



УДК 598.2:061.62(571.5)

DOI <https://doi.org/10.26516/2073-3372.2020.33.3>

Колониальные виды птиц семейства Laridae (Ржанкообразные Charadriiformes): синхронизация размножения и определение её уровня

Ю. И. Мельников

Байкальский музей ИИЦ СО РАН, пос. Листвянка, Россия

E-mail: yumel48@mail.ru

Аннотация. На основе данных многолетних исследований (1972–2018 гг.) биологии, экологии и поведения колониальных видов чайковых птиц подробно проанализированы особенности специфического феномена колонии – высокой синхронизации размножения. Обсуждается выраженная вариативность этого признака, обусловленная величиной колоний, выявлены факторы, определяющие степень синхронизации размножения птиц в колониях разной величины. На их основе разработан и предложен для использования специальный индекс, позволяющий оценивать уровень синхронизации размножения птиц в колониях, гнездовых скоплениях и агрегациях. Обсуждаются перспективы использования индекса в качестве действенного критерия для разделения колониальных и неколониальных видов птиц.

Ключевые слова: колониальные птицы, размер колоний, синхронизация размножения, индекс синхронизации.

Для цитирования: Мельников Ю. И. Колониальные виды птиц семейства Laridae (Ржанкообразные Charadriiformes): синхронизация размножения и определение её уровня // Известия Иркутского государственного университета. Серия Биология. Экология. 2020. Т. 33. С. 3–25. <https://doi.org/10.26516/2073-3372.2020.33.3>

Введение

Специальные длительные исследования нескольких видов чайковых, принадлежность которых к колониальным птицам не вызывает сомнения, позволили выделить комплекс признаков, характерных для колоний этой группы видов: высокую плотность гнездования, синхронизацию размножения и агрессивные защитные реакции [Белопольский, 1957; Модестов, 1967; Зубакин, 1975; Панов, 1983; Мельников, 1990; 2008a; Харитонов, 2006; Darling, 1938; Emlen, Demong, 1975; Nisbet, 1975; Brown, Brown, 2001; и др.]. При этом почти все вышеперечисленные авторы не считают принципиально важным присутствие в колонии всех этих признаков одновременно, отдавая явное предпочтение высокой плотности гнездования птиц – она считается наиболее значимым признаком колонии. Автором, однако, было показано, что данный признак характерен и для других социо-демографических группировок птиц – агрегаций, локальных агрегаций, полукolonий, птичьих базаров [Мельников, 2000; 2003; 2008a]. В той или иной степени для всех

плотных группировок птиц характерны и защитные реакции – от наземных отвлекающих демонстраций до агрессивных реакций, заканчивающихся ударом противника клювом, крылом, лапой или обрызгиванием его помётом [Мельников, 2008а; 2014].

Между тем признаком, свойственным только колониальным видам, является высокая синхронизация размножения птиц в колонии. В наиболее яркой форме она проявляется в относительно небольших колониях. В крупных колониях, как правило, формирующихся из множества мелких, этот признак часто завуалирован из-за существенных различий в сроках формирования последних. В результате синхронизация общего цикла размножения колонии не выявляется или выделяется только для отдельных, относительно изолированных в пространстве от основной колонии структурных её единиц – субколоний. Именно поэтому специальное изучение синхронизации размножения проводилось на немногих видах и до сих пор является плохо изученным феноменом колонии птиц. Между тем в ряде работ специально подчеркивается очень высокая значимость этого признака колонии [Мельников, 1990; 2003; 2008а; 2013б; 2014; 2019; Darling, 1938; Emlen, Demong, 1975; Nisbet, 1975 и др.]. Детальное его изучение сильно сдерживается отсутствием чётких критериев, позволяющих выделить и оценить синхронизацию размножения в колониях птиц. В связи с этим нами предприняты специальные работы по её изучению и разработан индекс, позволяющий количественно оценить уровень синхронизации размножения в колониях или в любых плотных скоплениях птиц. Результаты исследований изложены в данной работе.

Материалы и методы

Полевые наблюдения, результаты которых стали основой работы, выполнены в 1972–1985 гг. в дельте р. Селенги (оз. Байкал), подробно описанной в нескольких публикациях [Мельников, 1988; 2011б; 2016], отличающейся очень высокой продуктивностью и сравнительно небольшой площадью (1120 км²). Практически все виды чаек, за исключением белокрылой крачки *Chlidonias leucopterus*, используют для гнездования примерно 600 км² из общей площади дельты [Мельников, 1988]. Относительно небольшой размер дельты Селенги позволяет отслеживать особенности распределения колоний всех видов птиц по её территории и определять факторы, ответственные за изменения их пространственной структуры. Нами прослежены изменения пространственной структуры чайковых птиц на протяжении полного 11-летнего гидрологического цикла (1972–1982 гг.), выделяющегося из общего числа прослеженных циклов максимальными параметрами обводнения и обсыхания территории [Мельников, 1988]. Мы не приводим подробной физико-географической характеристики дельты р. Селенги, детально рассмотренной в нескольких специальных публикациях [Скрябин, 1975; Мельников, 1988; Иметхенов, 1994; Птицы дельты Селенги ... , 2001], однако укажем на несколько факторов, важных для понимания сути изучаемой проблемы.

Для р. Селенги характерен горно-пойменный водный режим [Мельников, 2018], наиболее полно характеризующийся высоким, но кратковременным весенним половодьем и несколькими (от 2 до 7) ежегодными летними паводками, обусловленными таянием снежников в горах, а также обложными (3–4 дня) либо ливневыми (за несколько часов выпадает месячная и более норма осадков) дождями [Мельников, 1977; 1981б; 1988; Иметхенов, 1994; Mel'nikov, 1983]. Кроме того, прилегающая к Байкалу кромка дельты и крупные озёра постоянно испытывают воздействие сгонно-нагонных колебаний уровня, обусловленных очень сильными, иногда достигающими ураганной силы, ветрами [Фиалков, 1983; Мельников, 1988; 2016; 2018; Mel'nikov, 1983]. Колебания уровня воды – ведущий лимитирующий фактор, во многом определяющий распределение и успешность размножения прибрежных птиц в дельте р. Селенги. Его общее влияние на гнездовые параметры птиц определяется и тем, что даже кратковременное (1,5–2,0 ч) затопление кладок очень холодными паводковыми водами чаще всего приводит к их гибели в результате переохладения. К тому же птицы в большинстве случаев прекращают насиживание даже частично подтопленных кладок.

Необходимо отметить, что практически все виды околородных и водоплавающих птиц не испытывают здесь дефицита пригодной для устройства гнёзд территории и выбор гнездовых участков, по сути, ничем не ограничен. В то же время плотность гнездования околородных и водоплавающих птиц очень высока и соответствует лучшим водно-болотным экосистемам Восточной Сибири.

Это обстоятельство обуславливает высокую численность в дельте Селенги хищников, как пернатых (восточный болотный лунь *Circus spilonotus*, орлан-белохвост *Haliaeetus albicilla*, сапсан *Falco peregrinus*), так и наземных (лисица обыкновенная *Vulpes vulpes*, барсук азиатский *Meles leucurus*, колонок *Colonocus sibiricus*), а также факультативных хищников, прежде всего крупных чаек (монгольской *Larus (vegae) mongolicus* и сизой *Larus canus*), ворона *Corvus corax*, восточной чёрной вороны *Corvus corone orientalis* и сороки *Pica pica*, часть из которых в этих условиях перешла на питание яйцами и птенцами околородных птиц [Мельников, 2008б].

Большое влияние на успешность размножения околородных и водоплавающих птиц оказывают и антропогенные факторы (сенокосение, выпас скота и присутствие пастушеских собак, весеннее выжигание растительности, распашка и высокая рекреационная нагрузка), ведущие к гибели части гнёзд. Воздействие каждого из этих факторов относительно невелико, но суммарные потери гнёзд в среднем составляют 20,0 %. Уровень влияния этих факторов существенно меняется по годам, но в сезоны с большой гибелью гнёзд от подтопления такие потери могут приводить к резкому снижению общей успешности размножения птиц – до 9,0–32,0 % (от общего количества отложенных яиц) [Мельников, 2006; 2019]. В связи с этим их воздействие следует признать достаточно существенным и принимать специальные меры по регулированию хозяйственной деятельности в местах массового гнездования птиц.

За время работ нами собраны материалы по синхронизации размножения восьми видов чайковых птиц в 269 колониях (табл. 1). В контрольных колониях, расположенных на ключевом участке в центральной части дельты р. Селенги (около 100 км²), охватывающем всё разнообразие местообитаний территории, гнёзда метились пронумерованными колышками, которые устанавливались немного в стороне от гнезда, но с наклоном в его сторону. Яйца метились несмываемой краской (КЦ-52) полосками на остром конце яйца, число полосок соответствовало порядку их откладки, определённому флотационным методом [Онно, 1975; Westerskov, 1950; Шинкаренко, 1983; Мельников, 2013а]. С использованием этого же метода определялись даты откладки яиц и начало формирования кладки, что позволяло достаточно точно восстановить сроки формирования каждой изученной колонии. Контроль гнёзд проводился через 2 дня, как исключение в периоды ненастной погоды через 3–4 дня, вплоть до конкретного финального состояния: гибели кладки по различным причинам либо вылупления и выращивания птенцов. Повторные (компенсационные) кладки, типичные для птиц дельты р. Селенги, легко обнаруживались во время контрольных осмотров гнёзд, находящихся под постоянным наблюдением. В периоды резких изменений экологической ситуации (повышение уровня воды), приводящих к массовой гибели кладок за короткий период, проводилось дополнительное обследование территории, не залитой водой. Обнаружение новых колоний или поздних кладок не вызывало затруднений, поскольку при высокой интенсивности работ они легко регистрируются визуально.

Таблица 1

Характеристика объёма наблюдений (1972–1985 гг.), использованных для определения уровня синхронизации размножения в колониях чайковых птиц в дельте р. Селенги

| № п/п | Вид | Кол-во колоний | № п/п | Вид | Кол-во колоний |
|-------|--|----------------|-------|--|----------------|
| 1 | Малая чайка <i>Larus minutus</i> | 41 | 5 | Белокрылая крачка <i>Chlidonias leucopterus</i> | 34 |
| 2 | Озёрная чайка <i>Larus ridibundus</i> | 26 | 6 | Белощёкая крачка <i>Chlidonias hybrida</i> | 18 |
| 3 | Монгольская чайка <i>Larus mongolicus (vegae)</i> | 42 | 7 | Речная крачка <i>Sterna hirundo</i> | 28 |
| 4 | Сизая чайка <i>Larus canus</i> | 41 | 8 | Чеграва <i>Hydroprogne caspia</i> | 39 |

Ход размножения птиц анализировался на графиках, в основу построения которых положена дата откладки первого яйца в каждой конкретной кладке колонии. На таких графиках суммировались либо фактическое количество найденных гнёзд (в достаточно больших колониях) либо доля гнёзд, объединённых по триадам и найденных в конкретные периоды наблюдений (для выяснения общей продолжительности всего гнездового периода) у малочисленных видов птиц. Эта проблема не столь проста, как выглядит, и все используемые до настоящего времени методы дают существенные ошибки, либо такое выделение в определённой степени субъективно и определяется

предпочтениями конкретного исследователя. Наибольшие сложности возникают при выделении периодов массового гнездования птиц и обусловлены прежде всего тем, что в ходе размножения птиц нередко выделяется несколько пиков, формирующих полимодальные распределения. Затруднения возникают и при выделении периода массового гнездования в колониях с большим числом повторных (компенсационных) кладок. Такие распределения гнездового периода нередко выглядят как разные циклы размножения. Эта же картина наблюдается при ярко выраженной асимметрии распределений хода размножения птиц. Формализованный подход, когда в начале и конце сезона размножения убираются по 25,0 % кладок, столь же существенно искажает результаты. В колониях с высокой синхронизацией яйцекладки в таких случаях искусственно сокращается период массового размножения. Решение этой проблемы возможно на основе формализованного графического метода, предложенного Ю. Э. Кескпайк [1989] и использованного в нашей работе.

Анализ материалов проведён с использованием стандартных статистических методов [Плохинский, 1970; Закс, 1976]. При оценке формы распределения кривых, характеризующих ход размножения птиц в колониях, использовались коэффициенты асимметрии (А) и эксцесса (Е). В данном случае мы применяли алгоритмы расчёта этих показателей, предложенные Н. А. Плохинским [1970] и основанные на центральных моментах распределений 3-го и 4-го порядков, поскольку визуальный анализ графиков и рассчитанные показатели данных параметров хорошо согласуются друг с другом. Нормальность распределения кладок по срокам формирования в колониях или в ходе всего гнездового сезона устанавливалась на основе критерия согласия Колмогорова – Смирнова, который успешно обнаруживает отклонения от нормального распределения при малых объёмах выборок. Считается, что он также хорошо выявляет отклонения от нормального закона различных форм распределений [Закс, 1976]. В то же время обработка наших материалов показала, что данный критерий не позволяет выделять относительно небольшие, но достоверные отклонения от нормального закона распределения, связанные с проявлениями эксцесса. Поэтому при анализе хода размножения птиц (яйцекладка, вылупление птенцов и приобретение способности к полёту) в колониях лучше использовать непараметрические методы статистического анализа.

Результаты

Многолетние работы и анализ собранных материалов показывают, что динамика яйцекладки в колониях и в плотных группировках неколониальных видов птиц хорошо различается. У колониальных птиц хорошо выражен положительный эксцесс – сезонный ход размножения имеет островершинное распределение. Поэтому даже относительно небольшие отклонения формы его распределения от нормального, типичного для неколониальных видов, дают хотя и относительно небольшие, но достоверные значения эксцесса и асимметрии. Очень хорошо эксцесс выражен в небольших колониях,

отличающихся очень высокой степенью синхронизации размножения, – основная часть птиц приступает к откладке яиц за 2–3 и редко 4 дня [Мельников, 2012а; 2012б]. Достоверность этого показателя в таких случаях очень низкая. Специфика этого параметра заключается в том, что для получения достоверных отличий от нормального или других типов распределений необходимо использовать очень большие выборки ($n = 100$ и более) [Плохинский, 1970; Закс, 1976; Терентьев, Ростова, 1977]. Однако эксцесс, хорошо отражающий ход размножения птиц в колониях, лучше всего выражен в небольших (до 30–50 гнёзд) колониях. В данном случае надо иметь в виду, что даже малая колония является самостоятельной репродуктивной единицей и, следовательно, совокупностью, допускающей отдельную обработку и оценку её параметров.

Формы кривых хода яйцекладки у всех видов чайковых птиц чрезвычайно разнообразны, особенно в небольших колониях (рис. 1). Однако просматривается общая тенденция к преимущественному формированию колоний с положительным эксцессом, особенно при их небольших размерах. При этом положительная асимметрия заметно возрастает по мере увеличения размеров колоний. Причина этого – высокая гибель кладок по различным причинам и появление значительного числа повторных (компенсационных) кладок. В результате окончание яйцекладки сдвигается на более поздние сроки, что растягивает, иногда очень сильно, правый край распределения.

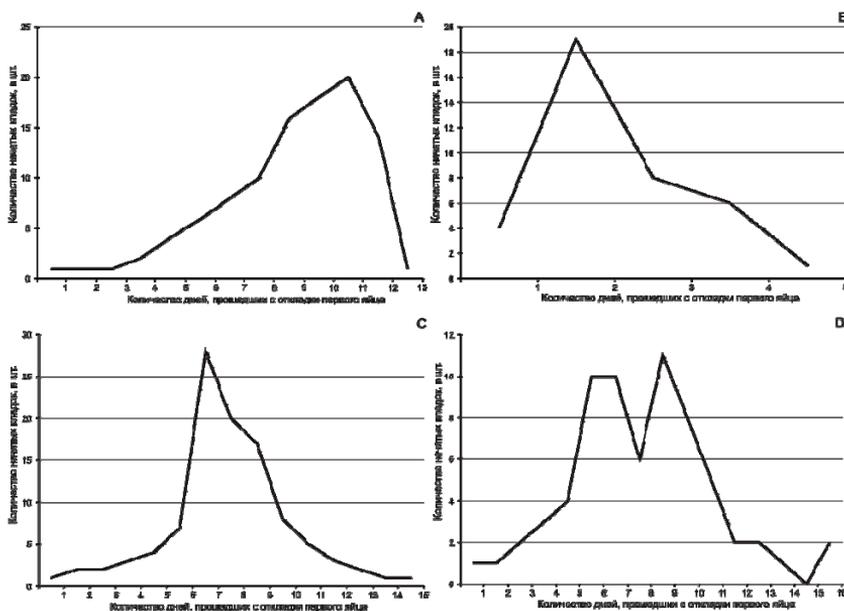


Рис. 1. Основные типы распределения гнезд в колониях чайковых птиц в период яйцекладки. А – правосторонняя отрицательная асимметрия; Б – левосторонняя положительная асимметрия; С – положительный островершинный эксцесс; Д – отрицательный (двумодальное распределение) эксцесс.

В то же время анализ основных параметров распределений хода яйцекладки в колониях различных видов чайковых птиц очень чётко показывает, что для всех их видов наиболее характерен положительный эксцесс (островершинное распределение) (см. рис. 1, табл. 2). Частота его проявления заметно снижается только в случаях появления в отдельных колониях хорошо выраженной асимметрии. Но даже в таких ситуациях нередко проявляются обе тенденции – островершинное распределение (положительный эксцесс) и преимущественно положительная (левосторонняя) асимметрия (см. табл. 2). Проявление асимметрии распределений хода размножения птиц во многом определяется величиной гибели кладок у конкретного вида. Признак наиболее выражен у видов, для которых характерна высокая частота гибели и, соответственно, заметная доля повторных (компенсационных) кладок. В нашем случае это виды, использующие для гнездования наиболее нестабильные местообитания, часто страдающие от сильных подтоплений (малая и озёрная чайки, белокрылая крачка и чеграва) [Мельников, 1977; 1988; Mel'nikov, 1983]. Именно для них наиболее характерны одновременные проявления положительного эксцесса и асимметрии (см. табл. 2).

Таблица 2

Соотношение форм распределений хода яйцекладки у разных видов чайковых птиц в дельте р. Селенги

| Вид | Число колоний | Форма распределения, % | | | | |
|-------------------|---------------|------------------------|---------------|---------------|---------------|----------------------|
| | | Асимметрия | | Эксцесс | | Асимметрия + эксцесс |
| | | положительная | отрицательная | положительный | отрицательный | |
| Малая чайка | 41 | 2,4 | – | 82,9 | – | 2,4 |
| Озёрная чайка | 26 | 34,6 | – | 61,5 | 3,9 | 23,1 |
| Монгольская чайка | 42 | – | – | 71,4 | 2,4 | – |
| Сизая чайка | 41 | – | – | 75,6 | – | – |
| Белокрылая крачка | 34 | 20,6 | 17,7 | 47,1 | 17,7 | 23,5 |
| Белощёкая крачка | 18 | – | – | 77,8 | – | – |
| Речная крачка | 28 | – | – | 71,4 | 7,1 | – |
| Чеграва | 39 | 2,6 | 5,1 | 53,9 | 12,8 | 5,1 |

Примечание: использованы только достоверные значения показателей формы распределения хода яйцекладки.

Для сравнения фенологии гнездования птиц в колониях необходимо иметь чёткие критерии выделения периода их массового размножения. Визуальное выделение этого периода по графикам хода размножения птиц, особенно у неколониальных видов, нередко является сложной задачей, на что мы уже указывали выше. Решение данной проблемы – в использовании формализованного графического метода [Кескпайк, 1989], основанного на совмещении двух графиков – кумулятивной кривой и фактического хода размножения (рис. 2).

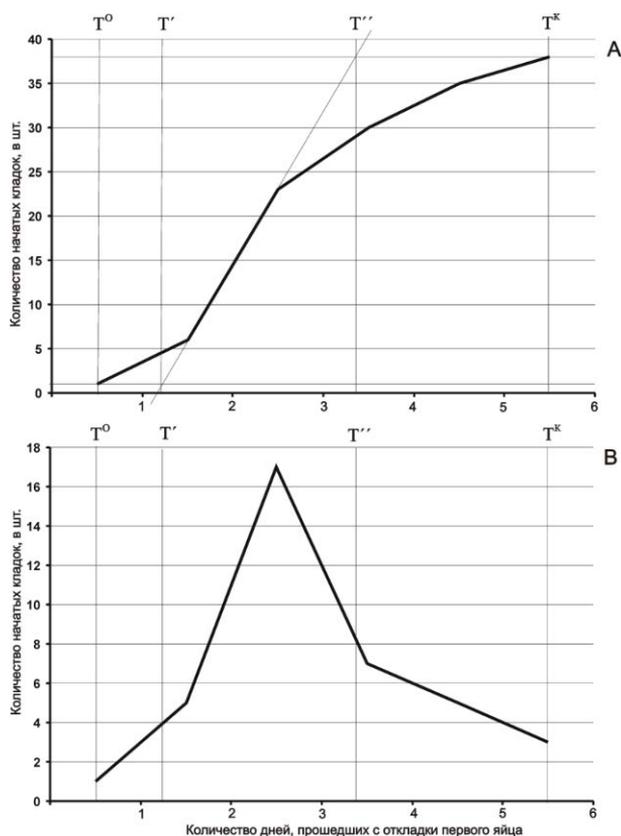


Рис. 2. Выделение периода массового размножения с использованием графического метода на примере белокрылой крачки *Ch. leucopterus*. Фазы яйцекладки: T^0 – начало яйцекладки, T' – начало интенсивной яйцекладки, T'' – окончание интенсивной яйцекладки, T^k – окончание яйцекладки. *A* – кумулята и касательная к ней, горизонтальные линии на её концах отсекают начало и окончание периода яйцекладки; *B* – фактический ход периода яйцекладки, период массовой яйцекладки заключён в интервале $T' - T''$. При необходимости число дней, прошедших с откладки первого яйца (ось абсцисс), может быть заменено на фактические даты сезона яйцекладки

На основе собранного в конкретной колонии материала строится кумулятивная кривая периода наблюдений и числа начатых кладок, приходящегося на каждый конкретный день. Используются даты откладки первого яйца в каждое гнездо, определённые по визуальным наблюдениям и на основе флотационного метода [Онно, 1975; Мельников, 2013а; Шинкаренко, 1983]. Графики фактического хода размножения и кумулятивной кривой совмещаются в едином масштабе (см. рис. 2). На кумуляте выбирается наиболее крутой участок (иногда он может быть очень коротким), который соответствует периоду наиболее массовой откладки яиц. Время начала и конца размножения ограничивается горизонтальными линиями, а по наиболее крутому участку проводится касательная линия. Точки её пересечения с горизонтальными линиями, ограничивающими время начала и окончания яйцекладки в колонии, определяют начало и окончание массовой яйцекладки (см. рис. 2, рис. 3).

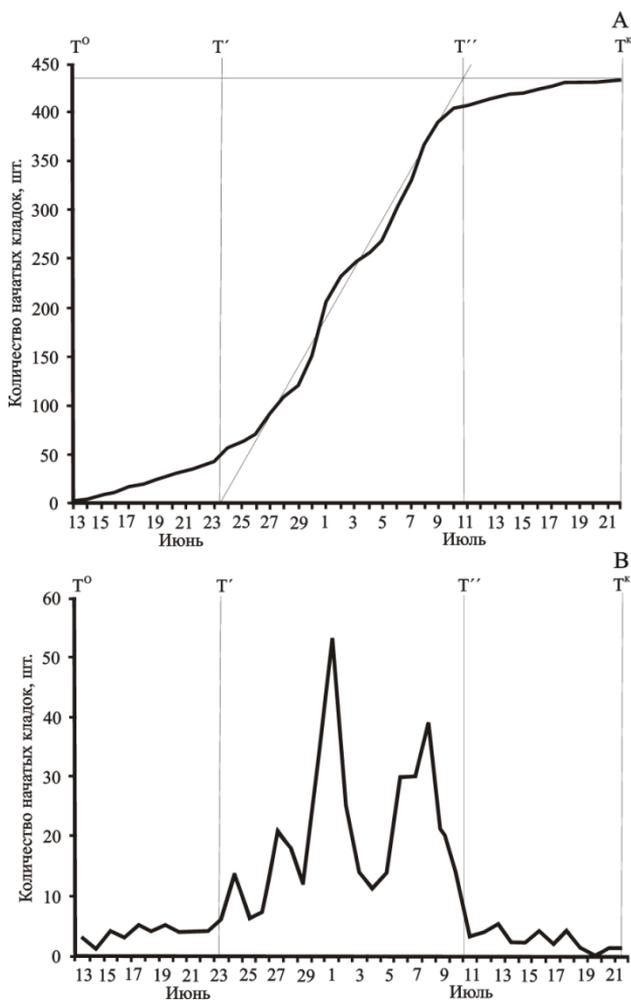


Рис. 3. Выделение периода массовой яйцекладки в очень крупной колонии белошёркой крачки *Ch. hybrida* графическим методом в сложном случае полимодального распределения (пояснения см. рис. 2)

Метод очень хорошо работает даже в чрезвычайно сложных ситуациях полимодального распределения, охватывающего весь период размножения очень крупной колонии. В подобных ситуациях сезон размножения нередко включает несколько пиков разной величины, что значительно затрудняет выделение периода массового размножения птиц (см. рис. 3). Он определяется либо на основе самого большого пика яйцекладки, либо на нескольких пиках размножения, совпадающих по величине. Наиболее верно выбирать самый первый и последний пики (см. рис. 3), дающие возможность правильно определить период массового размножения птиц в конкретном сезоне наблюдений. Необходимо отметить, что таких ситуаций может быть очень много, но правильный выбор точек, через которые должна пройти касательная к кумуляте, позволяет безошибочно и корректно выбирать инте-

ресующий исследователя период. Во всех таких случаях период массового размножения определяется точно, что хорошо подтверждается визуальным анализом полученных графиков.

Как мы уже указывали, распределение кладок в колонии по срокам формирования отличается от нормального закона, что требует использования непараметрических статистических подходов. Расчёт этих связей может быть проведён с использованием коэффициента ранговой корреляции Спирмэна [Закс, 1976]. В качестве основных параметров колонии мы после специального анализа определили следующие факторы: а) величину колонии и общую продолжительность яйцекладки, б) величину колонии и продолжительность массовой яйцекладки, в) величину колонии и долю птиц, сформировавших кладки в период массового размножения, г) продолжительность массовой яйцекладки и долю птиц, сформировавших кладки в этот период.

Уровень связи всех этих параметров колонии сильно варьировал, однако хорошо выделяются несколько признаков, отличающихся достаточно большой и достоверной связью (табл. 3). Наиболее высокая корреляция наблюдалась для признаков величины колонии и продолжительности общей и массовой яйцекладки.

Таблица 3

Корреляционные связи основных показателей колоний чайковых птиц в дельте р. Селенги, обусловленные синхронизацией размножения

| Показатели | Вид | | | | | | | |
|---|-------------|-------------------|---------------|-------------|---------------|---------|-------------------|------------------|
| | Сизая чайка | Монгольская чайка | Озёрная чайка | Малая чайка | Речная крачка | Чеграва | Белокрылая крачка | Белощёкая крачка |
| Величина колонии – общая продолжительность яйцекладки | 0,9*** | 0,9*** | 0,8*** | 0,9*** | 0,6*** | 0,9*** | 0,7*** | 0,8*** |
| Величина колонии – продолжительность массовой яйцекладки | 0,8*** | 0,9*** | 0,8*** | 0,8*** | 0,8*** | 0,8*** | 0,8*** | 0,9*** |
| Величина колонии – доля птиц, участвовавших в массовой яйцекладке | -0,11 | -0,5** | -0,14 | -0,29 | -0,28 | -0,33* | -0,8** | -0,6* |
| Продолжительность массовой яйцекладки – доля птиц, размножившихся в это время | -0,2 | -0,22 | -0,4* | -0,26 | -0,24 | -0,19 | -0,6** | 0,6*** |

Примечание: Использован коэффициент ранговой корреляции Спирмэна. Достоверность показателей, связанных с синхронизацией размножения птиц: * – $p < 0,05$; ** – $p < 0,01$; *** – $p < 0,001$. Использованы критические значения из таблицы, приведённой G. T. Glasser и R. F. Winter [1961], для больших (более 30) выборок они, согласно рекомендации Л. Закса [1976], рассчитывались с использованием статистики, распределённой по Стюденту.

Связь величины колонии и доли птиц, участвовавших в массовой яйцекладке, достоверна только у четырёх видов. Для этой же группы птиц характерна высокая корреляция между продолжительностью массовой яйцекладки и долей птиц, сформировавших кладки в это время. Наиболее высокий уровень корреляции характерен для болотных крачек, осваивающих наиболее нестабильные местообитания. В обоих случаях эта связь отрицательна, т. е. с ростом величины колонии уменьшается доля птиц, сформировавших кладки в период массового размножения (см. табл. 3), что ещё раз подчеркивает предварительный вывод о том, что степень синхронизации размножения заметно выше в небольших колониях.

Поскольку взаимосвязь величины колонии и доли гнёзд, сформированных в период массового размножения, достоверна только для видов с большим количеством небольших колоний, имеет смысл выявить соотношение колоний разной величины у всех изученных нами видов чайковых птиц. Данный анализ показал, что доля мелких колоний практически у всех видов, за исключением озёрной чайки, явно выше, чем более крупных. Только у озёрной чайки она составляет 30,8 %, у остальных же видов равна 50,0 % и более (табл. 4). Для того чтобы исключить влияние случайности выборки, мы сравнили полученные данные с материалами многолетних учётных работ (1973–2000 гг.), проведённых в разные по условиям годы и охватывающих всю дельту р. Селенги, во время которых было обследовано более 1300 колоний [Мельников, 1988; Mel'nikov, 2014]. Пространственная структура чайковых птиц и размер их колоний в этом регионе сильно зависят от колебаний уровня воды [Мельников, 1977; 1981б; Mel'nikov, 1983], поэтому нами сравнивались наиболее маловодные годы с сезонами, отличающимися очень высоким уровнем, близким к сильным наводнениям.

Таблица 4

Соотношение колоний разной величины (%) у чаек и крачек в дельте р. Селенги (по данным 1977–1982 гг.)

| Вид | Кол-во колоний | Количество гнёзд в колонии | | | | |
|-------------------|----------------|----------------------------|-------|-------|--------|-------------|
| | | до 30 | 31–50 | 51–70 | 71–100 | 101 и более |
| Малая чайка | 41 | 51,2 | 22,0 | 14,6 | 7,3 | 4,9 |
| Озёрная чайка | 26 | 30,8 | 7,7 | 23,1 | 11,5 | 26,9 |
| Монгольская чайка | 42 | 69,0 | 4,8 | 11,9 | 9,5 | 4,8 |
| Сизая чайка | 41 | 58,5 | 14,6 | 17,1 | 4,9 | 4,9 |
| Белокрылая крачка | 34 | 50,0 | 17,6 | 11,8 | 8,8 | 11,8 |
| Белощёкая крачка | 18 | 77,8 | 11,1 | 11,1 | – | – |
| Речная крачка | 28 | 78,5 | 17,9 | – | 3,6 | – |
| Чеграва | 39 | 64,0 | 18,0 | 7,7 | 2,6 | 7,7 |

Результаты сравнений подтвердили резкое преобладание небольших колоний у всех видов чайковых птиц, за исключением озёрной чайки. Данный вид имеет большое количество крупных (более 100 пар) колоний – 41,5 %. К тому же средний размер колоний у разных видов отличался небольшой величиной – от 30 до 50 гнёзд. Исключение составляли только озёрная чайка (средний размер колонии 117 гнёзд) и чеграва (74 гнезда)

[Мельников, 1988]. Однако впоследствии, по мере падения уровня воды и появления множества песчаных островов (карга), число небольших колоний у чегравы резко увеличилось, а у озёрной чайки сократилось. Последнее, вероятно, обусловлено очень широким спектром питания и использованием для гнездования наиболее продуктивных участков дельты [Скрябин, Размахнина, 1978; Мельников, 1988; 2016; 2019; Mel'nikov, 2014]. В то же время выявленная у болотных крачек, чегравы и монгольской чайки повышенная и достоверная связь количества кладок, сформированных в период массового гнездования, с величиной колонии (табл. 3) указывает на влияние некоего дополнительного фактора. Это подчеркивается и тем обстоятельством, что у всех видов чайковых птиц в дельте Селенги небольшие колонии явно преобладают (около 50,0 %) [Мельников, 1988], но достоверный уровень связи характерен только для некоторых видов. Очевидно, это связано с тем, что данные виды используют для гнездования только наиболее нестабильные местообитания либо доля последних является очень высокой [Мельников, 1981б; Mel'nikov, 2014].

Анализ собранных материалов показывает, что уровень синхронизации размножения отличается и среди разных видов чайковых птиц, на что явно указывает положительный эксцесс (см. табл. 2). В данном случае необходимо уточнить, что подразумевается под уровнем синхронизации размножения. Синхронизация в биологии в общем виде – это организованность биоритмов, т. е. согласованность их во времени и пространстве, а также вовлечение в любой процесс, осуществляемый за относительно короткое время, большого количества особей. В нашем случае речь идет о процессе размножения, и поскольку выделяется массовый период – именно в этот временной промежуток в нём должно принимать участие максимально возможное количество птиц. Это наблюдается очень часто, но не всегда и не у всех видов, на что указывает специальный анализ размножения птиц [Мельников, 2011а]. Однако у колониальных видов птиц синхронизация ритмов размножения в колонии является одним из основных её признаков [Мельников, 1990; 2003; 2006; 2008а; 2013б; 2019; Darling, 1938; Emlen, Demong, 1975; McNichol, 1975; Nisbet, 1975; Wittenberger, Hunt, 1985].

Собранные материалы указывают на то, что данный феномен у всех видов птиц, как колониальных, так и неколониальных (плотные агрегации), требует специального изучения. Однако до сих пор отсутствуют критерии, позволяющие сравнивать уровень синхронизации размножения разных видов. Совершенно очевидно, что не существует дискретного признака, который можно было бы использовать для этой цели. В таких случаях необходимо разрабатывать специальные индексы, объединяющие эффекты нескольких параметров. В наиболее общем виде специальный биологический индекс является относительным показателем, который характеризует изменение величины определённого явления во времени и пространстве. В отличие от обычных относительных величин, которые рассчитываются по отдельным признакам, индексы могут включать систему признаков, т. е. объектами индексного анализа являются сложные процессы, а следовательно,

индексы являются обобщающими показателями. Вполне очевидно, что желательно использовать признаки слабо коррелированные друг с другом, но оказывающие достаточно сильное влияние на изучаемый признак. В нашем случае на эту роль лучше всего подходят две последние группы рассмотренных факторов (см. табл. 3).

В результате анализа всех использованных нами признаков сразу и очень просто выявляются два фактора, наиболее характерные для периода массового гнездования колониальных птиц. Все колонии хорошо различаются по продолжительности периода массового размножения и доле птиц, приступивших к гнездованию в это время. Это взаимосвязанные факторы, но степень их корреляции относительно невелика, и именно они определяют уровень синхронизации размножения птиц в колонии (см. табл. 3). С увеличением доли птиц, сформировавших кладки в период массового размножения, и укорочением этого периода во времени степень синхронизации размножения птиц в колонии возрастает. Идеальная связь уровня синхронизации с этими факторами – вся колония формируется за один день: случай нечастый, но тем не менее постоянно встречающийся в небольших колониях всех видов чайковых птиц. Поскольку индекс всегда относительный показатель, а практически все рассмотренные нами признаки связаны с величиной колонии (см. табл. 3), именно она должна войти в разрабатываемый индекс. В итоге предлагаемый индекс имеет следующий вид:

$$I_{sr} = \sqrt{(n/l) / N}, \quad 0 \leq I_{sr} \leq 1,$$

где n – количество кладок, сформированных в период массового размножения птиц (по дате откладки первого яйца в гнездо); l – продолжительность периода массовой яйцекладки в сутках (с точностью до десятых долей); N – величина колонии (количество гнёзд или пар); I_{sr} – индекс синхронизации.

Суть предлагаемого показателя можно сформулировать следующим образом: индекс синхронизации размножения как относительный показатель указывает, какое количество гнёзд в среднем формируется за одни сутки периода массовой яйцекладки в зависимости от его продолжительности и величины конкретной колонии. Извлечение квадратного корня увеличивает полученное значение, иногда очень небольшое (в очень крупных колониях), что значительно облегчает пользование данным индексом и улучшает его восприятие. Максимальная оценка уровня синхронизации размножения птиц в колонии стремится к 1 и иногда достигает этой величины. Минимальное значение данного показателя стремится к 0, но вряд ли достигает его. Во всяком случае, наши минимальные оценки уровня синхронизации всего периода размножения птиц в очень крупной колонии (около 5 тыс. гнёзд) не опускались ниже 0,05.

Разработанный индекс синхронизации размножения был использован нами для оценки её уровня в колониях речной крачки в дельте р. Селенги [Мельников, 2013б]. Сравнение результатов его расчёта с фактическими данными наблюдений показывает, что показатель чётко реагирует на изменения параметров колонии, используемых для определения уровня синхронизации яйцекладки и других её репродуктивных показателей. Кроме того,

по результатам статистического анализа установлена его высокая связь с основными репродуктивными параметрами колоний, что позволяет считать индекс синхронизации одним из наиболее важных и перспективных относительных показателей [Мельников, 2013б]. Его использование позволяет вскрывать новые, ещё очень плохо изученные связи различных параметров репродуктивных процессов колониальных видов птиц с факторами окружающей среды.

Обсуждение

Колониальные виды чайковых птиц – специфическая группа, обладающая комплексом адаптаций, позволяющих осваивать чрезвычайно широкий спектр водно-болотных и морских местообитаний. Они гнездятся как на заболоченных лугах, побережьях и сплавинах внутренних водоёмов, так и на морских песчаных косах и островах, а также крутых обрывах и скалах, формируя здесь огромные птичьи базары. Все участки колониальных гнездовых этих птиц, как правило, приурочены к местам, расположенным прямо среди скоплений кормовых объектов или в пределах их досягаемости во время выкармливания птенцов. В последнем случае они нередко отличаются значительной нестабильностью в размещении колоний, чем часто определяется высокая динамичность пространственной структуры птиц не только в разные гнездовые сезоны, но и в пределах одного цикла размножения [Мельников, 1977; 1981б; 2006; Mel'nikov, 1983].

Хорошо известно, что колониальные птицы отличаются от неколониальных видов формированием групповых скоплений гнезд с разными уровнями плотности гнездования (облигатно колониальные и факультативно колониальные виды) [Зубакин, 1975; 1990; Мельников, 2008а; 2008б; 2012в]. Синхронизация размножения птиц также является одним из основных признаков колонии, на что мы уже указывали выше. Однако, в отличие от плотности гнездования, она имеет место в скоплениях только истинно колониальных видов птиц. В то же время плотное гнездование, по уровню достигающее значений факультативно колониальных видов, а иногда и выше, встречается практически у всех видов, вплоть до гнездящихся исключительно одиночными парами [Мельников, 2000; 2008а; 2012в; 2014]. Предварительный анализ имеющихся материалов указывает на то, что гнездовые скопления разного уровня плотности могут формировать практически все виды птиц в районах исключительного изобилия пищи или в местах с острым дефицитом участков, пригодных для устройства гнёзд [Мельников, 2000; 2008а; 2012в; 2014]. В связи с этим феномен плотного гнездования птиц в крупных скоплениях любого типа нуждается в более тщательном и детальном изучении.

Индекс синхронизации размножения как неотъемлемый признак колониального гнездования может служить дополнительным критерием для разделения колониальных и неколониальных видов птиц. Ранее нами было предложено выделять простые колонии, отличающиеся высоким уровнем синхронизации размножения, и сложные колонии, формирующиеся за счёт

объединения нескольких простых, нередко получающих после этого статус субколоний [Мельников, 1981a]. Поскольку сроки размножения в них могут совпадать или быть очень близкими, выделить синхронизацию отдельных субколоний, если они не имеют пространственной границы, очень сложно, а в ряде случаев и невозможно. Дальнейшее изучение колониальных видов чайковых птиц подтвердило правильность нашего подхода [Мельников, 2006]. Однако анализ пространственной структуры сложных колоний, как правило, отличающихся большой величиной, чрезвычайно сложен и требует постоянных (практически ежедневных) наблюдений, сочетающихся с картированием новых гнёзд. По этой причине подобные исследования фактически не проводятся, хотя такая работа, несомненно, является очень перспективной.

В связи с этим мы считаем необходимым указать, что предлагаемый индекс, наряду с оценкой уровня синхронизации размножения в гнездовых скоплениях всех видов птиц, можно также с успехом использовать для оценки условий гнездования неколониальных видов птиц. В зависимости от условий конкретного года сезон размножения птиц может быть либо очень растянутым, либо очень компактным. Словесные описания сложно использовать при статистической оценке таких случаев – они требуют хотя бы грубого балльного оценивания этого параметра. Индекс синхронизации размножения, как показано на примере большой сложной колонии, формирование которой охватывает фактически весь гнездовой сезон вида (см. рис. 3), очень хорошо отражает специфику конкретного сезона размножения любого вида птиц. Следовательно, его можно с успехом использовать для этих целей. В таких случаях он подходит и для оценки степени синхронизации размножения птиц на протяжении всего гнездового сезона – от одиночно гнездящихся, но иногда формирующих плотные гнездовые скопления, до факультативно колониальных и облигатно колониальных видов птиц.

В наиболее яркой форме, по крайней мере на современных материалах, синхронизация размножения проявляется в колониях чайковых птиц, осваивающих внутренние водоёмы с нестабильным гидрологическим режимом (горно-пойменный водный режим). Очень высокая динамичность пространственной структуры прежде всего характерна для колониальных птиц, осваивающих такие водоёмы (болотные крачки р. *Chlidonias*). Чрезвычайно интересно, что адаптивные признаки, свойственные видам, осваивающим очень изменчивые местообитания, сохраняются у птиц, гнездящихся в стабильных условиях, т. е. спектр используемых местообитаний большинства видов очень широк. Адаптации, используемые в экстремальных условиях, проявляются в конкретном регионе по мере усиления воздействия лимитирующих факторов. Это позволяет колониальным птицам использовать очень различающиеся по условиям местообитания и осваивать различные регионы – от пустынь и степей до приморских тундр и океанических островов.

Заключение

На основе многолетних (1972–2018 гг.) исследований экологии, размножения и поведения колониальных видов чайковых птиц выявлен фактор, свойственный только колониальным видам птиц, – высокая синхронизация

размножения. Под последней понимается очень высокая интенсивность яйцекладки, когда в колониях величиной до 30–50 гнёзд основная часть птиц приступает к гнездованию за 2–3, иногда 4 дня. В крупных колониях уровень интенсивности синхронизации размножения снижается. Основная причина этого заключается в их формировании из нескольких небольших «простых» колоний, резко различающихся по срокам гнездования. В крайнем варианте продолжительность размножения птиц в большой колонии может занимать практически весь гнездовой сезон. Основными параметрами колонии, ответственными за формирование синхронизации, являются следующие: а) величина колонии и общая продолжительность яйцекладки, б) величина колонии и продолжительность массовой яйцекладки, в) величина колонии и доля птиц, сформировавших кладки в период массового размножения, г) продолжительность массовой яйцекладки и доля птиц, сформировавших кладки в этот период.

Колонии разной величины отличаются по продолжительности периода массового размножения и доле птиц, приступивших к гнездованию в это время. Степень корреляции этих признаков относительно невелика, но именно они определяют уровень синхронизации размножения птиц в колонии. С увеличением доли птиц, сформировавших кладки в период массового размножения, и сокращением этого периода по времени синхронизация размножения птиц в колонии возрастает. Синхронизация размножения связана с величиной колонии. На основе данных факторов разработан специальный индекс, позволяющий оценивать уровень синхронизации размножения птиц в колониях, гнездовых скоплениях и агрегациях, – индекс синхронизации размножения I_{sr} .

Индекс синхронизации размножения как относительный показатель указывает, какое количество гнёзд в среднем формируется за одни сутки массовой яйцекладки в зависимости от её продолжительности и величины конкретной колонии. Извлечение из этой величины квадратного корня увеличивает полученное значение, иногда очень небольшое (в очень крупных колониях), что значительно облегчает пользование индексом. Максимальная оценка уровня синхронизации размножения птиц в колонии стремится к 1,0 и иногда достигает этой величины (в небольших колониях). Минимальное значение данного показателя приближается к 0, но вряд ли достигает его. Индекс синхронизации размножения как неотъемлемый признак колониального гнездования может служить основным критерием для разделения колониальных и неколониальных видов птиц.

Список литературы

Белопольский Л. О. Экология морских колониальных птиц Баренцева моря. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1957. 460 с.

Закс Л. Статистическое оценивание. М. : Статистика, 1976. 599 с.

Зубакин В. А. Индекс плотности гнездования некоторых видов чайковых птиц и способ его вычисления // Зоологический журнал. 1975. Т. 54, № 9. С. 1386–1389.

Зубакин В. А. Принцип изначального разнообразия в эволюции пространственно-этологических структур у птиц // Современные проблемы изучения колониальности у птиц. Симферополь-Мелитополь : Сонат, 1990. С. 22–26.

Иметхенов А. Б. Катастрофические явления в береговой зоне Байкала. Улан-Удэ : Изд-во Бурят. гос. пед. ин-та, 1994. 65 с.

Кескпайк Ю. Э. Исследование миграций // Методические рекомендации по изучению журавлей. Тарту : Изд-во АН Эст.ССР, 1989. С. 36–58.

Мельников Ю. И. Экология белокрылой крачки Восточной Сибири // Экология птиц Восточной Сибири. Иркутск : Изд-во Иркут. гос. ун-та, 1977. С. 59–92.

Мельников Ю. И. Колония и ее критерии. Научные основы обследования колониальных гнездовых околоводных птиц. М. : Наука, 1981а. С. 88–90.

Мельников Ю. И. Динамика пространственной структуры колониальных птиц в нестабильных условиях среды // Материалы X Прибалтийской орнитологической конференции. Рига : Изд-во АН ЛатССР, 1981б. Т. 2. С. 107–110.

Мельников Ю. И. Численность и распределение чайковых птиц в дельте реки Селенги (Южный Байкал) // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 1988. Т. 93, вып. 3. С. 21–29.

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

Мельников Ю. И. Гнездовые скопления неколониальных видов птиц и основные закономерности их формирования // Охрана и рациональное использование животных и растительных ресурсов. Иркутск : Изд-во Иркут. сельхоз. акад., 2000. С. 249–259.

Мельников Ю. И. Синхронизация размножения и ее роль в эволюции колониальности у птиц // Биологическая наука и образование в педагогических вузах : материалы III всерос. конф. Новосибирск : Изд-во Новосиб. гос. пед. ин-та, 2003. Вып. 3. С. 105–112.

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

Мельников Ю. И. Колониальность у птиц: проблемы, подходы, практика // Вісник Запорізького національного університету. Біологічні науки 2008а. № 1. С. 152–162.

Мельников Ю. И. Эволюция колониальности: роль наземных и пернатых хищников // Современная экология – наука XXI века : материалы Междунар. науч. конф. Рязань : Изд-во Рязан. гос. ун-та, 2008б. С. 373–379.

Мельников Ю. И. Компенсационное размножение околоводных и водоплавающих птиц: выделение повторных кладок на основе материалов полевых наблюдений // Известия Иркутского государственного университета. Серия Биология. Экология. 2011а. Т. 4, № 3. С. 41–53.

Мельников Ю. И. Мезо- и микрорельеф территории как экологический фактор, определяющий пространственное распределение птиц водно-болотных экосистем (на примере дельты р. Селенги) // Народное хозяйство 2011б. № 2. С. 224–234.

Мельников Ю. И. К вопросу о синхронизации размножения в колониях белошеюй крачки *Chlidonias hybrida* (Pallas, 1811) // Байкальский зоологический журнал. 2012а, № 3(11). С. 55–60.

Мельников Ю. И. Синхронизация размножения в колониях чайковых птиц (на примере белошеюй крачки *Chlidonias hybrida*) // Современные проблемы эволюции. Любимцевские чтения – 2012. Ульяновск : Изд-во Ульянов. гос. пед. ун-та, 2012б. С. 254–262.

Мельников Ю. И. Плотность гнездования колониальных видов птиц как феномен эволюции // Теоретические аспекты колониальности у птиц : материалы III совещ. Ростов-на-Дону : Изд-во ЮНЦ РАН, 2012в. С. 92–103.

Мельников Ю. И. Определение даты откладки первого яйца в гнездах белокрылой крачки *Chlidonias leucoptera* (Temminck, 1815) на основе флотационного метода // Байкальский зоологический журнал. 2013а. № 2(13). С. 60–69.

Мельников Ю. И. Экология речной крачки *Sterna hirundo* L., 1758 дельты р. Селенга (озеро Байкал): величина колоний, синхронизация и успешность размножения // Со-

временные проблемы эволюции и экологии. Любищевские чтения – 2013. Ульяновск : Изд-во Ульянов. гос. пед. ун-та, 2013б. С. 390–399.

Мельников Ю. И. Эволюция колониальности у птиц: пути и подходы к решению проблемы // Современные проблемы эволюции и экологии. Любищевские чтения – 2014. Ульяновск : Изд-во Ульянов. гос. пед. ун-та, 2014. С. 101–117.

Мельников Ю. И. Гетерогенность водно-болотных экосистем и ее связь с популяционными параметрами птиц // Современные проблемы эволюции и экологии. Любищевские чтения – 2016. Ульяновск : Изд-во Ульянов. гос. пед. ун-та, 2016. С. 78–89.

Мельников Ю. И. Долины рек с горно-пойменным водным режимом как специфическая среда обитания птиц // Современные проблемы орнитологии Сибири и Центральной Азии : материалы VI Междунар. орнитол. конф. Иркутск : Изд-во ИНЦХТ, 2018. С. 135–139.

Мельников Ю. И. Лимитирующие факторы и успешность размножения околоводных и водоплавающих птиц в условиях горно-пойменного водного режима в дельте р. Селенги (Восточная Сибирь) // Природа Внутренней Азии – Nature of Inner Asia. 2019. № 4(13). С. 7–34.

Модестов В. М. Экология колониально гнездящихся птиц (по наблюдениям на Восточном Мурмане и в дельте Волги) // Труды Кандалакшского государственного заповедника. 1967. Вып. 5. С. 49–154.

Онно С. Время гнездования у водоплавающих и прибрежных птиц в Матсалуском заповеднике // Сообщ. Прибалт. комиссии по изучению миграций птиц. Рига : Зинатне, 1975. № 8. С. 107–155.

Панов Е. Н. Поведение животных и этологическая структура популяций. М. : Наука, 1983. 423 с.

Плохинский Н. А. Биометрия. М. : Изд-во МГУ, 1970. 367 с.

Птицы дельты Селенги: Фаунистическая сводка / И. В. Фефелов, И. И. Тупицын, В. А. Подковыров, В. Е. Журавлев. Иркутск : Вост.-Сиб. изд. компания, 2001. 320 с.

Скрябин Н. Г. Водоплавающие птицы Байкала. Иркутск : Изд-во Иркут. гос. ун-та, 1975. 244 с.

Скрябин Н. Г., Размахнина О. В. Питание чаек и крачек Байкала // Роль птиц в биоценозах Восточной Сибири. Иркутск : Иркут. гос. ун-та, 1978. С. 4–52.

Терентьев П. В., Ростова Н. С. Практикум по биометрии. Л. : Изд-во Ленингр. гос. ун-та, 1977. 152 с.

Харитонов С. П. Пространственно-этологическая структура колоний околоводных птиц : автореф. дис... д-ра биол. наук. М. : Изд-во ИПЭиЭ, 2006. 51 с.

Шинкаренко А. В. К вопросу о кольцевании утиных в Восточной Сибири // Первая конф. молодых ученых. Иркутск : Изд-во Иркут. ун-та, 1983. С. 32–33.

Фиалков В. А. Течения прибрежной зоны озера Байкал. Новосибирск : Наука, 1983. 192 с.

Brown Ch. R., Brown M. B. Avian coloniality. Progress and Problems // Current Ornithol. New York : Kluwer Academic Publ., 2001. Vol. 16. P. 1–82.

Darling F. F. Bird flocks and the breeding cycle. Cambridge Univ. Publ., 1938. 124 p.

Emlen S. T., Demong N. J. Adaptive significance of synchronized breeding in a colonial bird: a new hypothesis // Science. 1975. Vol. 188. P. 1029–1031.

Glasser G. T., Winter R. F. Critical values of rank correlation for testing the hypothesis of independence // Biometrika. 1961. Vol. 48. P. 444–448.

McNichol M. K. Larid site tenacity and group adherence in relation to habitat // Auk. 1975. Vol. 92, N 1. P. 98–104.

Mel'nikov Yu. I. Certain Adaptations in Coastal Birds // Soviet J. Ecol. 1983. Vol. 13, N 2. P. 134–139.

Mel'nikov Yu. I. Dynamics of the Spatial Distribution Pattern of Larid Birds during an 11-year Climate Cycle (the Selenga River Delta, Southern Lake Baikal) // Russ. J. Ecol. 2014. Vol. 45, N 1. P. 54–61.

Nisbet I. C. T. Selective effects of predation in a tern colony // *Condor*. 1975. Vol. 77, N 2. P. 221–226.

Westerskov K. Method for determining the age of game bird eggs // *J. Wildlife Management*. 1950. Vol. 14, N 1. P. 56–57.

Wittenberger J. F., Hunt G. L. The adaptive significance of coloniality in birds // *Current Ornithol.* 1985. N 8. P. 2–77.

Colonial Larids (Charadriiformes): Breeding Synchrony and Determination of its Level

Yu. I. Mel'nikov

Baikal Museum ISC SB RAS, Listvyanka Settl., Russian Federation

Abstract. Based on many years of research (1972–2018) on the biology, ecology, and behavior of gull birds, whose membership in colonial species is not in doubt, the features of the specific phenomenon of the colony – high reproduction synchronization – are examined. It consists in a very short period of mass egg laying (in small colonies 2-3, and very rarely 4 days), but at this time the main number of birds forming the colony begins to nest. It was shown that this trait varies quite significantly depending on its size and is most strongly and clearly expressed in small colonies. The latter is due to the fact that large colonies are formed from small ones, often differing in terms of reproduction. As a result, the seasonal breeding cycle of a large colony often covers the entire nesting period characteristic of a particular species. The features of synchronizing the breeding of birds in colonies as one of its main characteristics are considered in detail. The factors that most determine the degree of synchronization of reproduction of birds in colonies of different sizes were identified: a) the size of the colony and the total duration of egg laying, b) the size of the colony and the duration of mass egg laying, c) the size of the colony and the proportion of birds that formed clutches during the period of mass reproduction, d) the duration of the mass egg laying and the proportion of birds that formed the clutches during this period. The correlation relationships between all these signs of the colony are calculated. Of all the factors considered by us, the two most characteristic for the period of mass nesting of colonial birds are detected immediately and very simply. All colonies differ well in the length of the period of mass breeding and in the proportion of birds that started to nest at that time. These are interrelated factors, but the degree of their correlation is relatively small and they determine the level of synchronization of breeding birds in the colony. With an increase in the proportion of birds that formed clutches during the period of mass reproduction and a decrease in time of this period (mass egg laying), the synchronization of reproduction of birds in the colony increases. An ideal relationship between the level of synchronization and these factors - the entire colony is formed in one day. The case is quite rare, but, nevertheless, constantly found in small colonies of all species of gull birds. Since the index is always a relative indicator, and almost all of the signs that we have examined are related to the size of the colony, it is precisely it that should be included in the developed comprehensive indicator. Based on them, a special index has been developed and proposed for use, which allows us to assess the level of synchronization of bird breeding in colonies, nesting clusters and aggregations – I_{sr} (breeding synchronization index). As a result of our work, this index has the following form: $I_{sr} = \sqrt{(n/l)/N}$, $0 \leq I_{sr} \leq 1$, where: n is the number of clutches formed during the period of mass breeding of birds, in item (by the date of laying the first egg in the nest); l – the duration of the period of mass egg-laying, day and night (accurate to tenths); N is the size of the colony (number of nests or pairs); I_{sr} is the synchronization index. The essence of this indicator can be formulated as follows: the index of reproduction synchronization, as a relative indicator indicates how many nests in the average are formed during one day of mass egg laying, depending on its duration and the size of a particular colony. Extraction of the

square root increases the obtained value, sometimes very small (in very large colonies), which greatly facilitates the use of this index and improves its perception. The maximum estimate of the level of synchronization of breeding birds in the colony tends to 1.0 and sometimes reaches this value. The minimum value of this indicator tends to 0, but is unlikely to reach it. In any case, our minimum estimates of the level of synchronization of the entire breeding season of birds in a very large colony (about 5.0 thousand nests) did not fall below 0.05. Comparison of the results of his calculation with actual observational data shows that he clearly responds to changes in colony parameters used to determine the level of egg laying synchronization and its other reproductive indicators. In addition, according to the results of statistical analysis, its high relationship with the main reproductive parameters of the colonies was established, which allows us to consider the synchronization index as one of the most important and promising relative indicators. Its use allows us to discover new, still very poorly studied relationships of various parameters of the reproductive processes of colonial bird species with environmental factors.

Keywords: colonial birds, colony size, reproduction synchronization, synchronization index.

For citation: Mel'nikov Yu.I. Colonial Larids (Charadriiformes): Breeding Synchrony and Determination of its Level. *The Bulletin of Irkutsk State University. Series Biology. Ecology*, 2020, vol. 33, pp. 3-25. <https://doi.org/10.26516/2073-3372.2020.33.3> (in Russian)

References

Belopol'skii L.O. *Ekologiya morskikh kolonialnykh ptits Barentseva morya* [Ecology of marine colonial birds of the Barents Sea]. Moscow, St.-Petersburg, AS USSR Publ., 1957, 460 p. (in Russian)

Zaks L. *Statisticheskoe otsenivanie* [Statistical Evaluation]. Moscow, Statistika Publ., 1976, 599 p. (in Russian)

Zubakin V.A. Indeks plotnosti gnezdovaniya nekotorykh vidov chaikovykh ptits i sposob ego vychisleniya [Nesting density index of some species of gull birds and the method of calculating it]. *Zoologicheskii zhurnal* [Zool. J.], 1975, vol. 54, no. 9, pp. 1386-1389. (in Russian)

Zubakin V.A. Printsip iznachalnogo raznoobraziya v evolyutsii prostranstvenno-etologicheskikh struktur u ptits [The principle of primordial diversity in the evolution of spatial and ethological structures in birds]. *Sovremennyye problemy izucheniya kolonial'nosti u ptits* [Modern problems of the study of coloniality in birds]. Simferopol, Melitopol, Sonat Publ., 1990, pp. 22-26. (in Russian)

Imetkhenov A.B. *Katastroficheskie yavleniya v beregovoi zone Baikala* [Catastrophic events in the coastal zone of Baikal]. Ulan-Ude, Buryat. St. Pedag. Inst. Publ., 1994, 65 p. (in Russian)

Keskaik Yu.E. Issledovanie migratsii [Migration study]. *Metodicheskie rekomendatsii po izucheniyu zhuravlei* [Guidelines for the study of cranes]. Tartu, As Est.SSR Publ., 1989, pp. 36-58. (in Russian)

Mel'nikov Yu.I. Ekologiya belokryloi krachki Vostochnoi Sibiri [Ecology of white-winged terns of Eastern Siberia]. *Ekologiya ptits Vostochnoi Sibiri* [Ecology of birds of Eastern Siberia]. Irkutsk, Irkutsk St. Univ. Publ., 1977, pp. 59-92. (in Russian)

Mel'nikov Yu.I. Koloniya i ee kriterii [Colony and its criteria]. *Nauchnye osnovy obsledovaniya kolonial'nykh gnezdovii okolovodnykh ptits* [Scientific basis for the examination of colonial nesting shorebirds]. Moscow, Nauka Publ., 1981a, pp. 88-90. (in Russian)

Mel'nikov Yu.I. Dinamika prostranstvennoi struktury kolonialnykh ptits v nestabil'nykh usloviyakh sredy [The dynamics of the spatial structure of colonial birds in unstable environmental conditions]. *Materialy X Pribaltiiskoi ornitologicheskoi konferentsii* [Proc. X Baltic. Ornithol. Conf., Riga, Latvia]. Riga, AS LatSSR Publ., 1981b, vol. 2, pp. 107-110. (in Russian)

Mel'nikov Yu.I. Chislennost' i raspredelenie chaikovykh ptits v del'te reki Selengi (Yuzhnyi Baikal) [Abundance and distribution of gull birds in the Selenga River Delta (South

Baikal)]. *Byulleten Moskovskogo obshchestsva ispytatelei prirody. Otdel biologicheskii* [Bull. Moscow Soc. Natur. Biol. Dept.], 1988, vol. 93, no. 3, pp. 21-29. (in Russian)

Mel'nikov Yu.I. *Vozmozhnye puti evolyutsii sinkhronizatsii razmnozheniya kolonialnykh ptits* [Possible evolutionary paths of coloniality of colonial birds]. *Sovremennye problemy izucheniya kolonialnosti u ptits* [Modern problems of the study of coloniality in birds]. Simferopol, Melitopol, Sonat Publ., 1990, pp. 42-45. (in Russian)

Mel'nikov Yu.I. *Gnezdovye skopleniya ne kolonialnykh vidov ptits i osnovnye zakonornosti ikh formirovaniya* [Nesting clusters of non-colonial bird species and the main patterns of their formation]. *Okhrana i ratsionalnoe ispolzovanie zhyvotnykh i rastitelnykh resursov* [Protection and rational use of animal and plant resources]. Irkutsk, Bull. Irkutsk St. Agric. Acad., 2000, pp. 249-259. (in Russian)

Mel'nikov Yu.I. *Sinkhronizatsiya razmnozheniya i ee rol v evolyutsii kolonialnosti u ptits* [Reproduction synchronization and its role in the evolution of coloniality in birds]. *Biologicheskaya nauka i obrazovanie v pedagogicheskikh vuzakh* [Biological science and education in pedagogical institutes: Proc. III Russ. Conf., Novosibirsk, Russia]. Novosibirsk, Novosibirsk St. Pedag. Inst. Publ., 2003, no. 3, pp. 105-112. (in Russian)

Mel'nikov Yu.I. *Populyatsionnyi gomeostaz v reproduktivnyi period (na primere okolovodnykh i vodoplavayushchikh ptits)* [Population homeostasis in the reproductive period (for example of shorebirds and waterfowl)]. *Razvitie sovremennoi ornitologii v Severnoi Evrazii* [The development of modern ornithology in Northern Eurasia: Proc. XII Int. Ornithol. Conf. of Northern Eurasia, Stavropol, Russia]. Stavropol, Stavropol St. Univ. Publ., 2006, pp. 316-334. (in Russian)

Mel'nikov Yu.I. *Kolonialnost u ptits: problemy, podkhody, praktika* [Coloniality in birds: problems, approaches, practice]. *Bull. Zaporiz. Nacion. Univ. Biol. Sci.*, 2008a, no. 1, pp. 152-162. (in Russian)

Mel'nikov Yu.I. *Evolutsiya kolonialnosti: rol nazemnykh i pernatykh khishchnikov* [The evolution of coloniality: the role of land and feathered predators]. *Sovremennaya ekologiya – nauka XXI veka* [Modern ecology is a science of the 21st century: Proc. Int. Sci. Conf., Ryazan', Russia]. Ryazan', Ryazan' St. Univ. Publ., 2008b, pp. 373-379. (in Russian)

Mel'nikov Yu.I. *Kompensatsionnoe razmnozhenie okolovodnykh i vodoplavayushchikh ptits: vydelenie povtornykh kladok na osnove materialov polevykh nablyudenii* [Compensatory reproduction of Shorebirds and waterfowl: identification of repeated clutches based on field observation materials]. *The Bulletin of Irkutsk State University, Series Biology. Ecology*, 2011a, vol. 4, no 3, pp. 41-53. (in Russian)

Mel'nikov Yu.I. *Mezo- i mikrorelef territorii kak ekologicheskii faktor, opredelyayushchii prostranstvennoe raspredelenie ptits vodno-bolotnykh ekosistem (na primere delty r. Selengi)* [Meso- and microrelief of the territory as an environmental factor determining the spatial distribution of birds of wetland ecosystems (by the example of the Selenga River delta)]. *National Economy*, 2011b, no. 2, pp. 224-234. (in Russian)

Mel'nikov Yu.I. *K voprosu o sinkhronizatsii razmnozheniya v koloniyakh beloshchekoi krachki Chlidonias hybrida (Pallas, 1811)* [On the issue of synchronization of reproduction in the colonies of the white-headed tern *Chlidonias hybrida* (Pallas, 1811)]. *Baikalskii zoologicheskii zhurnal* [Baikal Zool. J.], 2012a, no. 3(11), pp. 55-60. (in Russian)

Mel'nikov Yu.I. *Sinkhronizatsiya razmnozheniya v koloniyakh chaikovyykh ptits (na primere beloshchekoi krachki Chlidonias hybrida)* [Reproduction synchronization in gull bird colonies (by the example of the white-faced tern *Chlidonias hybrida*)]. *Sovremennye problemy evolyutsii. Lyubishchevskie chteniya – 2012* [Modern problems of evolution. Lyubishchev Readings-2012, Ulyanovsk, Russia]. Ulyanovsk, Ulyanovsk. St. Pedag. Univ. Publ., 2012b, pp. 254-262. (in Russian)

Mel'nikov Yu.I. *Plotnost' gnezdovaniya kolonialnykh vidov ptits kak fenomen evolyutsii* [Nesting density of colonial bird species as a phenomenon of evolution]. *Teoreticheskie aspekty kolonialnosti u ptits* [Theoretical Aspects of Colonialism in Birds: Proc. III Meet., Rostov-na-Donu, Russia]. Rostov-na-Donu, South. SC RAN Publ., 2012v, pp. 92-103. (in Russian)

Mel'nikov Yu.I. Opredelenie daty otkladki pervogo yaitsa v gnezdakh belokryloi krachki *Chlidonias leucoptera* (Temminck, 1815) na osnove flotatsionnogo metoda [Determination of the date of laying the first egg in the nests of white-winged terns *Chlidonias leucoptera* (Temminck, 1815) based on the flotation method]. *Baikalskii zoologicheskii zhurnal* [Baikal Zool. J.], 2013a, no. 2(13), pp. 60-69. (in Russian)

Mel'nikov Yu.I. Ekologiya rechnoi krachki *Sterna hirundo* L., 1758 del'ty r. Selenga (ozero Baikal): velichina kolonii, sinkhronizatsiya i uspehnost' razmnzheniya [Ecology of Common Tern *Sterna hirundo* L., 1758 in Selenga river delta (Lake Baikal): the size of the colonies, synchronization and success of reproduction]. *Sovremennye problemy evolyutsii i ekologii. Lyubishchevskie chteniya – 2013* [Modern problems of evolution and ecology. Lyubishchev Readings-2013, Ulyanovsk, Russia]. Ulyanovsk, Ulyanovsk St. Pedagog. Univ. Publ., 2013b, pp. 390-399. (in Russian)

Mel'nikov Yu.I. Evolyutsiya kolonialnosti u ptits: puti i podkhody k resheniyu problemy [The evolution of coloniality in birds: ways and approaches to solving the problem]. *Sovremennye problemy evolyutsii i ekologii. Lyubishchevskie chteniya – 2014* [Modern problems of evolution and ecology. Lyubishchev Readings-2014, Ulyanovsk, Russia]. Ulyanovsk, Ulyanovsk St. Pedagog. Univ. Publ., 2014, pp. 101-117. (in Russian)

Mel'nikov Yu.I. Geterogenost' vodno-bolotnykh ekosistem i ee svyaz's populyatsionnymi parametrami ptits [Heterogeneity of wetland ecosystems and its relationship with population parameters of birds]. *Sovremennye problemy evolyutsii i ekologii. Lyubishchevskie chteniya – 2016* [Modern problems of evolution and ecology. Lyubishchev Readings-2016, Ulyanovsk, Russia]. Ulyanovsk, Ulyanovsk St. Pedagog. Univ. Publ., 2016, pp. 78-89. (in Russian)

Mel'nikov Yu.I. Doliny rek s gorno-poimennym vodnym rezhimom, kak spetsificheskaya sreda obitaniya ptits [River valleys with mountain-floodplain water regime as a specific habitat for birds]. *Sovremennye problemy ornitologii Sibiri i Tsentralnoi Azii* [Modern problems of ornithology of Siberia and Central Asia: Proc. VI Int. Ornithol. Conf., Irkutsk, Russia]. Irkutsk, INCHT Publ., 2018, pp. 135-139. (in Russian)

Mel'nikov Yu.I. Limitiruyushchie faktory i uspehnost razmnzheniya okolovodnykh i vodoplavayushchikh ptits v usloviyakh gorno-poimennogo vodnogo rezhima v del'te r. Selengi (Vostochnaya Sibir') [Limiting factors and the success of breeding near-water and waterfowl in the conditions of mountain-floodplain water regime in the Selenga river delta (Eastern Siberia)]. *Nature of Inner Asia*, 2019, no. 4(13), pp. 7-34. (in Russian)

Modestov V.M. Ekologiya kolonialno gnezdyashchikhsya ptits (po nablyudeniyam na Vostochnom Murmane i v del'te Volgi) [Ecology of colonial nesting birds (according to observations on East Murman and in the Volga delta)]. *Proc. Kandalaksha St. Reserve*, 1967, no. 5, pp. 49-154. (in Russian)

Onno S. Vremya gnezdovaniya u vodoplavayushchikh i pribrezhnykh ptits v Matsaluskom za-povednike [Nesting time for waterfowl and coastal birds in the Matsalu Nature Reserve]. *Soobshch. Pribalt. komissii po izucheniyu migratsii ptits* [Rep. Baltic Commiss. Bird Migration]. Riga, Zinatne Publ., 1975, no. 8, pp. 107-155. (in Russian)

Panov E.N. *Povedenie zhitovnykh i etologicheskaya struktura populyatsii* [Animal behavior and ethological structure of populations]. Moscow, Nauka Publ., 1983, 423 p. (in Russian)

Plokhinskii N.A. *Biometriya* [Biometrics]. Moscow, Moscow St. Univ. Publ., 1970, 367 p. (in Russian)

Fefelov I.V., Tupitsyn I.I., Podkovyrov V.A., Zhuravlev V.E. *Ptitsy del'ty Selengi: Faunisticheskaya svodka* [Selenga Delta Birds: Faunistic Summary]. Irkutsk, Vost.-Sib. Izd. Kompaniya Publ. 2001, 320 p. (in Russian)

Skryabin N.G. *Vodoplavayushchie ptitsy Baikala* [Baikal waterfowl]. Irkutsk, Irkutsk St. Univ. Publ., 1975, 244 p. (in Russian)

Skryabin N.G., Razmakhnina O.V. Pitaniye chaek i krachek Baikala [Nutrition of gulls and terns of Lake Baikal]. *Rol' ptits v biotsenozakh Vostochnoi Sibiri* [The role of birds in the biocenoses of Eastern Siberia]. Irkutsk, Irkutsk St. Univ. Publ., 1978, pp. 4-52. (in Russian)

- Terent'ev P.V., Rostova N.S. *Praktikum po biometrii* [Biometrics Workshop]. St.-Petersburg, St.-Petersb. St. Univ. Publ., 1977, 152 p. (in Russian)
- Kharitonov S.P. *Prostranstvenno-etologicheskaya struktura kolonii okolovodnykh ptits* [Spatial and ethological structure of shorebird colonies: Doctor in Biology dissertation abstract]. Moscow, A.N. Severtsov Inst. Ecol. Evol. RAS Publ., 2006, 51 p. (in Russian)
- Shinkarenko A.V. K voprosu o koltsevanii utinykh v Vostochnoi Sibiri [On the Ringing of Ducks in Eastern Siberia]. *Pervaya konferenciya molodykh uchenykh* [First Conf. Young Scientists, Irkutsk, Russia]. Irkutsk, Irkutsk St. Univ., 1983, pp. 32-33. (in Russian)
- Fialkov V.A. *Techeniya pribrezhnoi zony ozera Baikal* [Currents of the coastal zone of Lake Baikal]. Novosibirsk, Nauka Publ., 1983, 192 p. (in Russian)
- Brown Ch.R., Brown M.B. Avian coloniality. Progress and Problems. *Curr. Ornithol.*, 2001, vol. 16, pp. 1-82.
- Darling F.F. *Bird flocks and the breeding cycle*. Cambridge Univ. Publ., 1938, 124 p.
- Emlen S.T., Demong N.J. Adaptive significance of synchronized breeding in a colonial bird: a new hypothesis. *Science*, 1975, vol. 188, pp. 1029-1031.
- Glasser G.T., Winter R.F. Critical values of rank correlation for testing the hypothesis of independence. *Biometrika*, 1961, vol. 48, pp. 444-448.
- McNichol M.K. Larid site tenacity and group adherence in relation to habitat. *Auk*, 1975, vol. 92, no. 1, pp. 98-104.
- Mel'nikov Yu.I. Certain Adaptations in Coastal Birds. *Soviet J. Ecol.*, 1983, vol. 13, no. 2, pp. 134-139.
- Mel'nikov Yu.I. Dynamics of the Spatial Distribution Pattern of Larid Birds during an 11-year Climate Cycle (the Selenga River Delta, Southern Lake Baikal). *Russ. J. Ecol.*, 2014, vol. 45, no. 1, pp. 54-61.
- Nisbet I.C.T. Selective effects of predation in a tern colony. *Condor*, 1975, vol. 77, no. 2, pp. 221-226.
- Waddington C.H. Canalization of development and the inheritance of acquired characters. *Nature*, 1942, vol. 150, no. 1247, pp. 563-565.
- Westerskov K. Method for determining the age of game bird eggs. *J. Wildlife Managem.*, 1950, vol. 14, no. 1, pp. 56-57.
- Wittenberger J.F., Hunt G.L. The adaptive significance of coloniality in birds. *Curr. Ornithol.*, 1985, no. 8, pp. 2-77.

Мельников Юрий Иванович
кандидат биологических наук,
заведующий аспирантурой
Байкальский музей ИИЦ СО РАН
Россия, 664520, Иркутская область,
пос. Листвянка, ул. Академическая, 1
e-mail: yumel48@mail.ru

Mel'nikov Yuriy Ivanovich
Candidate of Sciences (Biology),
Head of Postgraduate Studies
Baikal Museum ISC SB RAS
1 Akademicheskaya St., Listvyanka Settl.,
Irkutsk Region, 664520, Russian Federation
e-mail: yumel48@mail.ru