

На правах рукописи

Карагичева Юлия Владимировна

**ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ БЕЛОЩЁКОЙ КАЗАРКИ
(*BRANTA LEUCOPSIS*) ПРИ ОСВОЕНИИ НОВЫХ
МЕСТООБИТАНИЙ В СУБАРКТИКЕ**

специальность 03.02.04 – зоология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Москва 2011 г.

Работа выполнена на кафедре зоологии позвоночных биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова

Научный руководитель:

доктор биологических наук,
ведущий научный сотрудник
Иваницкий Владимир Викторович

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук,
ведущий научный сотрудник
Сырочковский Евгений Викторович
Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н.Северцова РАН

кандидат биологических наук,
научный сотрудник
Гриньков Владимир Григорьевич
Кафедра биологической эволюции биологического
факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова

Ведущая организация:

ФГУ Всероссийский научно-исследовательский
институт охраны природы Министерства природных
ресурсов и экологии Российской Федерации

Защита диссертации состоится 7 ноября 2011 г. в 17.00 на заседании диссертационного совета Д 501.001.20 при Московском государственном университете имени М.В.Ломоносова по адресу: 119991 Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12, Биологический факультет, ауд. М-1
Факс: 8(495)939-17-46; e-mail: *irbeme@mail.ru*

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке биологического факультета МГУ имени М.В.Ломоносова

Автореферат разослан « _____ » _____ 2011 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,
доктор биологических наук, профессор

И.Р.Бёме

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Изучение закономерностей динамики численности птиц – одна из самых актуальных проблем современной орнитологии и популяционной экологии. Для подобных исследований особый интерес представляют виды, численность которых заметно изменяется на протяжении относительно коротких периодов времени. В силу того, что численность многих видов в последнее время сокращается, и из-за необходимости решения практических задач охраны таких видов в центре внимания орнитологов чаще всего оказывались виды и популяции со снижающейся численностью. Обратных примеров известно совсем немного. Один из наиболее ярких среди них – происходящее в последние годы быстрое нарастание численности некоторых видов европейских гусеобразных птиц. Закономерности процессов, происходящих в популяциях гусеобразных при быстром нарастании их численности, изучены недостаточно. В особенности перспективным объектом для изучения процессов подобного рода может быть белошекая казарка, популяционные изменения которой затронули не только численность вида, но и его ландшафтно-географическую приуроченность.

В течение нескольких последних десятилетий белошекая казарка перешла из статуса угрожаемого в категорию одного из наиболее многочисленных видов гусеобразных птиц (Madsen *et al.* 1999). Особого внимания заслуживает популяция белошеких казарок, которая исходно гнездилась в российской Арктике (на архипелаге Новая Земля и на острове Вайгач). С 1970-х гг. гнездовой ареал вида в этом регионе постепенно расширялся к югу, стали появляться новые колонии на путях миграции в Субарктике и, наконец, белошекие казарки начали гнездиться на местах зимовок в умеренных широтах. В настоящее время колонии этого вида существуют в прибрежной зоне европейского севера России, Швеции (о-в Готланд), Эстонии, Нидерландов. Расширение спектра гнездовых местообитаний и быстрое нарастание численности делает белошекую казарку из русско-балтийско-североморской популяции интереснейшим объектом для популяционных исследований.

Цели и задачи исследования. Цель настоящей работы – изучение размножения белошекой казарки в условиях Субарктики и выявление ключевых биологических

особенностей вида, обеспечивающих его способность быстро осваивать новые гнездовые местообитания.

Для достижения этой цели поставлены следующие задачи:

1. Изучить закономерности и движущие силы динамики пространственной структуры новообразованной колонии белошекой казарки на стадии ее формирования на приморском марше в Субарктике;
2. Оценить условия гнездования белошекой казарки в новых для нее гнездовых местообитаниях – на приморском марше – и выявить основные факторы, оказывающие влияние на успешность гнездования;
3. Используя данные, полученные с использованием индивидуального мечения, оценить роль предыдущего опыта гнездования при выборе казарками места для гнездовой территории;
4. Проанализировать состав рациона белошеких казарок в период насиживания и вождения выводков. Изучить особенности кормового поведения самок во время насиживания.

Научная новизна работы. Впервые в условиях Субарктики, недавно освоенной белошекой казаркой, в течение ряда лет детально прослежена динамика колонии белошекой казарки на стадии ее роста и проанализирован процесс ее развития. Изучена ландшафтно-биотопическая структура колонии, проанализированы факторы, влияющие на успешность размножения птиц. На основании многолетних наблюдений за особями, мечеными цветными кольцами, впервые получены данные о межгодовых изменениях места гнездования в зависимости от репродуктивного успеха и локальной плотности на разных участках колонии. Получены новые данные о кормодобывающем поведении казарок, а также рационе птенцов и взрослых птиц.

Практическое значение работы. Материалы настоящего исследования могут служить теоретической основой для прогнозирования динамики численности белошекой казарки как в сравнительно недавно освоенных ею гнездовых местообитаниях в российской Субарктике, так и в других частях ареала, что представляет непосредственный практический интерес с точки зрения принятия решений в области управления популяциями данного вида. Материалы диссертации могут быть востребованы как природоохранными, так и охотничьими

организациями. Кроме этого, они могут быть использованы в курсах «Экология» и «Охрана природы» вузов, готовящих студентов биологических специальностей.

Апробация работы. Материалы диссертации представлены на VIII, X, XII и XIII ежегодных конференциях Международной группы по изучению гусеобразных (Goose Specialist Group) – Одесса, Украина, 2004; Xanten, Germany, 2007; Hollviken, Sweden, 2009; Элиста, Калмыкия, 2011; на III Международном симпозиуме по водоплавающим птицам Северной Евразии (3rd International Symposium on Waterfowl of Northern Eurasia, Санкт-Петербург, 2005). Материалы работы обсуждались на семинаре «Lunchmeetings» лаборатории экологии животных Королевского университета Гронингена (Animal Ecology Group, the Royal University of Groningen), на семинарах лабораторий экологии и орнитологии кафедры зоологии позвоночных биологического факультета МГУ им. М. В. Ломоносова и на семинарах Рабочей группы по гусеобразным Северной Евразии.

Публикации. По материалам исследований опубликовано 11 научных работ, в том числе 2 статьи в изданиях, рекомендованных ВАК.

Объем и структура работы. Диссертация изложена на 130 стр. машинописного текста и состоит из введения, пяти глав, заключения, выводов и списка цитируемой литературы, включающего 141 работу, из них 121 на иностранных языках. Работа содержит 5 таблиц и 24 рисунка.

Благодарности. Я благодарна моему научному руководителю В. В. Иваницкому за ценные советы и поддержку. Глубокую признательность я бы хотела выразить Е. Н. Гуртовой и К. Е. Литвину, многолетняя совместная работа с которыми на Баренцевом и Белом морях способствовала развитию моих профессиональных навыков. Я также благодарна всем участникам экспедиций, принимавшим участие в сборе данных. Большое спасибо С. Б. Розенфельд, М. Н. Иванову, М. Ю. Плещу и М. Г. Нечаеву за предоставленные материалы. Я искренне признательна Д. В. Добрынину за помощь в освоении методов дистанционного зондирования и А. А. Савельеву за консультирование в области статистического анализа. Я сердечно благодарна А. Б. Поповкиной, оказавшей неоценимую помощь в подготовке диссертации на всех ее этапах. Спасибо Э. Н. Рахимбердиеву за долгие дискуссии, благодаря которым были отточены представленные в работе идеи, за консультации по статистической обработке и презентации материала, а также за

поддержку в процессе написания диссертации. Отдельное спасибо моим родителям за терпение, понимание и поддержание моей уверенности в необходимости защиты.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ВВЕДЕНИЕ

Обоснована актуальность исследования, сформулированы его цель и задачи.

Глава 1. Обзор литературы

Приведены данные о современной динамике численности мировой популяции белошекой казарки и изменении ее гнездового ареала, а также представления о предполагаемых причинах роста численности. Представлены сведения о биологии вида с более детальным рассмотрением гнездовой биологии, социальной организации в стаях и на колониях белошекой казарки. Кратко изложены современные представления о причинах перехода к колониальному размножению некоторых видов гусеобразных птиц. Рассмотрены негативные и позитивные стороны колониальности. Особое внимание уделено такому последствию колониального образа жизни, как использование опыта других особей. Приведен обзор работ, в которых изучались значение личного опыта и использования общественной информации и метода проб и ошибок при выборе местообитаний у птиц (в т.ч. у гусеобразных) и роль индивидуальных решений в динамике колонии. Обобщены представления о роли доступности и выбора местообитаний в динамике популяций разных видов гусей, в том числе белошекой казарки. Приведен обзор исследований об использовании кормовых ресурсов гусями и о различиях в кормовой специализации разных видов гусей. Приведены результаты исследований, демонстрирующие некоторые проблемы, с которыми казарки могут сталкиваться при гнездовании в южных местообитаниях.

Глава 2. Районы проведения исследований

Данные по биологии гнездования казарки собирали в колонии в Колоколковой губе Баренцева моря ($68^{\circ}55'$ с.ш., $52^{\circ}20'$ в.д.; рис. 1). По литературным данным (van Eerden, 2000), первые гнезда белошекой казарки в Колоколковой губе были обнаружены в начале 1990-х гг. на Чаичьих островах, но уже к 2000 г. была образована колония на материке (рис. 1). В настоящее время колония насчитывает более 2000 гнездящихся пар, и располагается в основном на

приморском марше (лайде), а также распространяется в прилежащие местообитания. Гнездящиеся казарки используют следующие типы местообитаний (Lavrinenko, Elsakov, 2002): низкий марш (НМ), средний марш (СМ), «молодые» (с геоморфологической точки зрения) дюны (ДН); «старые» дюны с растительностью кустарничковых и лишайниковых тундр и пресноводными болотами в понижениях (далее – «тундра и пресноводные болота» (ТБ) (рис. 2). Песцы крайне редко посещали колонию в районе исследований. Основной ущерб гнездам причиняли поморники и чайки.

На п-ове Канин исследованная колония белошеких казарок была приурочена к лайде в дельте р. Шойны ($67^{\circ}50'$ с.ш., $44^{\circ}21'$ в.д.), исходно служившей местом остановки для мигрирующих птиц. Эта колония образовалась раньше колонии в Колоколковой губе, в 1980-е гг. (Filchagov, Leonovich, 1995). По геоморфологическим характеристикам лайда в дельте р. Шойны отличается от лайды в Колоколковой губе, но в целом условия гнездования оказались сходными. Большинство гнезд белошеких казарок располагается непосредственно на лайде. Часть колонии распространяется в прилежащие дюны и бугристо-кустарничковую тундру. После вылупления птенцов семьи со всей колонии спускаются на марш.

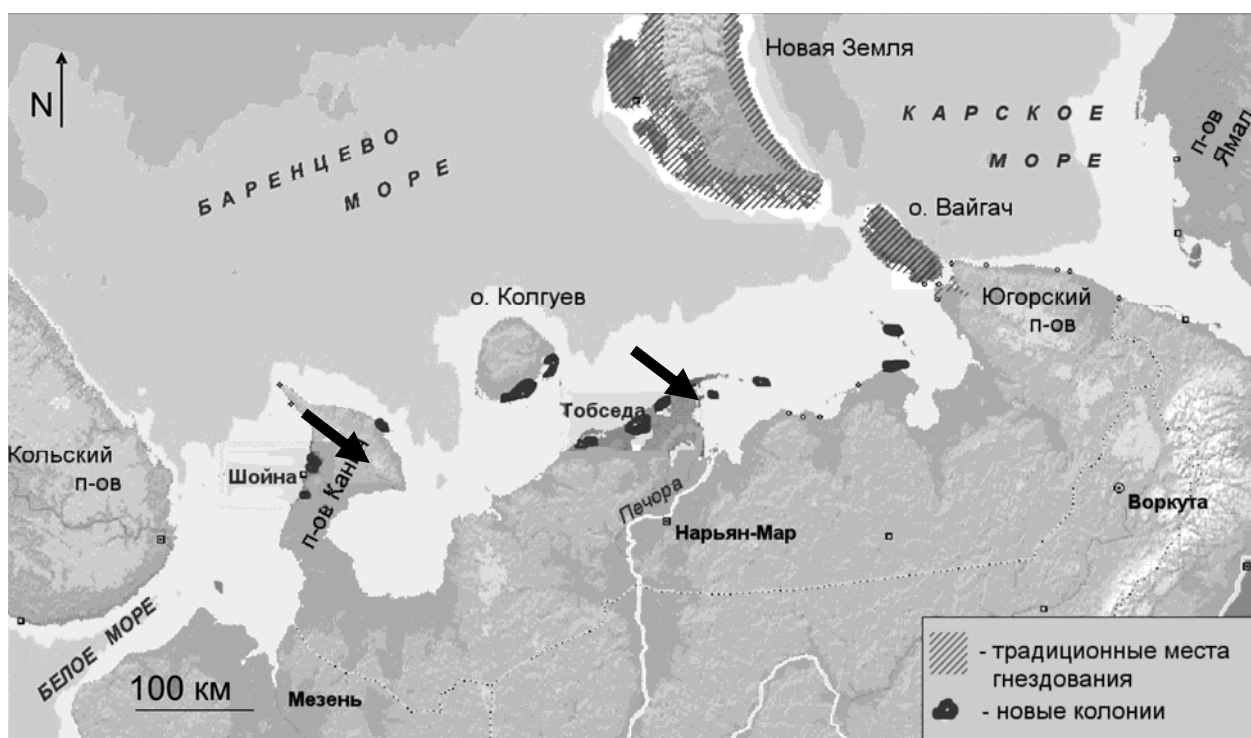


Рисунок 1. Расположение мест гнездования белошекой казарки в российской Арктике и Субарктике и районов исследований автора (отмечены стрелками).

Глава 3. Материалы и методы

3.1. Сбор данных.

3.1.1. Биология гнездования белошекой казарки. Информацию о гнездах белошекой казарки (GPS-координаты, размер кладки, даты откладки первого яйца, начала насиживания и вылупления и успех гнездования) собирали в колонии в Колоколковой губе в 2003–2007 гг. при многократном регулярном посещении колонии в период гнездования. Для анализа влияния различных факторов на успех гнездования использована информация о судьбе гнезд, найденных в 2004–2010 гг. в пределах ключевого участка – территории в западной части колонии площадью около 9 км². Всего за 2004 – 2007 гг. на ключевом участке обнаружено 4869 гнезд, в анализе использованы 3119 гнезд с известной судьбой. Успех гнездования считали положительным, если было очевидно, что в гнезде вылупился хотя бы один птенец. Далее мы вводим параметр «вероятность успешного гнездования», используя в уравнениях регрессии успех гнездования как бинарную (1/0) зависимую переменную. Для оценки плотности гнездования казарок использовали усредненное расстояние до трех ближайших соседей (модифицированный метод ближайшего соседа по Clark, Evans (1954)). Дату начала гнездования (дату откладки первого яйца, зарегистрированную при находке гнезда или рассчитанную по дате вылупления) центрировали по дате пика начала гнездования в каждом году.

Чтобы определить принадлежность каждого гнезда к одному из выделенных местообитаний создали карту природных комплексов на основе спутникового снимка района исследований ETM+LANDSAT7, обработанного под руководством и при помощи Д. В. Добрынина в модуле NeRIS программы Scanex Image Processor v.3.0 (RDC ScanEx 2009).

Для индивидуального распознавания гнездящихся казарок их ежегодно метили цветными пластиковыми кольцами с выгравированным кодом. Всего в 2002–2009 гг. было помечено 1486 казарок (из них 666 птенцов).

Динамику численности гнездящихся птиц на колонии оценивали на основе данных, полученных в ходе работы экспедиции в 2002–2009 гг., и сведений, почерпнутых из литературы.

3.1.2. Использование кормовых ресурсов и состав рациона белошекой казарки в период размножения. Кормовое поведение казарок и динамику использования

кормовых ресурсов на колонии на разных этапах насиживания исследовали, наблюдая за гнездящимися парами методом сканирующих учетов в 2004 и 2005 гг. Эти наблюдения автор проводил под руководством и при участии Е. Н. Гуртовой. Общее время наблюдений составило около 500 часов (более 200 часов в каждый из сезонов).

Анализ рациона белошеких казарок во время гнездования и вождения выводков проводили на основе материала, собранного в 2009 г. на колонии белошекой казарки в дельте р. Шойны на п-ове Канин (Белое море) и любезно предоставленного автору С. Б. Розенфельд, М. Н. Ивановым, М. Ю. Плещом и М. Г. Нечаевым. Для оценки состава рациона проанализировано 119 проб экскрементов: 100 – от насиживающих самок, по 25 в каждом местообитании (тундра, низкий марш, средний марш и возвышенная часть марша, поросшая сухим травостоем), 10 – от взрослых казарок с выводками и 9 – от птенцов. Копрологический кутикулярный анализ выполнен С. Б. Розенфельд, статистический анализ его результатов – автором работы.

3.2. Статистический анализ.

3.2.1. Биология гнездования белошекой казарки. Анализ данных выполнен в программе R 2. 10.1 (R Development Core Team, 2009). Предварительную обработку данных производили в программе Microsoft Access 2003.

Зависимость вероятности успешного гнездования от усредненного расстояния до трех ближайших соседей, размера кладки, даты начала гнездования, местообитания и года оценивали посредством обобщенной линейной регрессии (generalized linear modeling). Статистически недостоверные переменные элиминировали из уравнения обратным упрощением регрессионного уравнения методом ANOVA. Обобщенная линейная регрессия использована также для оценки различий в размерах кладок в разных местообитаниях и при разных датах начала гнездования и начала насиживания, а также для анализа зависимости усредненного расстояния до трех ближайших соседей от года и местообитания.

Различия между местообитаниями по центрированной дате начала гнездования выявляли путем обобщенной оценки методом наименьших квадратов (generalized least squares estimation).

В анализе перемещений гнездящихся пар использовали данные, полученные для 55 меченых пар белошеких казарок (всего 81 регистрация перемещений) в 2003–2007 гг. Чтобы оценить расстояние перемещения гнездовых территорий меченых пар между сезонами в зависимости от успеха гнездования, рассчитали расстояние перемещения как расстояние между точками нахождения гнезда в год_t и год_{t+1} и провели его регрессию от успеха гнездования в год_t. Чтобы определить, перемещались ли неудачно гнездившиеся пары в более плотные участки колонии в последующий сезон, рассчитали разницу усредненного расстояния до трех ближайших соседей в год_t и год_{t+1} и соотнесли ее с успехом гнездования данной пары в год_t. Также оценили вероятность возвращения на колонию в год_{t+1} в зависимости от успеха гнездования в год_t (167 пар). Проблему повторных наблюдений, возникшую в результате неоднократных наблюдений за некоторыми парами, решили, применив смешанное моделирование (generalized linear mixed-effects modelling по Venables, Ripley (2002) и linear mixed-effects modelling по Pinheiro *et al.* (2009)), введя номер пары в качестве случайной переменной (random variable).

3.2.2. Использование кормовых ресурсов и состав рациона белошекой казарки в период размножения. Характер зависимости продолжительности и вероятности отлучек самок с гнезда от времени суток, стадии (дня) насиживания и внешней температуры предварительно оценивали с помощью аддитивной (нелинейной) регрессии (generalized additive modeling). Для проверки достоверности линейной и квадратичной зависимостей провели смешанную регрессию, где случайной переменной служил номер гнезда.

Для выявления различий между рационами белошеких казарок разных возрастов и из разных местообитаний использовали ординацию (анализ главных компонент и анализ избыточности) и модель преодоления барьеров (hurdle model), примененную к группам кормов, давшим наибольшую нагрузку на первые три оси ординат.

Глава 4. Результаты

4.1. Биология гнездования белошекой казарки.

4.1.1. Общие сведения. Доля успешных гнезд на исследованной колонии варьировала между местообитаниями (54,7–76,7 %) и годами (48,3–85,8 %). В

среднем, за все годы проведения исследования (2004–2007) доля успешных гнезд составила 68,3 %. Данный показатель значительно превышает долю успешных гнезд в колониях белошекой казарки в высокой Арктике, где нередки случаи тотальной гибели гнезд из-за разорения их песцами или после длительных снегопадов. Так, на острове Вайгач средняя доля успешных гнезд в колониях белошекой казарки за три года исследований составила 26,9 % (Литвин, 1991). Варьирующие погодные условия в начале сезона размножения отражались на сроках начала гнездования: в годы с поздним наступлением фенологической весны гнездование начиналось позже.

4.1.2. Динамика колонии. За период с 1998 по 2003 гг. численность белошекой казарки в колонии в Колоколковой губе выросла с 245 до более 2000 гнездящихся пар (van Eerden, 2000; Mineev, Mineev, 2004). Динамика числа гнездящихся пар различалась на Чаичьих островах и в разных местообитаниях на материке. Число гнездящихся пар в месте основания колонии, на островах, возросло, вышло на плато и с 2006 г. стало постепенно уменьшаться (рис. 2). Распространение колонии на материк началось после 1994 г. (Сыроечковский мл., 1995). Численность гнездящихся пар в материковой колонии достигла максимума в 2003 г. и начала снижаться в связи со снижением числа гнездящихся пар на низком марше, на ключевом участке, а также за его пределами, в восточной части колонии. Число гнездящихся пар на среднем марше в пределах ключевого участка оставалось стабильным до 2009 г., когда их численность резко снизилась из-за естественного разрушения гнездовых местообитаний. В дюнах, а также в тундре и на пресноводных болотах численность гнездящихся пар продолжала расти вплоть до 2009 г. (рис. 2). С ростом числа гнездящихся пар в колонии усредненное расстояние до трех ближайших соседей повсеместно уменьшалось (локальная плотность гнезд увеличивалась; $P < 0.001$), но на низком марше изменение усредненного расстояния до трех ближайших соседей из года в год происходило медленнее, чем в остальных местообитаниях ($P = 0.01$).

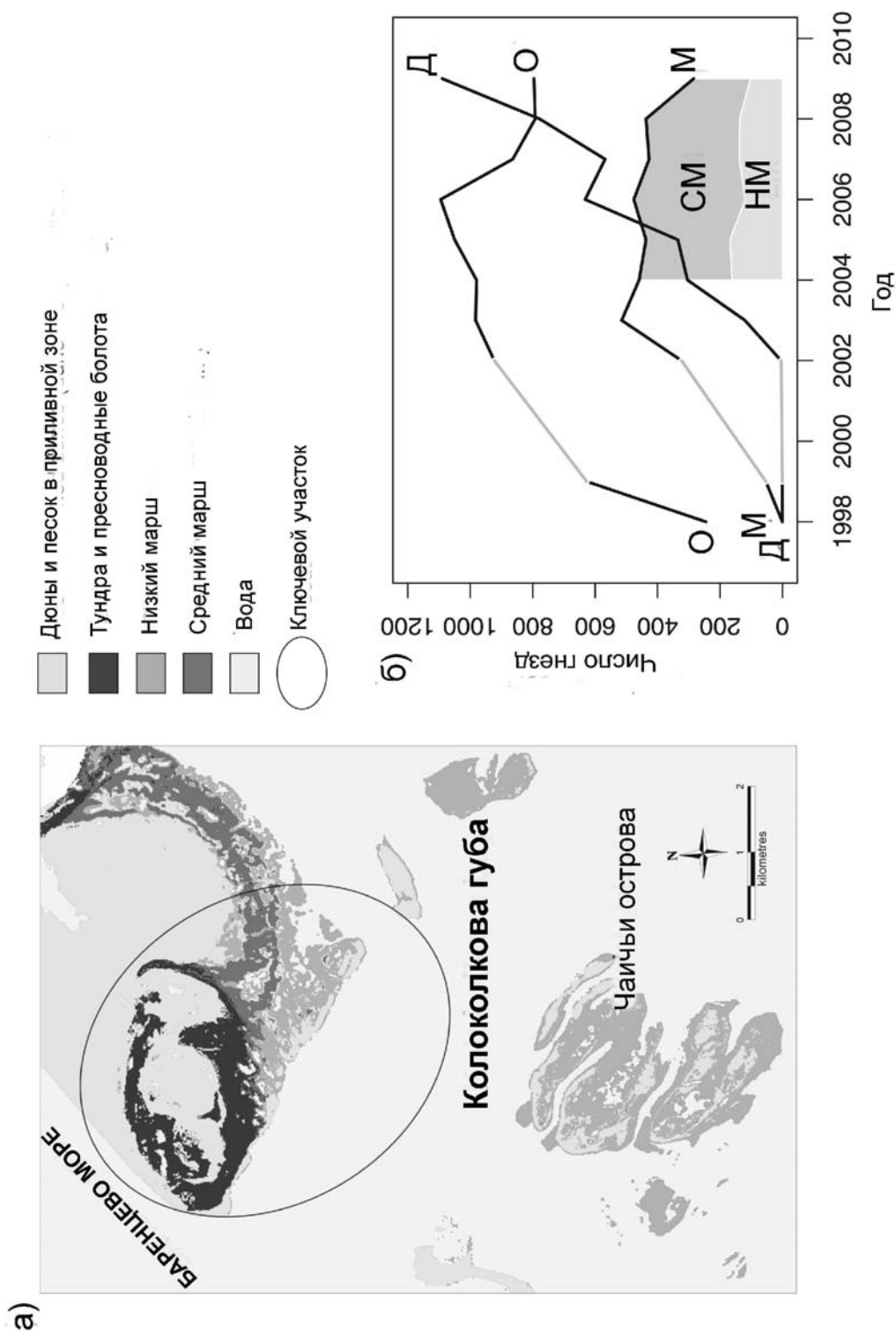


Рисунок 2. а) Карта района работ в Колоколковой губе с выделенными местообитаниями; б) Динамика числа гнезд в колонии в Колоколковой губе, на материке и на Чайчьих островах (О). Материковый марш (М) включает в себя низкий марш (НМ) и средний марш (СМ), дюнная часть (Д) объединяет дюны и тундру и пресноводные болота. Соотношение числа гнезд на низком и среднем марше известно, начиная с 2004 г. (показаны заливкой). Данные для 1998–1999 гг. получены из литературных источников (van Eerden, 2000; Mineev, Mineev, 2004).

4.1.3. Зависимость вероятности успешного гнездования от типа местообитания, плотности гнездования, размера кладки и даты начала гнездования в разные годы. Вероятность успешного гнездования повышалась с увеличением локальной плотности гнездования (отрицательная связь с усредненным расстоянием до трех ближайших соседей в регрессионной модели 1; $P = 0.003$). Вероятность успешного гнездования на низком марше была во все годы ниже, чем на среднем марше ($P < 0.001$), а в 2004–2006 гг. также меньше, чем в дюнной части полуострова ($P < 0.001$).

В пределах размера кладки в 6 яиц наблюдали положительную связь вероятности успешного гнездования от числа яиц в кладке, а при кладках более 6 яиц (результат подкладки яиц чужими самками) – отрицательную.

Вероятность успешного гнездования на колонии не зависела от даты начала гнездования.

4.1.4. Различия в размере кладки и центрированной дате начала гнездования между местообитаниями. Снижение размера кладки в поздних кладках. В целом значения центрированной даты начала гнездования статистически не различались между местообитаниями, и лишь в дюнах пик начала гнездования отмечался позже, чем в тундре и пресноводных болотах ($P < 0.001$). Отсутствие статистически достоверных различий между местообитаниями по центрированной дате начала гнездования позволяет утверждать, что синхронность начала гнездования в исследованной колонии довольно высока.

Средний размер кладки на среднем марше был больше, чем на низком марше и в тундре и пресноводных болотах ($P = 0.03$ и $P < 0.001$, соответственно), а в тундре и пресноводных болотах – меньше, чем в трех других местообитаниях ($P = 0.06$, $P = 0.03$ и $P < 0.001$ при сравнении с дюнами, низким и средним маршем, соответственно). Во все годы средний размер кладки в колонии линейно снижался в ряду кладок, отложенных до, во время и после пика гнездования ($df = 1$, $\chi^2 = 17.8, P < 0.001$).

4.1.5. Межсезонные перемещения территорий гнездящихся меченых пар и предшествующий успех гнездования. Расстояние между гнездами одной и той же (меченой) пары в два смежных сезона (в год t и в год $t+1$) варьировало у разных пар от 1 до 4422 метров. Птицы, потерявшие кладку в год t , перемещались на большее

расстояние, чем птицы, успешно выведшие потомство ($P = 0.004$). Пары, потерявшие кладку в год t , гнездились ближе к соплеменникам в год $t+1$, что следует из достоверно меньшего значения разницы усредненного расстояния до трех ближайших соседей среди неуспешных пар ($P = 0.008$). Вероятность возвращения пары на колонию в год $t+1$ не зависела от ее успеха гнездования в год t . Таким образом, потеря кладки не провоцирует отселение птиц с колонии (рис. 3).

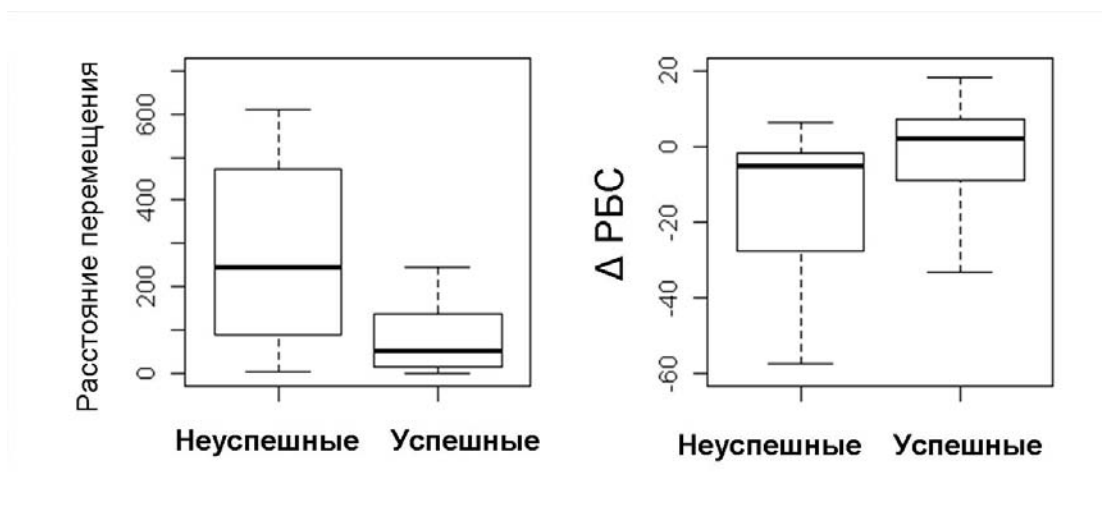


Рисунок 3. Расстояние перемещения гнездовой территории меченой пары между сезонами (а) и разность усредненного расстояния до трех ближайших соседей (РБС) между сезонами (б) в зависимости от успеха гнездования в первый из сезонов.

4.3. Использование белошековыми казарками кормовых ресурсов в период размножения.

4.3.1. Изменения интенсивности кормежки самок белошековой казарки во время насиживания. Продолжительность отлучек самок с гнезда варьировала от 1 до 183 минут, снижаясь к концу насиживания ($P < 0.01$). Частота схода с гнезда возрастала в середине периода насиживания и падала в последние дни ($P < 0.01$). Наиболее плотное насиживание (и наименее интенсивная кормежка) было характерно для последних дней инкубационного периода. Даже в тех случаях, когда сошедшие с гнезд самки покидали гнездовую территорию, они кормились в пределах нескольких сот метров от гнезда.

4.3.2. Анализ рациона белошековых казарок в период гнездования и вождения выводков. В экскрементах самок, использовавших разные типы гнездовых биотопов, были обнаружены те же виды растений, которые встречались в непосредственной близости от гнёзд. Таким образом, в период насиживания

стратегия белощёкой казарки в районе работ выражается в том, чтобы минимизировать расстояние до места кормёжки в ущерб качеству кормов при гнездовании в субоптимальных биотопах.

Значительную долю рациона птенцов (медиана = 12,2 %) и взрослых казарок при выводках (8,6 %) составили прикорневые части побегов бескильницы (*Puccinellia phraganodes*). Зеленые части побегов бескильницы в большей степени были характерны для рациона взрослых казарок при выводках (19 %) и в меньшей степени – для рациона птенцов (4,8 %).

Глава V. Обсуждение

5.1. Биология гнездования белощёкой казарки в Субарктике

5.1.1. Динамика новообразованной колонии белощёкой казарки в Колоколковой губе. Колония белощёкой казарки в Колоколковой губе, образовавшись на Чаичьих островах, в течение нескольких лет распространилась на материк, последовательно расширяясь от низкого марша к дюнной части полуострова. Форма кривых роста численности гнездящихся пар в разных частях колонии, а также динамика плотности гнёзд внутри выделенных местообитаний свидетельствуют о действии ограничивающих факторов, связанных с плотностью. Однако, согласно нашим результатам, вероятность успешного гнездования была положительно связана с плотностью гнёзд. Считается, что критические плотности оказывают отрицательный эффект на успех гнездования за счет повышенного стресса, и гуси лишь вынужденно сокращают расстояние между собственным гнездом и гнездами соседей, обычно из-за часто наблюдаемого в Арктике дефицита мест, пригодных для гнездования (Литвин, 1991). В исследованной нами колонии минимальное расстояние до ближайшего соседнего гнезда составило 1–2 м, однако лишь в редких случаях (2,5 %) гнезда казарок были расположены настолько близко друг к другу (ближе 12 м), что это могло негативно сказаться на вероятности выживания кладок до вылупления. Это свидетельствует об отсутствии дефицита мест для гнездования на колонии казарок в Колоколковой губе.

5.1.2. Предполагаемый механизм адаптивной динамики колонии белощёкой казарки. Согласно результатам нашего анализа межгодовых изменений местоположения гнёзд меченых птиц, после удачного размножения казарки

склонны гнездиться неподалёку от своего прошлогоднего гнезда. Между тем пары, потерявшие кладку, перемещаются на расстояние до нескольких километров внутри района исследований, стремясь при этом основать гнездовую территорию в более плотном участке колонии, где вероятность успешного гнездования в среднем выше. Перемещения таких птиц в лучшие местообитания должны приводить к перераспределению гнезд в колонии: снижению их числа на участках, где вероятность успешного размножения относительно низка, и его росту на участках, где успех гнездования стабильно высок. Действительно, на низком марше, где успех гнездования был достоверно ниже, чем в других местообитаниях, постепенное снижение числа гнезд происходило, как минимум, с 2004 г., тогда как в дюнной части численность гнездящихся птиц быстро росла, а на среднем марше оставалась стабильной вплоть до 2009 г.

Отсюда мы заключаем, что индивидуальные решения о смене гнездовой территории являются одной из движущих сил, формирующих колонию с момента ее основания, и помогают корректировать распределение гнезд с учетом меняющихся условий в ее локальных участках. Они же позволяют исправлять возможные «ошибки», возникающие при освоении птицами незнакомых им местообитаний, результатом которых является концентрация гнезд в субоптимальных местообитаниях при незаполненности оптимальных.

Расширение колонии, по-видимому, происходит за счет расселения молодых птиц. Косвенным подтверждением тому может служить скошенное в сторону низких значений распределение размеров кладки в наиболее поздно освоенной казарками дюнной части полуострова, которая активно заселялась в период сбора данных, а также тот факт, что из 12 окольцованных птенцами и вернувшихся на колонию самок 7 гнездились в дюнной части колонии. Там же гнездилась пара меченых птиц в возрасте одного года. О том, что склонность к расселению особенно свойственна молодым птицам, свидетельствуют результаты и многих других орнитологических исследований (Cooke, Abraham, 1980; Erwin *et al.*, 1981; Swingland, Greenwood, 1984).

5.1.3. Условия, обеспечившие возможность гнездования белошекой казарки на материке. Снижение численности гнездящихся пар белошеких казарок на Чаичьих островах дает основание полагать, что успех гнездования там был относительно

невысок. Эти острова представляют собой низкие марши, и условия гнездования на них – скудная растительность и подверженность затоплению – соответствуют условиям в аналогичных местообитаниях на материке. Несмотря на благоприятные условия на материке, колония белошекой казарки на побережье появилась, по-видимому, лишь спустя почти 10 лет после начала гнездования на Чаичьих островах (Сыроечковский мл., 1995; van Eerden, 2000). Исходное предпочтение островов материке гнездящимися казарками, вероятно, было данью безопасности, поскольку на островах нет наземных хищников. Длительность промежутка времени между появлением колонии на островах и выходом ее на материк можно объяснить гнездовой филопатрией казарок, а также неудачами при попытках гнездования птиц-пионеров на материке. Так, обнаружение в 2007 г. на западном берегу залива группы гнезд, полностью разоренных медведем, свидетельствует в пользу того, что формирование колонии на ранних этапах неизбежно проходит стадию «проб и ошибок».

5.1.4. Использование информации индивидуумами и раннее формирование гусиной колонии. Верность местообитаниям взрослых птиц и занятие периферии колонии молодыми, а также переселение в местообитания, где плотность и успех гнездования выше, характерны и для других видов колониальных гусей (Ganter, Cooke, 1998; Литвин, 1991; Lecomte *et al.*, 2008). Таким образом, мы предполагаем существование универсального механизма пространственной динамики колонии гусей и казарок, основанного на индивидуальных решениях птиц. Эти решения связаны с наличием или отсутствием у них положительного опыта гнездования. Те белошекие казарки, которые обладают знанием о выгодных и, следовательно, желанных местообитаниях, могут использовать личный опыт при выборе места для гнездования. Впервые размножающиеся молодые казарки и птицы, потерявшие кладку на ранних этапах насиживания, не располагая подобными знаниями, полагаются на опыт соплеменников и пытаются гнездиться в плотно населенных участках колонии. Этот простой механизм эффективно обеспечивает адаптивную динамику колоний гусей и казарок даже в незнакомых местообитаниях. Особую роль при этом играет преимущество колониального образа жизни – возможность постоянного наблюдения за большим числом соседей, позволяющая быстро

находить оптимальные местообитания в новых местах гнездования, что создает почву для успешного расширения ареала.

5.1.5. Индивидуальные различия в принятии решения. Выявленная нами высокая дисперсия расстояний межсезонных перемещений гнездовых территорий среди меченых пар, потерпевших неудачу, может свидетельствовать об индивидуальных различиях в принятии решения. Они могут быть обусловлены различиями в природе факторов, послуживших причиной гибели гнезда (хищничество, затопление и прочие «внешние» причины, или же неудовлетворительное физическое состояние самки).

5.1.6. Размер кладки и вероятность успешного гнездования. Оптимальный размер кладки, при котором вероятность успешного гнездования была максимальной, составил 6 яиц, что превышает оцененную медиану размера кладки (4 яйца). Факторы, ограничивающие размер кладки у казарок, до конца не ясны. Тем не менее, уменьшенный, по сравнению с оптимальным, размер кладки до некоторого предела минимизирует негативные последствия гнездового паразитизма (подкладывания яиц чужими самками), распространенного на колониях гусеобразных птиц.

5.1.7. Предполагаемый механизм синхронизации начала гнездования. Несмотря на южное расположение колонии в Колоколковой губе (относительно традиционных местообитаний белошекой казарки в Арктике), начало гнездования на ней оказалось довольно синхронным. В целом выживаемость гнезд на колонии достоверно не зависела от даты начала гнездования, центрированной относительно пика начала гнездования. Поэтому мы предполагаем, что стабилизирующее воздействие на дату начала гнездования оказывают иные ограничивающие факторы, нежели успех гнездования, а именно: погодные условия ранней весной, с одной стороны (Alsos *et al.*, 1998; Prop *et al.*, 1984), и низкая выживаемость поздних выводков (Larsson *et al.*, 1998; Van der Jeugd *et al.*, 2009) – с другой.

5.2. Использование кормовых ресурсов белошекой казаркой в период размножения в Субарктике

5.2.1. Использование кормовых ресурсов белошекими казарками в период гнездования на приморском марше. В отличие от многих видов гусей, казарки придерживаются смешанной стратегии использования ресурсов, накапливая

существенные запасы жира на весенних остановках, но продолжая кормиться по прибытии на места гнездования и после начала насиживания (Drent, Daan, 1980; Black *et al.*, 2007). Наши наблюдения и результаты анализа рациона насиживающих самок (подробнее результаты анализа рациона обсуждаются в главе 5.2.2.) показали, что самки, гнездящиеся на марше и в его окрестностях, практически никогда не улетают от гнезда дальше, чем на несколько сотен метров, а самцы никогда не оставляют гнездовой территории. На колонии в дельте р. Шойны и самцы, и самки иногда покидали гнездовую территорию, однако, в большинстве случаев кормились неподалеку, так что гнездо оставалось в их поле зрения (С. Б. Розенфельд, личн. сообщ.). В то же время известно, что в Арктике при гнездовании на скальных выходах белошекие казарки вынуждены перелетать на значительные расстояния для кормежки. При этом самец всегда провожает самку к месту кормежки, на некоторое время оставляя гнездо без присмотра. Это, по-видимому, связано с тем, что сохранение визуального и акустического контакта с партнером для казарок важнее, чем сохранение визуального контроля над гнездом (Литвин, 1991). Возможность кормиться поблизости от гнезда снижает риск уничтожения кладки хищниками и уменьшает энергетические затраты гнездящихся птиц на добывание корма. Кроме того, это позволяет самкам больше времени тратить на кормежку во время отлучки с гнезда. Это дает нам основания полагать, что в Субарктике казарки имеют возможность более эффективно, чем в высокой Арктике, использовать время, проводимое вне гнезда. По сравнению же с гнездовыми местообитаниями в умеренных широтах, важным преимуществом субарктических районов является, на наш взгляд, то, что в условиях полярного дня птицы могут кормиться практически в любое время суток, поскольку ранее нами было показано, что на весенних остановках, по мере продвижения на север, абсолютное время, затрачиваемое казарками на кормежку, возрастает пропорционально продолжительности светового дня (Karagicheva, Gurtovaya, 2008).

5.2.2. Рацион белошеких казарок при гнездовании на приморском марше.

Анализ рациона показал, что, несмотря на предпочтение растительности низкого марша в качестве кормового ресурса, самки казарки, гнездившиеся за пределами марша, но поблизости от него, практически не летали на марш и кормились

растительностью, доступной поблизости от гнездовой территории, вне зависимости от ее питательных свойств. Тем не менее, после вылупления птенцов казарки из всех гнездовых местообитаний спускаются на марш, где существенную долю рациона птенцов и родителей составляют побеги бескильницы (*Puccinellia* spp.). Этот вид корма отличается высокой питательной ценностью: оптимальным соотношением белка и воды и малым количеством клетчатки и является наиболее предпочитаемым казарками (van der Graaf, 2006). Птенцы употребляют преимущественно прикорневые части побегов бескильницы, по-видимому, превосходящие по питательным качествам зеленые части побегов. Судя по сравнительным данным о скорости роста птенцов в колониях белошекой казарки в Колоколковой губе, на о-ве Готланд и в Нидерландах (van der Jeugd *et al.* 2009), качественное питание положительно сказывается на их физическом состоянии.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты нашего исследования свидетельствуют об успешном освоении белошекой казаркой новых для этого вида местообитаний в Субарктике. Успех этой экспансии тесно связан с общим нарастанием численности вида и обеспечен не только благоприятными, по сравнению с местообитаниями в высокой Арктике и в средней полосе, условиями для гнездования (легкодоступные и высококачественные кормовые ресурсы, широкий спектр и большая площадь пригодных для гнездования местообитаний), но и возможностью концентрации гнезд на участках с оптимальными условиями. При разнородности и динамичности локальных условий последнее достигается за счет того, что опытные птицы проявляют верность местам гнездования, где они успешно вывели птенцов, и избегают мест, в которых их постигла неудача, стараясь занять новую гнездовую территорию как можно ближе к плотно населенным участкам колонии. Таким образом, происходит своеобразное совместное тестирование новых местообитаний, при котором каждая особь стремится улучшить свои шансы на успешное гнездование, ориентируясь на собственный положительный опыт, а при его отсутствии – на опыт соплеменников. Основными предпосылками для эффективного использования как собственного опыта, так и информации о поведении других особей являются общие для всех видов гусей и казарок высокий

уровень социальной организации, большая продолжительность жизни и потенциальная возможность ежегодного размножения, а также длительные семейные связи. Ключевым же фактором, позволившим белошекой казарке расширить гнездовой ареал, мы считаем колониальный образ жизни, при котором «общественная» информация используется наиболее активно и эффективно. Именно колониальность объединяет белошекую казарку и белого гуся (Cooke *et al.* 1995), расширение гнездового ареала которых произошло естественным путём, а не вследствие интродукции человеком.

Кроме того, неприхотливость белошекой казарки, приспособленной к гнездованию в высокой Арктике, которая проявляется в такой адаптации, как широкий спектр потребляемых кормов (Розенфельд, 2009), несомненно, обеспечивает большой «запас прочности», которого с избытком хватает при столкновении с неблагоприятными условиями в новых местообитаниях.

ВЫВОДЫ

1. В условиях Субарктики успех гнездования на колонии белошекой казарки варьировал в разные годы и в разных местообитаниях, однако, доля успешных гнезд здесь была в среднем выше, чем в колониях, локализованных в Арктике.
2. Установлена положительная зависимость вероятности успешного гнездования от локальной плотности расположения гнезд и от размера кладки (до 6 яиц). В гнездах с числом яиц ≥ 7 вероятность успешного размножения снижалась.
3. На исследованной колонии белошеких казарок размер кладки был, в среднем, ниже, чем оптимальный, при котором вероятность успешного гнездования была максимальной. Таким образом, распространенный в колониях белошеких казарок гнездовой паразитизм (подкладывание яиц чужими самками) не оказывал существенного влияния на вероятность успешного гнездования.
4. Пространственная динамика новообразованной колонии является адаптивной (концентрация гнезд снижается в местообитаниях, где

вероятность успешного гнездования на протяжении длительного времени низка и возрастает в местообитаниях, где вероятность успешного гнездования стабильно высока) и обеспечивается решениями отдельных птиц о выборе места для гнездовой территории.

5. Основными движущими силами адаптивной динамики колонии являются стабилизация плотностных центров колонии в оптимальных местах, с одной стороны, и расселение – с другой.
6. Стабилизирующий эффект достигается за счет территориального консерватизма птиц, обладающих положительным опытом гнездования, а также центростремительного перемещения пар, потерпевших неудачу при гнездовании.
7. При благоприятных условиях расселение ведет к разрастанию основной колонии и образованию дочерних колоний.
8. Рацион насиживающих самок белошекой казарки в районе исследования зависел от состава растительности в окрестностях гнезд. Основу рациона выводков составили побеги бескильницы – галофитного злака, в изобилии произрастающего на засоленных почвах марша.
9. Белошекие казарки быстро осваивают новые для них местообитания в Субарктике благодаря использованию не только собственного опыта, но и опыта соседей по колонии при выборе местообитаний, а также благодаря пластичности в использовании кормовых ресурсов.

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в журналах из списка ВАК:

1. Karagicheva, J., Rakhimberdiev, E., Dobrynin, D., Savieliev, A., Rozenfeld, S., Pokrovskaya, O., Stahl J., Prop J., Litvin, K. 2011. Individual inter-annual nest-site relocation behaviour drives dynamics of a recently established Barnacle Goose *Branta leucopsis* colony in sub-arctic Russia. – *Ibis*, 153 (3): 622–626.
2. Rakhimberdiev, E., Verkuil, Y. I., Saveliev, A. A., Väisänen, R. A., Karagicheva, J., Soloviev, M. Y., Tomkovich, P. S. and Piersma, T. 2011. A global population redistribution in a migrant shorebird detected with continent-wide qualitative breeding survey data. – *Diversity and Distributions*, 17: 144–151.

Статьи в сборниках:

3. Warren, J.M., Karagicheva, J., Soida, R.S., Cutting, K.C. 2008. Factors affecting body condition of nesting White-faced Ibis *Plegadis chihi*. – Wader Study Group Bulletin, 115(3): 204.
4. Karagicheva, J.V., Gurtovaya, E.N. 2008. Foraging activity of Barnacle Geese *Branta leucopsis* during spring migration and pre-breeding period. – Vogelvelt 129: 233–238.

Материалы и тезисы конференций:

5. Гуртовая Е.Н., Карагичева Ю.В. 2003. Поведение гусей и казарок во время весенних остановок на полуострове Канин. – Современное состояние популяций, управление ресурсами и охрана гусеобразных птиц Северной Евразии: Тезисы докл. Междунар. симпозиума (23–28 апреля 2003 г., г. Олонец, Республика Карелия, Россия). Петрозаводск: 44–45.
6. Karagicheva, J. V., Gurtovaya, E. N. 2004. On using of territory by nesting barnacle geese in different biotopes. – 8th Annual Meeting of the Goose Specialist Group, Wetlands International, 5–10 March, Odessa, Ukraine: 62–65.
7. Карагичева Ю.В. 2005. Кормовая активность белошеких казарок (*Branta leucopsis*) в течение предгнездового, выводкового и линного периодов на местах гнездования и миграционных остановок в Арктике. – Гусеобразные птицы Северной Евразии: Тезисы докладов Третьего международного симпозиума (6–10 октября 2005 г., Санкт-Петербург, Россия). Санкт-Петербург: Картфабрика ВСЕГЕИ: 140–142.
8. Karagicheva J. V., Rakhimberdiev E. N., Dobrynin D. V., Saveliev A. A., Rozenfeld S. B., Pokrovskaya O. B., Litvin K. E.. Discovering new opportunities. Patterns of Barnacle Goose colony expansion and dispersion. – Abstracts of Goose Specialist Group, 12th meeting, Holviken, Sweden, 9–13 Oct. 2009.: 26.
9. Розенфельд С.Б., Карагичева Ю.В. 2010. Особенности питания самок белошекой казарки (*Branta leucopsis*) на лайдовых приморских лугах Европейского Севера. – Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых. Материалы Конференции молодых сотрудников и аспирантов Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова. Товарищество научных изданий КМК. М.: 270–277.

10. Карагичева Ю.В., Рахимбердиев Э.Н., Добрынин Д.В., Савельев А.А., Розенфельд С.Б., Покровская О.Б., Проп Й., Литвин К.Е. 2011. Роль индивидуальных решений при выборе места для гнезда в динамике колонии белощёких казарок (*Branta leucopsis*) на стадии формирования. – Тезисы докладов Международной конференции по гусеобразным Северной Евразии «Гусеобразные Северной Евразии: география, динамика и управление популяциями» (г. Элиста, 24–29 марта 2011 г.). Элиста: 38.
11. Литвин К.Е., Покровская О.Б., Анисимов Ю.А., Карагичева Ю.В. 2011. Динамика численности колоний белощёкой казарки (*Branta leucopsis*) в Колоколкой губе. – Тезисы докладов Международной конференции по гусеобразным Северной Евразии «Гусеобразные Северной Евразии: география, динамика и управление популяциями» (г. Элиста, 24–29 марта 2011 г.). Элиста: 50.