельте реки Селенги / Ю. И. Мельников [и др.] // Климат, экология, сельское хозяйство Евразии. – Иркутск : Изд-во ИрГСХА, 2009. – С. 204–212.

8. Мельников Ю. И. Экология белокрылой крачки Восточной Сибири / Ю. И. Мельников // Экология птиц Восточной Сибири. – Иркутск : Изд-во ИГУ, 1977. – С. 59–92.

9. Мельников Ю. И. О некоторых адаптациях прибрежных птиц / Ю. И. Мельников // Экология. – 1982. – № 2. – С. 64–70.

10. Мельников Ю. И. Возможные пути эволюции синхронизации размножения колониальных птиц / Ю. И. Мельников // Современные проблемы изучения колониальности у птиц. – Симферополь ; Мелитополь : Изд-во «Сонат», 1990. – С. 42–45.

11. Мельников Ю. И. Гнездовые скопления не колониальных видов птиц и основные закономерности их формирования / Ю. И. Мельников // Охрана и рациональное использование животных и растительных ресурсов. – Иркутск : Изд-во ИрГСХА, 2000. – С. 249–259.

12. Мельников Ю. И. Синхронизация размножения и её роль в эволюции колониальности у птиц / Ю. И. Мельников // Биологическая наука и образование в педагогических вузах. – Новосибирск : Изд-во НГПИ, 2003. – Вып. 3. – С. 105–112.

13. Мельников Ю. И. Популяционный гомеостаз в репродуктивный период (на примере околоводных и водоплавающих птиц) / Ю. И. Мельников // Развитие орнитологии в Северной Евразии : тр. XII междунар. орнитол. конф. – Ставрополь : Изд-во СГУ, 2006. – С. 316–334.

14. Мельников Ю. И. Адаптации прибрежных птиц к гнездованию на высокопойменных лугах Прибайкалья / Ю. И. Мельников // Структура, функционирование и охрана природной среды. – Улан-Удэ : Изд-во БурГУ, 2007. – Ч. 2. – С. 68–73.

15. Мельников Ю. И. Колониальность у птиц: проблемы, подходы, практика / Ю. И. Мельников // Вісник Запорізького національного університету. Біологічні науки. – Запоріжжя : Запорізький націонал. ун-т, 2008. – № 1. – С. 152–162.

16. Мельников Ю. И. Успешность размножения куликов в условиях интенсивного антропогенного воздействия / Ю. И. Мельников // Достижения в изучении куликов Северной Евразии. – Мичуринск : Изд-во МГПИ, 2008. – С. 94–103.
17. Мельников Ю. И. Динамика климата и многолетняя изменчивость успешности размножения водоплавающих птиц в дельте р. Селенги / Ю. И. Мельников // Климат, экология, сельское хозяйство Евразии. – Иркутск : Изд-во ИрГСХА, 2009. – С. 149–165.
18. Мельников Ю. И. Сезонные и межгодовые вариации величины кладки азиатского бекасовидного веретенника / Ю. И. Мельников // Изв. Иркут. гос. ун-та. Сер. Биология. Экология. – 2010. – Т. 3, № 3. – С. 33–44.
19. Мельников Ю. И. Структура ареала и экология азиатского бекасовидного веретенника *Limnodromus semipalmatus* (Blyth, 1848) / Ю. И. Мельников. – Иркутск : НЦРВХ СО РАН, 2010. – 284 с.
20. Мельников Ю. И. Повторное (компенсационное) размножение и популяционный гомеостаз (на примере околородных и водоплавающих птиц) / Ю. И. Мельников // Современные проблемы эволюции : Любимцевские чтения – 2011. – Ульяновск : Изд-во УлГПУ, 2011. – С. 383–391.
21. Михантьев А. И. Экологические основы прогнозирования продуктивности и численности уток / А. И. Михантьев, М. А. Селиванова // Казарка, 2009. – Т. 12, вып. 1. – С. 47–67.
22. Паевский В. А. Демография птиц / В. А. Паевский. – Л. : Наука, 1985. – 285 с.
23. Плохинский Н. А. Биометрия / Н. А. Плохинский. – М. : Изд-во МГУ, 1970. – 367 с.
24. Терентьев П. В. Практикум по биометрии / П. В. Терентьев, Н. С. Ростова. – Л. : Изд-во ЛГУ, 1977. – 152 с.
25. Урбах В. Ю. Биометрические методы / В. Ю. Урбах. – М. : Наука, 1964. – 415 с.
26. Balen H. van. Over de voortplanting van de grutto *Limosa limosa* (L.) / H. van Balen // Ardea, 1959. – Vol. 47. – S. 76–86.
27. Beintema A. J. Meadow birds as indicators / A. J. Beintema // Environmental Monitoring and Assessment. – 1983. – Vol. 3. – P. 391–398.
28. Beintema A. J. Nesting success of birds breeding in Dutch agricultural grasslands / A. J. Beintema, G. J. D. M. Müskens // J. of Applied Ecology. – 1987. – Vol. 24. – P. 743–758.
29. Beintema A. J. A shift in the timing of breeding in meadow birds / A. J. Beintema, R. J. Beintema-Hietbrink, G. J. D. M. Müskens // Ardea. – 1985. – Vol. 73. – P. 83–89.
30. Breeding terms and productivity of waterfowl in the Ryazan Region / V. P. Ivanchev [et al.] // Study of the Status and Trends of Migratory Bird Populations in Russia (Fourth issue). OMPPO Special Publication. – St. Petersburg : World & Family, 2002. – P. 101–111.
31. Buckley P. A. Lateblooming Terns / P. A. Buckley, F. G. Buckley // Natur. Hist. – 1976. – Vol. 85, N 4. – P. 46–55.
32. Burger J. Determinants of nest repair in Laughing Gulls / J. Burger // Anim. Behav. – 1978. – Vol. 26, N 8. – P. 856–861.
33. Hudec K. Der Einfluss der Schwankungen des Wasserspiegels auf die Nester der Wasservogel / K. Hudec // Folia Zool. – 1979. – Vol. 28, N 8. – S. 269–282.
34. Klomp H. Over de achteruitgang van de kievit, *Vanellus vanellus* (L.), in Nederland en gegevens over het eilegmechanisme en het eiproduktie-vermogen / H. Klomp // Ardea. – 1951. – Vol. 39. – S. 143–182.
35. Läbbitte A. Une visite a la heroniere di gloirmaris (Pas-de-calais) 13 Mai / A. Läbbitte // Oiseaux. – 1934. – N 4. – S. 18–20.
36. Mayfield H. F. Nesting success calculated from exposure / H. F. Mayfield // Wilson Bulletin. – 1961. – Vol. 73, N 2. – P. 255–261.
37. Mägi E. Järelkurn ja munemisoime kalakajakal / E. Mägi // Ornithol. Kogumik. – 1978. – N 9. – S. 81–107.
38. Parsons J. Seasonal variation in the breeding success of the Herring Gull: an experimental approach to pre-fledging success / J. Parsons // J. Anim. Ecol. – 1975. – Vol. 44, N 2. – P. 553–573.
39. Sachs L. Applied statistics / L. Sachs. – N. Y. : Springer, 1982. – 707 p.
40. Vermeer K. Comparison of the breeding of Canada and Snow Geese at Westham Island, British Columbia / K. Vermeer, B. Davies // Wildfowl. – 1978. – Vol. 29. – P. 31–43.
41. Westershov K. Method for determining the age of game birds eggs / K. Westershov // J. Wildlife Management. – 1950. – Vol. 14, N 1. – P. 56–57.

## Compensatory reproduction of shore birds and waterfowl: allocation of the repeat clutches based on the field materials

Yu. I. Mel'nikov

Baikal Museum ISC SB RAS, Listvyanka

**Abstract.** On the basis of long-term researches (1968–2000) of reproduction of shorebirds and a waterfowl of Pribaikalye features of their nesting in conditions of a mountain – inundated water mode are considered. Its characteristic differences are brief, but high spring level waters and some summer flash floods (from 2 up to 7), sometimes looking like catastrophic flooding. Besides for many areas of Pribaikalye high number of ground and feathery predators, and also a high level of anthropogenous influences is characteristic. In result on the most productive water-

marsh ecosystems it is marked very high (up to 70,0 % and more) loss of nests. In such conditions, a basis of maintenance of a necessary level of reproduction of coastal birds frequently is repeated (compensatory) their nesting. During too time, till now there are no techniques of allocation repeated clutches from total amount of nests. In this work features of allocation such clutches, controllable up to loss of a nest or hatch nestlings are considered. New methods of processing of the collected material, providing more correct calculation of success of reproduction of birds are offered.

**Key words:** shore birds and a waterfowl, loss of nests, repeated reproduction, allocation of compensatory clutches.

*Мельников Юрий Иванович*  
*Байкальский музей Иркутского научного центра*  
*СО РАН*  
*664520, Иркутская область, пос. Листвянка,*  
*ул. Академическая, 1,*  
*кандидат биологических наук, руководитель группы*  
*наземных экспозиций*  
*тел. (3952)25-05-51*  
*E-mail: yumel48@mail.ru*

*Mel'nikov Yuriy Ivanovitch*  
*Baikal Museum ISC SB RAS*  
*1 Akademicheskaya St., Listvyanka settl., Irkutsk region,*  
*664520*  
*Ph. D. of Biology, Head of Group of Terrestrial*  
*Expositions*  
*phone: (3952)25-05-51*  
*E-mail: yumel48@mail.ru*