

УДК 591.556+598.243.5

ДЕМОГРАФИЧЕСКИЕ И ЭТОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ЗАКРЫТОГНЕЗДЯЩИХСЯ ЧИСТИКОВЫХ ПТИЦ (ALCIDAЕ, CHARADRIIFORMES) КОЛОНИИ ОСТРОВА ТАЛАН (ОХОТСКОЕ МОРЕ): ИЗМЕНЕНИЯ ЗА 20 ЛЕТ

© 2021 г. Д. С. Водолазова^{а, *}, А. В. Клёнова^{а, **}, В. А. Зубакин^{б, с}, Е. В. Зубакина^с

^аБиологический факультет Московского государственного университета
имени М.В. Ломоносова, Москва, 119234 Россия

^бИнститут проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова, Москва, 119071 Россия

^сСоюз охраны птиц России, Москва, 111123 Россия

*e-mail: aethia@yandex.ru

**e-mail: anna.v.klenova@gmail.com

Поступила в редакцию 06.08.2020 г.

После доработки 29.10.2020 г.

Принята к публикации 31.10.2020 г.

Сбор сведений о биологии морских птиц обычно происходит в локальных гнездовых поселениях в течение относительно небольших промежутков времени. Однако меняющиеся условия среды или текущее демографическое состояние конкретной популяции могут оказывать существенное влияние на поведение особей тех или иных видов, что становится заметным при долговременных исследованиях. В настоящем исследовании мы оценили возврат взрослых особей в места размножения, частоту смены партнера и гнездовых камер, а также встречаемость клубных пар у четырех видов чистиковых — большой конюги (*Aethia cristatella*), белобрюшки (*A. psittacula*), ипатки (*Fratercula corniculata*) и топорка (*F. cirrhata*), гнездившихся на о-ве Талан (Охотское море) в 2008–2015 гг., и сравнили результаты с аналогичными показателями для данной колонии, полученными в 1989–1991 гг. Успех размножения в 1989–1991 гг. у всех видов был высоким, в период 2008–2015 гг. у большой конюги и белобрюшки — наоборот, крайне низким. Кроме того, за время между этими периодами численность большой конюги и белобрюшки на острове снизилась в несколько раз, у топорка уменьшилась не столь существенно, а численность ипатки, наоборот, возросла. В 2008–2015 гг. были индивидуально помечены цветными кольцами 339 больших конюг, 57 белобрюшек, 38 ипаток и 44 топорка. Средняя доля возврата в колонию на следующий год в этот период составила 77, 82, 66 и 85% для большой конюги, белобрюшки, ипатки и топорка соответственно. 62% пар больших конюг и 46% пар белобрюшек распались на следующий сезон, при этом распад пар по причине вероятной гибели одного из партнеров у обоих видов происходил лишь в половине случаев; в остальных 50% случаев распад пар происходил при жизни обоих партнеров — каждый из них продолжал появляться в колонии и формировал новую пару. Гнездовую камеру меняли на следующий год 16% больших конюг, 12% белобрюшек и 22% топорков. От 13 до 18% больших конюг, белобрюшек и ипаток формировали клубные пары помимо основных (брачных) пар; клубные пары мы зафиксировали и у топорка. Для него, а также белобрюшки и ипатки клубные пары описаны впервые. Наша работа показала, что, несмотря на произошедшие за 20 лет падение численности трех видов и увеличение численности четвертого, доля возврата особей всех видов в колонию на следующий год сохранилась примерно на прежнем уровне. Однако при низкой и продолжающей снижаться численности и стабильно низком успехе размножения у большой конюги и белобрюшки несколько увеличилась частота распада пар. С другой стороны, вероятность смены гнездовой камеры для большой конюги, наоборот, понизилась. Это может говорить о снижении конкуренции за места гнездования в результате падения численности, вследствие чего большинство птиц заняли теперь оптимальные для вида гнездовые камеры.

Ключевые слова: процент возврата, смена партнера, гнездовой консерватизм, продолжительность жизни, морские колониальные птицы, чистиковые

DOI: 10.31857/S0044513421090129

Общепризнано, что морские колониальные птицы служат хорошими индикаторами состояния морских экосистем (Frederiksen et al., 2007; Piatt et al., 2007; Parsons et al., 2008; Durant et al.,

2009 и др.), поскольку они на протяжении всего года в значительной степени зависят от ресурсов очень изменчивой морской среды. Размножение на суше только усиливает эту зависимость, накладывая существенные ограничения. Так, например, предсказуемость расположения кормовых объектов и расстояние, которое необходимо преодолевать от мест кормежки до места гнездования, может во многом определять успех размножения птиц в колонии (Weimerskirch, 2007; Harding et al., 2013 и др.). Зависимость морских птиц не только от морских экосистем, но и от местоположения удобных для размножения участков суши, влияет на многие характеристики их биологии, не только физиологические и анатомические, но и экологические, поведенческие и демографические (Ballance, 2007). Исследования разных популяций некоторых видов чайковых (Laridae, Charadriiformes) и трубконосых (Procellariiformes) показали чрезвычайную пластичность демографических и этологических характеристик этих видов под влиянием условий среды (Hatch et al., 1993; Golet et al., 1998; Weimerskirch, 2001 и др.). Однако в какой степени среда может влиять на данные характеристики других групп морских птиц, до сих пор до конца не ясно (Evans, Nettle-ship, 1985; Cooch, Ricklefs, 1994).

Семейство чистиковые (Alcidae, Charadriiformes) — систематическая группа небольших и средних по размеру морских птиц, большая часть которых в сезон размножения ведет колониальный образ жизни. Чистиковые считаются группой с не слишком выраженной пластичностью демографических и этологических характеристик, по сравнению, например, с чайковыми, известными своими широкими адаптивными свойствами (Weimerskirch, 2001). Однако данные по многим важным характеристикам популяций чистиковых попросту отсутствуют в литературе, что затрудняет понимание истинной картины. Так, о продолжительности жизни, постоянстве пар и гнездовых камер, уровню филопатрии и другим параметрам для многих видов представлены только общие сведения по той или иной колонии или же они отсутствуют вовсе. Изменчивость этих параметров и зависимость от факторов среды тем более остаются неизвестными (Ballance, 2007).

Объекты данного исследования — большая конюга (*Aethia cristatella*), белобрюшка (*A. psittacula*), ипатка (*Fratercula corniculata*) и топорок (*F. cirrhata*) — относятся к двум близкородственным трибам: конюг Aethini и тупиков Fraterculini. Конюги — мелкие планктоноядные птицы, тупики — средние по размеру и преимущественно рыбоядные. И те, и другие размножаются в смешанных колониях на склонах островов и скалистых берегов северной части Тихого океана. Гнездятся в норах, расщелинах и нишах между камнями, социально моногамны, откладывают единственное яйцо,

при этом родители вносят примерно равный вклад в заботу о потомстве. На поверхности колонии на камнях птицы формируют клубы, где отдыхают и проявляют социальную активность. Эти виды практически не территориальны, охраняют только свою гнездовую камеру и, вероятно, небольшой участок перед ней. Белобрюшки и ипатки кормятся в море у берега, топорки — дальше, на расстоянии до 20 км от колонии, тогда как большие конюги могут кормиться на расстоянии более 100 км от колонии (Харитонов, 1980, 1990, 1990а, 2011; Зубакин, 1990, 2007; Конюхов, 1990, 1990а; Jones, 1993; Gaston, Jones, 1998; Jones et al., 2001; Piatt, Kitaysky, 2002, 2002а).

Остров Талан — хорошее место для изучения изменчивости этологических и демографических характеристик выбранных видов. В конце 1980-х — начале 1990-х гг. на этом небольшом скалистом останце площадью всего около 2.5 км², расположенном в прибрежной части Охотского моря, гнездились более 1.3 млн морских птиц 12 видов (Кондратьев и др., 1992). Такое обилие объяснялось удачным сочетанием топографических и гидрологических условий, благодаря которым сформировались стационарные круговые течения и холодные фронты, обеспечивавшие изобилие планктона (Андреев и др., 2010). Однако с тех пор численность морских птиц о-ва Талан претерпела колоссальные изменения. В частности, к 2017 г. численность большой конюги и белобрюшки сократилась в несколько раз, численность топорка также сократилась, но не столь значительно, а численность ипатки, наоборот, выросла. Особенно показательным изменением состояния популяции большой конюги: если в начале 1990-х гг. большая конюга была самым многочисленным видом, насчитывающим более 1 млн особей, то к 2007–2008 гг. ее численность сократилась более чем в три раза, а к 2017 г. уменьшилась до всего лишь 35–37 тыс. особей (Кондратьев и др., 1992; Андреев и др., 2010; Андреев, Голубова, 2019). У всех перечисленных видов в 2000-е гг. начал снижаться успех размножения, особенно сильно — у большой конюги, у которой на протяжении ряда лет этот показатель держался на нулевой отметке (Голубова, 2010, 2015; Андреев, Голубова, 2019). Причина таких изменений кроется, вероятно, в перестройке экосистемы шельфовой зоны Тауйской губы Охотского моря со сменой преобладания различных групп планктона и мелких рыб, являющихся кормом для чистиковых птиц (Андреев, Голубова, 2019). Все это делает популяции четырех видов чистиковых на о-ве Талан уникальным объектом для изучения изменения демографических и этологических характеристик морских птиц под влиянием ухудшающихся условий внешней среды.

В 1988–1991 гг. В.А. и Е.В. Зубакины с помощью мечения индивидуальными наборами цвет-

ных колец на о-ве Талан исследовали возврат особей в колонию на следующий сезон, а также частоту сохранения брачных пар и гнездовых камер у большой конюги, белобрюшки, ипатки и топорка (Zubakin, Zubakina, 1993). В данной работе мы в течение семи полевых сезонов в период с 2008 по 2015 гг. в том же месте аналогичными методами оценили те же характеристики, а также частоту встречаемости у каждого из четырех видов чистиковых клубных пар (пар, формируемых в клубах на камнях птицами, уже имеющими как брачного партнера, так и, часто, гнездовую камеру с яйцом) (Зубакин и др., 2010). В обсуждении представлено подробное сравнение всех исследуемых характеристик четырех видов в периоды 1988–1991 гг. и 2008–2015 гг.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Сбор материала проводили на о-ве Талан (59°18' с.ш., 149°04' в.д.), расположенном в Тауйской губе Охотского моря примерно в 100 км от г. Магадан, в 2008–2011 гг. и в 2013–2015 гг. в период с конца мая до середины августа. Отлов и наблюдения за мечеными птицами проводили на двух экспериментальных участках. Один из них, площадью 120 м², располагался на склоне северной экспозиции на высоте около 25 м над ур. м. В годы наблюдений здесь гнездились около 80 пар больших конюг, 10 пар белобрюшек, 10 пар ипаток и 13 пар топорков. Второй участок (82 м²), был расположен на склоне западной экспозиции на высоте 15 м над ур. м. На этом участке находились гнездовые камеры около 50 пар больших конюг, 8 пар белобрюшек, 6 пар ипаток и 4 пар топорков. На обоих участках на поверхности камней располагались клубы, где в дневное время птицы исследуемых видов отдыхали и проявляли социальную активность.

Для индивидуального мечения птиц отлавливали 1 раз в 2–4 дня с помощью небольших сеточек с петлями из лески, которые размещали на поверхности “посадочных” и клубных камней, и рыболовных сетей, закрывающих вход в гнездовые камеры. Каждую пойманную птицу снабжали металлическим кольцом с уникальным номером и индивидуальным набором цветных пластиковых колец. У каждой птицы измеряли основные линейные параметры, определяли вес, наличие наседного пятна, а у части особей также брали по 5–7 контурных перьев для определения пола методом ПЦР-амплификации ДНК (Griffiths et al., 1998; Cerit, Avanus, 2007). Все отловленные птицы были во взрослом наряде, т.е. не младше трех лет, достигшие половозрелости (Jones, 1993a; Jones et al., 2001; Piatt, Kitaysky, 2002, 2002a).

Наблюдения за мечеными птицами проводили ежедневно из стационарных засидок, располо-

женных в нескольких метрах от границ участков. В начале сезона наблюдения осуществляли примерно с 5:00–7:00 до 11:00–13:00, по ходу сезона размножения они постепенно были перенесены на более позднее время в связи со сдвигом времени активности исследуемых видов. С конца июля наблюдения иногда проводили и днем, с 14:00 до 17:00, поскольку во второй половине сезона ипатки и топорки массово присутствовали на клубных камнях и в дневное время. Кроме фиксации присутствия на участке окольцованных особей, по заходам и выходам птиц в свои гнездовые камеры отмечали месторасположение последних, регистрировали наличие или отсутствие у птиц корма для птенца, а также отмечали партнеров меченых особей во время исполнения брачных демонстраций (биллингов или дуэтов, терминология взята из Manuwal, Manuwal, 1979; Jones, 1993; Бахтурина, Клёнова, 2015; Водолазова, Клёнова, 2019). Всего в 2008–2011 гг. и 2013–2015 гг. были помечены 339 больших конюг, 57 белобрюшек, 38 ипаток и 44 топорка. У 185, 41, 27 и 10 особей каждого вида соответственно определили пол методом ПЦР-амплификации ДНК.

При оценке среднего уровня выживаемости птиц от года к году мы исходили из предположения, что вероятность эмиграции у взрослых особей всех исследуемых видов пренебрежимо мала, и частота встреч окольцованных птиц в следующем году близка к реальной выживаемости особей данных видов. Действительно, высокий уровень гнездового консерватизма был показан ранее для многих видов чистиковых, в том числе и для объектов исследования (Sealy, Bedard, 1973; Конюхов, 1990; Zubakin, Zubakina, 1993; Jones, 1993; Piatt, Kitaysky, 2002, 2002a; Sandvik et al., 2008; Helgason, 2012). Регулярные осмотры других частей колонии о-ва Талан не выявили там меченых птиц, которые одновременно не были встречены в тот же год в районе места отлова.

При оценке уровня выживаемости мы брали в расчет только предположительных особей-резидентов, т.е. особей, хотя бы раз встреченных после того, как они были отловлены в год кольцевания. Доля возврата между каждой парой лет, или годовая выживаемость особей, была рассчитана как доля особей-резидентов, встреченных на следующий год, из количества особей-резидентов, окольцованных в предшествующий год. К примеру, доля возврата между 2009 и 2010 гг. была рассчитана как доля птиц, встреченных в 2010 г., от окольцованных в 2009 г. особей-резидентов.

Для оценки постоянства гнездовых камер учитывали только особей, для которых было точно известно местоположение гнездовой камеры на протяжении не менее двух лет. Если особь использовала одну и ту же гнездовую камеру в течение двух лет, отмечали факт сохранения гнездо-

вой камеры, если особь на второй год перемещалась в другую, — отмечали факт смены гнездовой камеры. При этом партнеров учитывали независимо друг от друга, поскольку у данных видов ранее были отмечены случаи распада пар на следующий сезон с сохранением гнездовой камеры за тем или иным партнером (Jones, 1993; Zubakin, Zubakina, 1993). Так, если пара сохраняла гнездовую камеру на следующий год, такое событие отмечали как два факта сохранения гнездовой камеры, если же один из партнеров менял гнездовую камеру, а второй сохранял ее — отмечали один факт сохранения и один факт смены. Если особь использовала одну и ту же гнездовую камеру три/четыре года подряд, отмечали два/три факта сохранения гнездовой камеры. Т.е. в данном случае объем выборки включал в себя не количество особей, для которых камера была известна на протяжении того или иного периода, а количество двухлетних промежутков для индивидуально опознаваемых особей каждого вида, во время которых было точно известно месторасположение гнездовой камеры данной особи. Для оценки постоянства гнездовых камер рассчитывали процент сохранения гнездовой камеры как отношение количества отмеченных фактов сохранения гнездовой камеры к суммарному количеству отмеченных фактов сохранения и смены гнездовой камеры. Для больших конюг и белобрюшек подсчитывали как общий процент сохранения гнездовой камеры для вида, так и отдельно проценты сохранения гнездовой камеры у самцов и самок.

Оценивая постоянство пар на протяжении двух и более сезонов размножения, партнерами мы считали особей, исполняющих брачную демонстрацию (биллинг) и/или регулярно заходящих в одну и ту же гнездовую камеру. Если особь на протяжении сезона размножения исполняла брачную демонстрацию с единственным партнером, его считали брачным партнером. Если партнеров по брачной демонстрации было два и более, то брачным партнером считался тот, с кем особь исполняла брачные демонстрации наиболее часто и/или с которым регулярно заходила в одну и ту же гнездовую камеру. Остальных партнеров, с которыми особь исполняла брачные демонстрации редко или однократно, считали клубными партнерами. Для оценки постоянства брачных пар использовали данные только о брачных партнерах и только о парах, где оба партнера были индивидуально опознаваемы. Если брачная пара сохранялась на следующий сезон, отмечали факт сохранения пары, если хотя бы одного партнера отмечали на следующий сезон с другим брачным партнером, — отмечали распад. Если пара сохранялась на протяжении двух/трех сезонов размножения, такое событие отмечали как один/два факта сохранения пары. Таким обра-

зом, объем выборки в данном случае включал в себя не количество особей, для которых партнер был известен на протяжении того или иного периода, а количество двухлетних промежутков для индивидуально опознаваемых пар, во время которых была точно известна судьба обоих партнеров. Также мы попытались оценить причины распада пар. Для этого в случае распада пары мы учитывали судьбу каждого партнера. Если один из партнеров не появлялся более в колонии, считали, что распад пары произошло по причине гибели одного из партнеров. Если же оба партнера продолжали появляться в колонии, и хотя бы один из них имел нового брачного партнера, считали, что имел место случай “развода” (divorce, по: Jones, Montgomerie, 1991; Jones, 1993). Для оценки постоянства брачных пар рассчитывали процент сохранения брачных пар как отношение количества отмеченных фактов сохранения пар к суммарному количеству отмеченных фактов сохранения и распада пар.

Для оценки частоты встречаемости у всех четырех видов клубных партнеров мы подсчитывали процент особей, имевших двух и более партнеров, от общего количества особей, чьи партнер/партнеры были точно известны. При этом если у особи были известны партнеры в течение двух и более лет, мы учитывали эту особь для каждого года независимо. В данном разделе исследования, кроме пар, в которых и брачные и клубные партнеры были окольцованы, мы использовали также пары, в которых у меченого партнера кроме окольцованного брачного партнера присутствовал также немеченый клубный партнер. В таком случае мы не могли точно сказать, сколько клубных партнеров было у такой птицы, но отмечали факт наличия как минимум одного клубного партнера помимо точно известного брачного. Для большой конюги и белобрюшки подсчитывали как общий показатель встречаемости клубных партнеров для вида, так и отдельно этот показатель для самцов и самок.

Статистическую обработку данных проводили в программах OpenOffice 4.1.4.Calc (The Apache Software Foundation) и Statistica 8.0 (StatSoft, Inc.). Для оценки межвидовых и межполовых различий в демографических и этологических показателях использовали критерий χ^2 с поправкой Йетса (Yates corrected Chi-square).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Соотношение самцов и самок среди отловленных особей, у которых пол был определен генетически, несколько различалось у разных видов. Так, у трех видов из четырех незначительно преобладали самки. У большой конюги они составляли 58%, у ипатки — 52%, у топорка — 60% от окольцованных птиц, чей пол был определен ге-

Таблица 1. Встречаемость окольцованных особей четырех видов чистиковых на двух участках наблюдения на о-ве Талан в 2008–2015 гг.

Показатель		2008	2009	2010	2011	2013	2014	2015	Всего
Большая конюга	Окольцовано особей,	75	37	115	6	34	44	28	339
	в том числе особей-резидентов	67	26	97	5	22	28	13	258
	из окольцованных в этот же год								
Белобрюшка	Доля встреченных в этот год особей из окольцованных в предыдущий год особей-резидентов, %	—	68.7	80.8	87.6	—	77.3	71.4	77.2*
	Окольцовано особей,	12	12	12	3	8	3	7	57
	в том числе особей-резидентов	9	6	11	2	5	1	3	37
Ипатка	из окольцованных в этот же год								
	Доля встреченных в этот год особей из окольцованных в предыдущий год особей-резидентов, %	—	55.6	83.3	90.9	—	80.0	100	82.0*
	Окольцовано особей,	9	0	2	1	13	4	9	38
Топорок	в том числе особей-резидентов	8	0	2	1	8	2	9	30
	из окольцованных в этот же год								
	Доля встреченных в этот год особей из окольцованных в предыдущий год особей-резидентов, %	—	100	—	0.0	—	62.5	100	65.6*
Белобрюшка	Окольцовано особей,	2	0	10	1	5	9	17	44
	в том числе особей-резидентов	2	0	10	0	4	7	10	33
	из окольцованных в этот же год								
Топорок	Доля встреченных в этот год особей из окольцованных в предыдущий год особей-резидентов, %	—	100	—	80.0	—	75.0	85.7	85.2*
	Окольцовано особей,								
	в том числе особей-резидентов								

Примечания. Выживаемость особей, окольцованных в 2011 г., не была рассчитана по причине отсутствия наблюдений в 2012 г. Прочерк — нет данных.

* Средняя доля особей, встреченных на следующий год повторно, из окольцованных в прошлый год особей-резидентов.

нетически ($n = 185$, 27 и 10 соответственно). У бело-брюшки преобладали самцы — они составляли 63% ($n = 41$). Различия достоверны только между соотношениями полов большой конюги и бело-брюшки (χ^2 с поправкой Йетса, $p < 0.05$).

Среди отловленных птиц большинство особей (80% больших конюг, 75% белобрюшек, 73% ипаток, 96% топорков) были определены нами как размножающиеся, поскольку имели явно выраженное наседное пятно.

Окольцованные птицы в большинстве случаев были резидентами и продолжали появляться в колонии после отлова на протяжении всего сезона размножения: в среднем 71.7% (46.4–89.3%) больших конюг, 60.3% (33.3–91.7%) белобрюшек, 80.1% (50–100%) ипаток и 83.3% (58.8–100%) топорков встречались в колонии в год отлова повторно.

Процент возврата на следующий год варьировал от 68.7 до 87.6% для большой конюги, от 55.6 до 100% для белобрюшки, от 0 до 100% для ипатки и от 75 до 100% для топорка, составляя в среднем за период исследования 77, 82, 66 и 85% соответственно (табл. 1). Из 75 больших конюг, 12 белобрюшек, 9 ипаток и 2 топорков, окольцованных взрослыми и размножающимися (т.е. в возрасте

не менее 3 лет) в 2008 г. на участке западного склона, 7 (9.3%) больших конюг, 3 (25%) белобрюшки, 2 (22.2%) ипатки и 2 (100%) топорка были встречены повторно в 2015 г., т.е. в возрасте не менее 10 лет. Из 104 больших конюг, 2 белобрюшек и 10 топорков, окольцованных взрослыми и размножающимися (т.е. в возрасте не менее 3 лет) в 2010 г. на участке северного склона, 40 (38.5%) больших конюг, 1 (50%) белобрюшка и 5 (50%) топорков были встречены повторно в 2015 г., т.е. в возрасте не менее 8 лет.

Все исследованные виды чистиковых продемонстрировали высокий уровень сохранения гнездовой камеры на следующий сезон размножения: 86.2% больших конюг (86.4% самцов и 85.7% самок), 88.2% белобрюшек (86.4% самцов и 91.7% самок), 75% ипаток и 77.8% топорков продолжали заселять ту же гнездовую камеру на следующий сезон (различия недостоверны, χ^2 с поправкой Йетса, $p > 0.05$ для всех сравнений между видами, табл. 2). Максимальная отмеченная нами длительность сохранения гнездовой камеры для топорков и ипаток составила два года, а для больших конюг и белобрюшек — шесть лет. Частота сохранения гнездовых камер не различалась достоверно между самцами и самками большой ко-

Таблица 2. Частота сохранения гнездовых камер на следующий сезон особями четырех видов чистиковых

Показатель		Большая конюга	Белобрюшка	Ипатка	Топорок
Доля особей, сохранивших гнездовые камеры на следующий сезон, %	Всего	86.2 <i>n</i> = 65	88.2 <i>n</i> = 34	75.0 <i>n</i> = 4	77.8 <i>n</i> = 9
	Самцы	86.4 <i>n</i> = 44	86.4 <i>n</i> = 22	—	—
	Самки	85.7 <i>n</i> = 21	91.7 <i>n</i> = 12	—	—
Максимальная зафиксированная продолжительность сохранения камеры, лет	Самцы	6	6	2	2
	Самки	5	5	—	2

Примечания. Указанный объем выборки (*n*) включает в себя количество зафиксированных фактов сохранения или смены гнездовой камеры на следующий сезон окольцованными особями каждого вида.

нюги и белобрюшки (χ^2 с поправкой Йетса, $p > 0.05$ для обоих видов). Самки этих видов, вместе с гнездовой камерой, как правило, сохраняли и партнера. Редко самки сохраняли за собой камеру, меняя при этом партнера; обычно такое случилось по причине вероятной гибели прежнего самца. Например, одна самка белобрюшки, на протяжении четырех лет занимавшая гнездовую камеру вместе с одним и тем же партнером, на пятый год вновь поселилась в той же камере уже с новым партнером. Ее прежний партнер в колонии больше не появлялся. Однако были и исключения. Так, одна самка большой конюги занимала одну и ту же камеру на протяжении пяти лет, при этом в течение двух лет индивидуальность ее брачных партнеров была неизвестна, в другие три года она каждый раз меняла партнера, причем ее прежние партнеры продолжали появляться на участке, находившемся под наблюдением.

61.9% пар больших конюг и 46.2% пар белобрюшек распались на следующий сезон (табл. 3). Для ипатки и топорка данных недостаточно: за весь период наблюдений удалось отследить лишь по одной паре каждого вида, в которой оба партнера были окольцованы и появились на следующий сезон на участках колонии. При этом пара ипатки распалась, а пара топорка сохранилась на следующий сезон, а далее — распалась после вероятной гибели самки, с появлением у самца нового партнера. Распад пар по причине гибели одного из партнеров у больших конюг и белобрюшек происходил лишь в половине случаев. Так, из всех отслеженных пар, 33.3% пар больших конюг и 23.1% пар белобрюшек распались при наличии в колонии обоих прежних партнеров, при этом у одного или обоих из них на следующий год фиксировали нового партнера (табл. 3). У нескольких особей (двух самцов и трех самок большой конюги и одного самца и одной самки белобрюшки) мы зафиксировали смену партнеров каждый год на протяжении как минимум трех лет подряд. Максимально зафиксированная нами

продолжительность существования пары у данных видов — 3 года для большой конюги и 4 года для белобрюшки; причем позднее такие пары вероятнее всего распадались по причине гибели (исчезновения) одного из партнеров. Для одной самки большой конюги, партнеров которой удалось отследить на протяжении максимального периода времени, было отмечено сначала три факта смены брачного партнера на следующий сезон, а затем — три факта сохранения брачной связи с одним и тем же партнером. Данное наблюдение, возможно, свидетельствует о влиянии возраста на формирование брачных связей: молодые особи могут быть более пластичны и формировать год от года пару с разными партнерами, тогда как более взрослые склонны предпочитать проверенного партнера.

Наличие клубных партнеров отмечено у 18% больших конюг (у 11.6% самцов и 23.9% самок), 12.5% белобрюшек (у 6.3% самцов и 18.8% самок) и 14.3% ипаток. Из этих цифр видно, что у самок большой конюги и белобрюшки наблюдается чуть более частое присутствие клубных партнеров, по сравнению с самцами (различия, однако, недостоверны, χ^2 с поправкой Йетса, $p > 0.05$; табл. 4). Для ипатки мы отметили только одну самку, у которой был как минимум один клубный партнер. Нам не удалось зафиксировать меченых топорков с клубными партнерами, но нам пришлось наблюдать брачные демонстрации немеченой особи топорка с двумя партнерами, произошедшие последовательно в течение нескольких минут, что указывает на существование клубных партнеров и у этого вида. Максимальное количество зафиксированных клубных партнеров у большой конюги и белобрюшки оказалось равно двум (т.е. особи этих видов на протяжении одного сезона размножения могли исполнять брачные демонстрации еще с двумя клубными партнерами помимо брачного). Однако подобное за весь период наблюдений достоверно было от-

Таблица 3. Частота распада пар на следующий сезон у двух видов чистиковых

Показатель		Большая конюга ($n = 21$)	Белобрюшка ($n = 13$)
Доля пар, распавшихся в следующем сезоне, %	Всего	61.9 $n = 13$	46.2 $n = 6$
	Распад при исчезновении из колонии одного из партнеров	28.6 $n = 6$	23.1 $n = 3$
	Распад при наличии в колонии обоих партнеров (“развод”)	33.3 $n = 7$	23.1 $n = 3$
Максимальная зафиксированная продолжительность сохранения пары, лет		3	4

Примечания. Указанный объем выборки (n) включает в себя количество двухлетних промежутков для индивидуально опознаваемых пар, во время которых была точно известна судьба обоих партнеров.

Таблица 4. Частота встречаемости клубных партнеров у окольцованных особей четырех видов чистиковых

Показатель		Большая конюга	Белобрюшка	Ипатка	Топорок
Доля особей, имеющих одного и более клубных партнеров, %	Всего	18 $n = 89$	12.5 $n = 32$	14.3 $n = 7$	0* $n = 7$
	Самцы	11.6 $n = 43$	6.3 $n = 16$	—	—
	Самки	23.9 $n = 46$	18.8 $n = 16$	—	—
Максимально зафиксированное количество клубных партнеров (число особей) у одной особи	Самцы	2	2	0	0
	Самки	1	1	1	0

Примечания. Указанный объем выборки (n) включает в себя количество особей с как минимум одним окольцованным партнером.

* Нам не удалось зафиксировать меченых топорков с клубными партнерами, но нам приходилось наблюдать брачные демонстрации немеченой особи топорка с двумя партнерами, произошедшие последовательно в течение нескольких минут, что указывает на существование клубных партнеров и у этого вида.

мечено лишь для одного самца большой конюги и одного самца белобрюшки.

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты семилетних наблюдений за мечеными особями четырех видов чистиковых на о-ве Талан в период 2008–2015 гг. показали, что в это время в исследуемой колонии для всех видов была характерна достаточно высокая (66–85%) выживаемость особей от года к году, высокая доля сохранения гнездовой камеры (75–88%), а также частый распад пар у больших конюг и белобрюшек на следующий сезон (46–62%). Обнаружено также, что все исследуемые виды обладают достаточно высокой продолжительностью жизни и могут формировать клубные пары, отмеченные ранее только для большой конюги. При этом у других видов частота формирования таких пар может быть сравнимой с таковой у большой конюги (например, 18% у большой конюги и 13% у белобрюшки).

Из окольцованных за семь лет исследований птиц большая часть была встречена повторно на месте отлова в тот же год и/или последующие годы. Т.е. отловленные птицы были не случайными посетителями колонии, а в большинстве своем — резидентными размножающимися особями. Средняя доля возврата особей-резидентов на колонию на следующий год за этот семилетний промежуток составила 66% для ипатки, 77% для большой конюги, 82% для белобрюшки и 85% для топорка. Если сравнить эти значения с полученными для данных видов в период с 1988 по 1991 гг., можно заметить, что у всех видов процент возврата в колонию на следующий год достоверно не изменился (табл. 5). Полученный нами процент возврата большой конюги не отличается существенно и от выявленного по той же методике в результате учетов на о-ве Талан в 1993–1994 гг. (75.7%; Леухина, Нос, 1999). Выживаемость особей большой конюги в 2008–2015 гг. по сравнению с 1988–1991 гг. снизилась только на 3% (различия недостоверны, односторонний критерий

Таблица 5. Сравнение демографических и этологических характеристик закрытогнездящихся чистиковых птиц на колонии о-ва Талан в различные периоды существования колонии

Вид	Численность на колонии о-ва Талан, тыс. особей		Выживаемость на следующий год, %		Сохранение гнездовой камеры на следующий год, %		Сохранение партнера на следующий год, %	
	1988–1991	2008–2015	1988–1991 ⁴⁾	2008–2015 ⁵⁾	1988–1991 ⁴⁾	2008–2015 ⁵⁾	1988–1991 ⁴⁾	2008–2015 ⁵⁾
Большая конюга	1000 ¹⁾	300 ²⁾ (2008), 35 ³⁾ (2017) ↓	80 (n = 98)	77 (n = 258)	67 (n = 67)	86 ↑* (n = 65)	46 (n = 44)	38 (n = 21)
Белобрюшка	24–30 ¹⁾	3–4 ²⁾ ↓	93 (n = 14)	82 (n = 37)	93 (n = 14)	88 (n = 34)	83 (n = 6)	54 (n = 13)
Ипатка	55 ²⁾	75–112 ²⁾ ↑	63 (n = 12)	66 (n = 30)	–	75 (n = 4)	–	–
Топорок	140 ¹⁾	103 ²⁾ ↓	100 (n = 13)	85 (n = 33)	83 (n = 12)	78 (n = 9)	–	50 (n = 2)

Примечания. Указанный объем выборки (n) включает в себя количество индивидуально опознаваемых особей (для первых двух параметров) или пар (для третьего параметра).

¹⁾ данные взяты из Кондратьев и др., 1992; ²⁾ данные взяты из Андреев и др., 2010; ³⁾ данные взяты из Андреев, Голубова, 2019; ⁴⁾ данные взяты из Zubakin, Zubakina, 1993; ⁵⁾ результаты данной работы.

Знаками ↓ и ↑ показана динамика изменения параметров за промежуток между исследованиями 1988–1991 гг. и 2008–2015 гг.

* – Различия по данным одностороннего критерия двух пропорций (Difference test) достоверны.

двух пропорций, $p = 0.220$), несмотря на снижение численности вида на о-ве Талан более чем в 10 раз (табл. 5). Падение численности белобрюшки на о-ве Талан в 6–10 раз хоть и сопровождалось снижением выживаемости на 11%, однако обнаруженные различия также оказались недостоверны (односторонний критерий двух пропорций, $p = 0.115$, табл. 5). Численность топорка сократилась в колонии о-ва Талан на 30–40%, при этом выживаемость уменьшилась на 15% (различия вновь были недостоверны, односторонний критерий двух пропорций, $p = 0.045$, табл. 5). Только численность ипатки за 20 лет возросла в 1.5–2 раза, при этом выживаемость увеличилась только на 3% (различия недостоверны, односторонний критерий двух пропорций, $p = 0.428$, табл. 5). В отличие от выживаемости взрослых птиц, успех размножения у этих видов в целом имел негативную динамику. В 1987–2006 гг. средний успех размножения большой конюги составлял 53% (Андреев, Голубова, 2018, 2019), тогда как в 2007–2013 гг. – лишь 17%, а с 2007 г. стали нередки сезоны с нулевым успехом размножения. У белобрюшки средний успех размножения также снизился, хотя и не столь значительно: с 47% в 1987–2006 гг. до 36% в 2007–2013 гг. (Голубова, 2015). Успех размножения ипатки и топорка был подвержен значительным колебаниям по годам и демонстрировал лишь слабую тенденцию к снижению во второй период исследований по сравнению с первым (Голубова, 2010; Клёнова, Бахтурина, 2014). Кроме того, с 2008 г. заметно снизилась встречаемость неполовозрелых особей большой конюги (Андреев и др., 2010; наши на-

блюдения). Можно предположить поэтому, что снижение численности большой конюги, белобрюшки и топорка в колонии о-ва Талан обусловлено в основном низким успехом размножения и недостаточным пополнением размножающейся части популяции молодыми особями, а не уменьшением количества взрослых птиц, возвращающихся весной в колонию.

Интересно отметить, что в других колониях исследуемых видов, находящихся в более благополучном состоянии, т.е. с высокой численностью и успехом размножения, средняя годовая выживаемость стабильно достигала больших значений, чем на о-ве Талан – даже если сравнивать с благополучными 1988–1991 гг. Так, на о-ве Булдырь (Алеутские о-ва) в 1991–1995 гг. среди больших конюг, окольцованных в предыдущем году, в среднем 89% были отмечены там же в следующем году (Gaston, Jones, 1998). На о-ве Триангл (Британская Колумбия) средняя годовая выживаемость взрослых топорков составила 96% для самок и 91% для самцов (Morrison et al., 2011). В настоящий момент сложно сказать, что является причиной несколько более низкой доли возвратов в колонию на о-ве Талан у большой конюги и топорка по сравнению с опубликованными данными по этим видам с других колоний. Это может быть как несколько более высокая смертность взрослых в зимний период, так и, все-таки, переселение небольшого числа птиц в другие колонии; возможно, действуют и обе причины одновременно. Хотя, как уже упоминалось, традиционно считается, что исследуемые виды чистиковых, как и многие другие виды морских птиц, характе-

ризуются большой степенью гнездового консерватизма и продолжают возвращаться в выбранную для размножения колонию в течение всей последующей жизни. При этом результаты молекулярных исследований (например, Pshenichnikova et al., 2015) свидетельствуют, что некоторый уровень обмена генами между колониями все же возможен. Правда, определить, происходит ли это за счет миграции взрослых или, что кажется более вероятным, молодых птиц, генетическими методами не представляется возможным. Наше исследование свидетельствует скорее о том, что миграция присуща именно молодым особям — сохранение уровня возврата в колонию у большой конюги, белобрюшки и топорка на о-ве Талан в 2008–2015 годах в сравнении с 1988–1991 годами, несмотря на резкое снижение их численности в колонии и успеха размножения, говорит об отсутствии увеличения уровня миграции в этот период. Т.е. взрослые особи данных видов, однажды выбравшие колонию о-ва Талан для размножения, продолжают прилетать сюда из года в год, несмотря на регулярные неудачи в размножении. В то же время, наши результаты свидетельствуют и об отсутствии увеличения смертности взрослых особей, размножающихся на о-ве Талан, в зимний период. Т.е. снижение численности трех исследуемых видов в колонии, вероятно, связано именно с недостаточным ее пополнением за счет молодых особей, происходящим вследствие регулярно низкого успеха размножения этих видов. При этом для ипатки такие показатели как сохранение уровня выживаемости и рост численности в 1.5–2 раза указывают на то, что популяция вида на о-ве Талан находится в более благополучном состоянии в сравнении с другими тремя видами. Можно предположить, что кормовые и климатические условия на острове для этого вида улучшаются, за счет чего может происходить небольшой приток особей из других мест.

В 2008–2015 гг. 62% пар больших конюг и 46% пар белобрюшек распадались на следующий сезон, в то время как в 1988–1991 гг. у больших конюг распалось 54% прошлогодних пар, а у белобрюшек — 17% (табл. 5; Zubakin, Zubakina, 1993). Таким образом, при снижении численности и успеха размножения несколько увеличился процент больших конюг и белобрюшек, сменивших партнера на следующий сезон, однако различия были не достоверны (односторонний критерий двух пропорций).

В случае с белобрюшкой увеличение доли особей, образовавших пару с новым партнером, можно отчасти объяснить большим количеством пар, находившихся под наблюдением в 2008–2015 гг. (в 1988–1991 гг. выводы были сделаны на основании наблюдения лишь за шестью парами). Основной же причиной, объясняющей увеличение частоты смен партнера у двух перечисленных ви-

дов, служит, по-видимому, увеличение воздействия негативных факторов внешней среды (пресс хищников, погодные условия, доступность и количество пищи и др.), как это показано для ряда прочих видов (Cuthbert, 1982; Bried, Jouventin, 1999; Ludwig, Becker, 2008). У некоторых видов морских птиц вероятность распада пар может коррелировать с годовой смертностью взрослых птиц (Moody et al., 2005). По-видимому, особи могут менять партнера для увеличения своего успеха размножения (Choudhury, 1995). Действительно, для ряда чистиковых, таких как конюга-крошка (*Aethia pusilla*), алеутский пыжик (*Ptychoramphus aleuticus*) и тонкоклювая кайра (*Uria aalge*), было показано, что пары, которым не удалось вывести потомство, на следующий сезон распадались с большей вероятностью, чем успешные пары (Jones, Montgomerie, 1991; Sydeman et al., 1996; Moody et al., 2005). Однако для большой конюги зависимость вероятности распада пары от успеха размножения не была подтверждена (Fraser et al., 2004); правда, при этом судьба большей части пар в этом исследовании была прослежена в течение всего лишь двух лет, а само исследование проведено в благополучной колонии с очень высоким успехом размножения в целом. В связи с этим интересно сравнить наши данные по двум периодам в отношении птиц, образовавших пару с новым партнером в ситуации, когда оба партнера на следующий сезон присутствовали в колонии, но образовывали новые пары. У большой конюги в 1988–1991 гг. в 11 случаях из 24 (45.8%), а в 2008–2015 гг. в 7 случаях из 13 (53.8%) распад пары происходил при жизни обоих партнеров; различия не достоверны (односторонний критерий двух пропорций). У белобрюшки в 1988–1991 гг. таких случаев зафиксировано и вовсе не было (0 случаев из одного факта распада пар), в то время как в 2008–2015 гг. в 3 случаях из 6 (50%) распад пары происходил при жизни обоих партнеров. Таким образом, процент “разводов” также несколько увеличился у обоих видов.

У других изученных в этом отношении видов чистиковых — атлантического тупика (*Fratercula arctica*), обыкновенного чистика (*Cephus grylle*) и кайр *Uria* spp. — на следующий сезон отмечали распад всего 5–8% пар либо пары не распадались вовсе, за исключением ситуаций, связанных с гибелью партнера (Birkhead et al., 1985; Petersen, 1981; Gaston, Jones, 1998). Только у конюга-крошки на о-ве Святого Павла (Аляска) в 1987–1989 гг. распадались 54% пар, при этом в 49% случаев распад происходил при жизни обоих партнеров (Jones, Montgomerie, 1991). И если данные по тупику, чистику и кайрам согласуются с общепринятыми представлениями о постоянстве пар долгоживущих моногамных морских колониальных птиц, то столь высокий уровень распада пар у изученных представителей трибы конюг выбива-

ется из общих тенденций и вызывает удивление. Стоит отметить, что успех размножения конюг-крошек на о-ве Святого Павла в 80-е годы был довольно низок (Jones, Montgomerie, 1991). Вероятно, столь высокий уровень распада пар в этой колонии объясняется причинами, перечисленными выше, — птицы меняют партнера после неудачи в размножении, рассчитывая найти партнера, обладающего лучшими родительскими качествами, и таким образом увеличить в будущем сезоне вероятность успешного выведения птенца. Но при этом частота распада пар, в том числе при живых обоих партнерах, у больших конюг на о-ве Талан в благополучные для вида 1988–1991 гг. практически совпадает с таковой для конюг-крошек на о-ве Святого Павла в годы с низким успехом размножения. Т.е. можно предположить, что высокий уровень распада пар при жизни обоих партнеров у больших конюг и конюг-крошек зависит не только (и, может быть, даже не столько) от неудачи размножения в предшествующий сезон, но и от иных причин. Возможно, высокий уровень распада пар — специфический признак данных видов конюг, связанный с их поселениями в очень крупных колониях, с исключительно плотным гнездованием и с явным холерическим темпераментом этих птиц. Неудачи в размножении, видимо, вносят свой вклад в повышение процента распада пар, но этот вклад не очень велик. Подтверждение этому мы видим в незначительном росте случаев распада пар при жизни обоих партнеров у больших конюг на о-ве Талан в 2008–2015 гг. по сравнению с 1988–1991 гг. Однако для подтверждения или опровержения этой гипотезы необходимы дополнительные сведения по сохранению пар больших конюг, конюг-крошек и других видов чистиковых в стабильных и деградирующих колониях. Что касается белобрюшки, то этот вид, с его относительно невысокой, по сравнению с большой конюгой и конюгой-крошкой, плотностью гнездования и численностью колоний, по-видимому, в отношении частоты распада пар в целом подчиняется закономерностям, выявленным у большинства других видов чистиковых.

Частота смены гнездовой камеры у больших конюг показала динамику, обратную частоте смены партнера: если в 1988–1991 гг. 33% особей этого вида поселялись на следующий сезон в новой гнездовой камере, то в 2008–2015 гг. новую гнездовую камеру выбирали уже только 14% больших конюг (различия достоверны). Результат, на первый взгляд, неожиданный, поскольку известно, что неудача в размножении нередко приводит к смене не только партнера, но и места гнездования (Schmidt, 2001, 2004). Однако это, видимо, применимо только к колониям, находящимся в стабильном состоянии. Можно предположить, что при уменьшении численности вида в колонии

уменьшилась и конкуренция за места гнездования и большая часть птиц уже в первый свой сезон размножения заняла максимально удобные, оптимальные для вида гнездовые камеры. У белобрюшки и топорка доля птиц, сохранивших гнездовую камеру, слегка уменьшилась по сравнению с 1988–1991 гг., хотя различия и недостоверны (табл. 5). По-видимому, несмотря на падение численности за 20-летний период у этих видов, конкуренция за гнездовые камеры снизилась не столь значительно, и частота смены гнездовой камеры осталась примерно на том же уровне. Частота сохранения гнездовых камер у ипатки оказалась примерно такой же, как у топорка (табл. 5).

Интересным результатом исследований стало обнаружение примерно равной частоты сохранения гнездовых камер у самцов и самок большой конюги, а у белобрюшки самки сохраняли гнездовую камеру даже несколько чаще самцов — ранее было показано, что самки данных видов меняют гнездовые камеры чаще, и в случае распада пары камера обычно остается за самцом (Jones, 1993; Zubakin, Zubakina, 1993). Согласно данным наших исследований, самки больших конюг могут сохранять за собой гнездовую камеру даже в случае распада пары без гибели прежнего партнера, хотя это и происходит очень редко. Сведения о максимальной длительности сохранения гнездовой камеры одной и той же птицей у изученных нами видов в литературе не приводятся (Gaston, Jones, 1998), в нашем случае этот показатель составил 6 лет и для большой конюги, и для белобрюшки, причем этот срок был ограничен длительностью исследования. Ранее было показано, что постоянство в выборе гнезда и партнера для размножения часто взаимосвязаны (Setiawan et al., 2005; Naves et al., 2007), и наше исследование отчасти подтверждает этот факт: партнеры, сохранявшие пару, всегда оставались в той же гнездовой камере, а смена камеры обычно происходила только вместе со сменой партнера, при этом обратное не было обязательным.

В ходе исследования у белобрюшки, ипатки и, по всей видимости, топорка впервые удалось выявить наличие клубных партнеров, с которыми особи исполняют брачные демонстрации (табл. 4). Ранее наличие клубных партнеров описывали только у большой конюги, и это трактовалось как характерная особенность данного вида (Зубакин, 1990, 2007; Зубакин и др., 2010). Клубных партнеров у перечисленных видов, как и у большой конюги, наблюдали у особей, уже имеющих пару и размножающихся в текущем сезоне. Вслед за Я. Джонсом (Jones, 1993) мы предполагаем, что исполнение половозрелой птицей брачных демонстраций с клубными партнерами может способствовать выбору альтернативного партнера на следующий сезон. Возможно, даже при успешном размножении особь ищет более качественно-

го партнера, чем ее текущий брачный партнер, или присматривает возможную замену на случай его гибели или проявления неподобающих родительских качеств.

В нашем исследовании мы уточнили также естественную потенциальную продолжительность жизни (natural potential longevity, Farner, 1945) изученных видов — она составила 10 лет. Ранее по трем из четырех видов существовали только единичные работы по оценке выживаемости или фиксации отдельных случаев долгоживущих особей. Так, ожидаемая продолжительность жизни (estimated life span) для большой конюги была оценена в 9.6 лет (Gaston, Jones, 1998), для топорка — 10.6–29.5 лет (Morrison, 2009). При этом наибольшая зафиксированная продолжительность жизни топорка составляла только шесть лет (Bird Banding..., 2019). В случае с ипаткой известен рекорд продолжительности жизни в 20 лет (Gaston, Jones, 1998). Для большой конюги нам удалось зафиксировать наибольшую продолжительность жизни как минимум в 20 лет. 16 июня 2008 г. на западном склоне о-ве Талан на находящемся под наблюдением участке была отловлена самка, окольцованная здесь же 31 мая 1990 г. Как в 1990 г., так и в 2008 г. птица размножалась, у нее было хорошо развито наседное пятно. В последующие годы (2009–2015 гг.) эта птица встречена не была; по-видимому, она погибла. 30 июня 2010 г. на участке северного склона была поймана большая конюга с остатками алюминиевого кольца на левой цевке. Кольцо было сильно стерто, и определить его номер не представлялось возможным. Такими кольцами на о-ве Талан метили больших конюг в 1987–1991 гг., что предполагает возраст пойманной птицы тоже не менее 20 лет. В ходе дополнительных учетов меченых больших конюг на о-ве Талан в 2019 г. удалось выявить несколько особей, которые были окольцованы взрослыми в 2010 г. (5.1% от всех меченых в том году) и которые прожили не менее 12 лет (Е.Ю. Голубова, неопубликованные данные). Таким образом, особи исследованных видов не только нередко доживают до 10-летнего возраста, но даже могут прожить как минимум вдвое дольше, причем в условиях неблагоприятной популяции. Скорее всего, и эта оценка ограничена продолжительностью исследования, и часть особей живет дольше. Это не удивительно, поскольку среди хорошо изученных представителей семейства чистиковых прослеживается тенденция к высокой продолжительности жизни. Так, среди трибы тупиков известны особи тупиков-носорогов (*Cerorhinca monocerata*), дожившие до 31 года (Hirfner et al., 2019), и особи атлантических тупиков, дожившие до 40 лет (Fransson et al., 2017). Среди еще более крупных кайр и гагарок (*Alca torda*) также есть находки птиц, доживших до 42 лет (Fransson et al., 2017; Bird Banding..., 2019). Для менее крупных чистиковых —

конюг и стариков — зафиксированная максимальная продолжительность жизни несколько меньше и составляет 9–22 года (для конюг-крошки — 9 лет, малой конюги *Aethia pygmaea* — 15 лет, большой конюги — 18 лет, алеутского пыжика и обыкновенного старика (*Synthliborniphus antiquus*) — 22 года (Shoji, Gaston, 2008; Johns et al., 2018; Bird Banding..., 2019)).

Результаты нашего исследования показывают, что у изученных видов закрытогнездящихся чистиковых птиц состояние колонии (оцененное, например, через динамику численности, плотность гнездования и успех размножения) может оказывать принципиальное влияние на некоторые этологические характеристики гнездящихся в ней особей, и колония, находящаяся в состоянии депрессии, по ряду таких характеристик не равнозначна колонии в благополучном состоянии. В частности, с ухудшением успеха размножения птицы стремятся чаще менять партнеров, но при сопутствующем понижении плотности гнездования могут реже менять гнездовые камеры. У изученных видов эти тенденции проявляются с разной степенью четкости, наиболее ярко выражены они у большой конюги и белобрюшки (что, впрочем, может быть следствием большего количества меченых птиц этих видов, находившихся под наблюдением). В то же время, большая доля распада пар, не связанная с гибелью (исчезновением) брачного партнера, у большой конюги по сравнению с другими видами, — по-видимому, специфический видовой признак, возможно, связанный с биологическими особенностями этих птиц и их гнездованием в очень крупных плотных колониях. Вопреки первоначальным предположениям, депрессивное состояние колонии, по крайней мере, у изученных видов чистиковых, вероятно, не является следствием повышенной гибели взрослых птиц, и может не приводить к заметному оттоку размножающихся особей в другие колонии.

Полученные данные важны не только для понимания биологии данных видов в целом, но могут прояснить также степень экологической пластичности видов и локальные процессы, происходящие в популяциях данных видов под влиянием благоприятных или неблагоприятных условий для размножения.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую благодарность всем сотрудникам лаборатории орнитологии Института биологических проблем Севера ДВО РАН за предоставленную возможность проведения полевых исследований на о-ве Талан. Особую благодарность авторы выражают А.В. Андрееву, Е.Ю. Голубовой и Ю.А. Слепцову за помощь в проведении экспедиций и сборе данных. Авторы очень признательны Ю.А. Ко-

лесниковой и В.А. Комаровой за помощь в сборе материала, а М.В. Холодовой, П.А. Сорокину и О.С. Пшеничниковой — за помощь в генетическом определении пола отловленных птиц.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреев А.В., Голубова Е.Ю., 2018. Многолетняя динамика численности и успех размножения большой конюги на острове Талан (Охотское море) // Первый Всерос. орнитологический конгресс (г. Тверь, Россия, 29 января—4 февраля 2018 г.). Тезисы докладов. Тверь. С. 7—8.
- Андреев А.В., Голубова Е.Ю., 2019. Многолетняя динамика численности и успеха размножения большой конюги *Aethia cristatella* Pallas, 1769 на острове Талан (Охотское море) // Вестник ТвГУ. Серия “Биология и экология”. № 1. № 53. С. 15—30.
- Андреев А.В., Голубова Е.В., Зубакин В.А., Харитонов С.П., 2010. Численность морских птиц на колониях о. Талан: двадцатилетний тренд // Вестник Северо-Восточного научного центра ДВО РАН. № 2. С. 30—42.
- Бахтурина Д.С., Клёнова А.К., 2015. Сравнительный анализ поведения трех видов чистиковых птиц (Charadriiformes, Alcidae) (большой конюги (*Aethia cristatella*), белобрюшки (*Cyclorhynchus psittacula*) и ипатки (*Fratercula corniculata*)) на поверхности колонии // Зоологический журнал. Т. 94. № 9. С. 1084—1100.
- Водолазова Д.С., Клёнова А.В., 2019. Поведение топорка (*Lunda cirrhata*, Alcidae, Charadriiformes) на поверхности колонии // Зоологический журнал. Т. 98. № 1. С. 56—71.
- Голубова Е.Ю., 2010. Особенности сезона размножения морских птиц на о. Талан (Тауйская губа Охотского моря) в 2009 г. на фоне многолетних исследований // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: материалы XI международной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения выдающихся российских ихтиологов А.П. Андрияшева и А.Я. Таранца. Петропавловск-Камчатский: “Камчатпресс”. С. 319—322.
- Голубова Е.Ю., 2015. Биология размножения белобрюшки (*Cyclorhynchus psittacula*) на острове Талан (северная часть Охотского моря) // Зоологический журнал. Т. 94. № 7. С. 832—847.
- Зубакин В.А., 1990. Некоторые аспекты гнездовой биологии и социального поведения большой конюги (*Aethia cristatella*) // Изучение морских колониальных птиц в СССР. Магадан: Институт биологических проблем Севера ДВО РАН СССР. С. 9—13.
- Зубакин В.А., 2007. О социальной организации морских птиц // Методы и теоретические аспекты исследования морских птиц: Материалы V Всероссийской школы по морской биологии. Ростов-на-Дону: Южный научный центр РАН. С. 180—202.
- Зубакин В.А., Володин И.А., Клёнова А.В., Зубакина Е.В., Володина Е.В., Лапина Е.Н., 2010. Поведение большой конюги (*Aethia cristatella*) в период размножения: двигательные и акустические демонстрации // Зоологический журнал. Т. 89. № 3. С. 331—345.
- Клёнова А.В., Бахтурина Д.С., 2014. Особенности сезонной активности и успех размножения колониальных чистиковых птиц на острове Талан в 2013 году (Охотское море) // Вестник Северо-Восточного научного центра ДВО РАН. № 3. С. 83—87.
- Кондратьев А.Я., Зубакин В.А., Голубова Е.Ю., Кондратьева Л.Ф., Харитонов С.П., Китайский А.С., 1992. Фауна наземных позвоночных животных острова Талан // Прибрежные экосистемы северного Охотоморья. Остров Талан. Магадан. СВНЦ ДВО РАН. С. 72—108.
- Конюхов Н.Б., 1990. Большая конюга // Птицы СССР. Чистиковые. М.: Наука. С. 112—121.
- Конюхов Н.Б., 1990а. Белобрюшка // Птицы СССР. Чистиковые. М.: Наука. С. 131—139.
- Леухина В.А., Нос О.В., 1999. Выживаемость большой конюги на о. Талан // Морские птицы Берингии, информационный бюллетень. Магадан: Институт биологических проблем Севера ДВО РАН. Вып. 4. С. 13—14.
- Харитонов С.П., 1980. Материалы по птицам острова Ионы // Орнитология. Вып. 15. С. 10—15.
- Харитонов С.П., 1990. Топорок // Птицы СССР. Чистиковые. М.: Наука. С. 173—182.
- Харитонов С.П., 1990а. Ипатка // Птицы СССР. Чистиковые. М.: Наука. С. 164—173.
- Харитонов С.П., 2011. Пространственно-этологическая структура колоний околотовных птиц // Зоологический журнал. Т. 90. № 7. С. 846—860.
- Ballance L.T., 2007. Understanding seabirds at sea: why and how? // Mar. Ornithol. V. 35. P. 127—135.
- Bird Banding Laboratory. Longevity Records of North American Birds. Patuxent Wildlife Research Center. US Geological Survey. Laurel, MD. [Electronic resource]. Available online at https://www.pwrc.usgs.gov/bbl/longevity/Longevity_main.cfm. Version 2019.2
- Birkhead T.R., Kay R., Nettleship D.N., 1985. A new method for estimating the survival rates of the common murre // J. Wildl. Manage. V. 49. № 2. P. 496—502.
- Bried J., Jouventin P., 1999. Influence of Breeding Success on Fidelity in Long-Lived Birds: An Experimental Study Source // J. Avian. Biol. V. 30. № 4. P. 392—398.
- Cerit H., Avanus K., 2007. Sex identification in avian species using DNA typing methods // World Poultry Sci. J. V. 63. № 1. P. 91—100.
- Choudhury S., 1995. Divorce in birds: a review of the hypotheses // Anim. Behav. V. 50. № 2. P. 413—429.
- Cooch E.G., Ricklefs R.E., 1994. Do variable environments significantly influence optimal reproductive effort in birds? // Oikos. V. 69. № 3. P. 447—459.
- Cuthbert F.J., 1982. Caspian Tern colonies in the Great Lakes: responses to an unpredictable environment // Condor. V. 87. № 1. P. 74—78.
- Durant J.M., Hjermmann D.Ø., Frederiksen M., Charrassin J.B., Le Maho Y., et al., 2009. Pros and cons of using seabirds as ecological indicators // Clim. Res. V. 39. № 2. P. 115—129.
- Evans P.G., Nettleship D.N., 1985. Conservation of the Atlantic Alcidae // The Atlantis Alcidae. Eds Nettleship D.N., Birkhead T.N. Orlando: Academic Press. P. 427—488.
- Farner D.S., 1945. Age groups and longevity in the American Robin // Wilson Bull. V. 57. № 1. P. 56—74.
- Fraser G.S., Jones I.L., Hunter F.M., Cowen L., 2004. Mate switching patterns in crested auklets (*Aethia cristatella*): the role of breeding success and ornamentation // Bird Behav. V. 16. № 1. P. 7—12.
- Fransson T., Kolehmainen T., Kroon C., Jansson L., Wenninger T., 2017. EURING list of longevity records for

- European birds // Stockholm, Sweden: Swedish Museum of Natural History, EURING. [Electronic resource]. Available online at <https://euring.org/>, accessed on 10 April 2019
- Frederiksen M., Mavor R.A., Wanless S., 2007. Seabirds as environmental indicators: the advantages of combining data sets // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* V. 352. P. 205–211.
- Gaston A.J., Jones I.L., 1998. The Auks. Oxford: Oxford University Press. 349 p.
- Golet G.H., Irons D.B., Estes J.A., 1998. Survival costs of chick rearing in black legged kittiwakes // *J. Anim. Ecol.* V. 67. № 5. P. 827–841.
- Griffiths R., Double M.C., Orr K., Dawson R.J., 1998. A DNA test to sex most birds // *Mol. Ecol.* V. 7. № 8. P. 1071–1075.
- Harding A., Paredes R., Suryan R., Roby D., Irons D., et al., 2013. Does location really matter? An inter-colony comparison of seabirds breeding at varying distances from productive oceanographic features in the Bering Sea // *Deep Sea Res. Part II.* V. 94. P. 178–191.
- Hatch S.A., Roberts B.D., Fadely B.S., 1993. Adult survival of Black legged Kittiwakes *Rissa tridactyla* in a Pacific colony // *Ibis.* V. 135. № 3. P. 247–254.
- Helgason H.H., 2012. Survival of Atlantic Puffins (*Fratercula arctica*) in Vestmannaeyjar, Iceland during different life stages (Doctoral dissertation). 77 p.
- Hipfner J.M., Shervill D., Domalik A.D., Bertram D.F., Lemon M.J.F., et al., 2019. Longevity in the Rhinoceros Auklet *Cerorhinca monocerata* and a comparison with other species of Alcidae // *Mar. Ornithol.* V. 47. P. 225–227.
- Johns M.E., Warzybok P., Bradley R.W., Jahncke J., Lindberg M., Breed G.A., 2018. Increased reproductive investment associated with greater survival and longevity in Cassin's auklets // *Proc. R. Soc. B.* V. 285. P. 1–9.
- Jones I.L., 1993. Crested auklet (*Aethia cristatella*) // *The Birds of North America*. Washington, D.C., Philadelphia: The Academy of Natural Sciences. The American Ornithologists' Union. № 70. 16 p.
- Jones I.L., 1993a. Sexual differences in bill shape and external measurements of crested auklets // *Wilson Bull.* V. 105. № 3. P. 525–529.
- Jones I.L., Konyukhov N.B., Williams J.C., Byrd G.V., 2001. Parakeet auklet (*Aethia psittacula*) // *The Birds of North America*. Washington, D.C., Philadelphia: The Academy of Natural Sciences. The American Ornithologists' Union. № 594. 20 p.
- Jones I.L., Montgomerie R., 1991. Mating and remating of least auklets (*Aethia pusilla*) relative to ornamental traits // *Behav. Ecol.* V. 2. № 3. P. 249–257.
- Ludwig S.C., Becker P.H., 2008. Within-season divorce in Common Terns *Sterna hirundo* in a year of heavy predation // *J. Ornithol.* V. 149. № 4. P. 655–658.
- Manuwal D.A., Manuwal N.J., 1979. Habitat specific behavior of the Parakeet Auklet in the Barren Islands, Alaska // *Western Birds.* V. 10. P. 189–200.
- Moody A.T., Wilhelm S.I., Cameron-MacMillan M.L., Walsh C.J., Storey A.E., 2005. Divorce in common murres (*Uria aalge*): relationship to parental quality // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 57. № 3. P. 224–230.
- Morrison K.W., 2009. Demographic consequences of early development and extreme climate events for alcids on Triangle Island, British Columbia. Doctoral dissertation. Dept. of Biological Sciences – Simon Fraser University. 110 p.
- Morrison K.W., Hipfner J.M., Blackburn G.S., Green D.J., 2011. Effects of extreme climate events on adult survival of three Pacific auks // *Auk.* V. 128. № 4. P. 707–715.
- Naves L.C., Cam E., Monnat J.Y., 2007. Pair duration, breeding success and divorce in a long-lived seabird: benefits of mate familiarity? // *Anim. Behav.* V. 73. № 3. P. 433–444.
- Parsons M., Mitchell I., Butler A., Ratcliffe N., Frederiksen M., et al., 2008. Seabirds as indicators of the marine environment // *ICES J. Mar. Sci.* V. 65. № 8. P. 1520–1526.
- Petersen A., 1981. Breeding biology and feeding ecology of Black Guillemots. Doctoral dissertation. University of Oxford. 359 p.
- Piatt J.F., Kitaysky A.S., 2002. Horned Puffin (*Fratercula corniculata*) // *The Birds of North America*. Washington, D.C., Philadelphia: The Academy of Natural Sciences. The American Ornithologists' Union. № 603. 28 p.
- Piatt J.F., Kitaysky A.S., 2002a. Tufted Puffin (*Fratercula cirrhata*) // *The Birds of North America*. Washington, D.C., Philadelphia: The Academy of Natural Sciences. The American Ornithologists' Union. № 708. 32 p.
- Piatt J.F., Sydeman W.J., Wiese F., 2007. Introduction: a modern role for seabirds as indicators // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* V. 352. P. 199–204.
- Pshenichnikova O.S., Klenova A.V., Sorokin P.A., Zubakin V.A., Konyukhov N.B., Kharitonov S.P., Artukhin Y.B., 2015. The Crested Auklet, *Aethia cristatella* (Alcidae, Charadriiformes), does not vary geographically in genetics, morphology or vocalizations // *Mar. Biol.* V. 162. № 6. P. 1329–1342.
- Sandvik H., Erikstad K.E., Fauchald P., Tveraa T., 2008. High survival of immatures in a long-lived seabird: insights from a long-term study of the Atlantic puffin (*Fratercula arctica*) // *Auk.* V. 125. № 3. P. 723–730.
- Schmidt K.A., 2001. Site fidelity in habitats with contrasting levels of nest predation and brood parasitism // *Evol. Ecol. Res.* V. 3. P. 633–648.
- Schmidt K.A., 2004. Site fidelity in temporally correlated environments enhances population persistence // *Ecol. Lett.* V. 7. № 3. P. 176–184.
- Sealy S.G., Bedard J., 1973. Breeding biology of the Parakeet Auklet (*Cyclorhynchus psittacula*) on St. Lawrence Island, Alaska // *Astarete.* V. 2. P. 59–68.
- Setiawan A.N., Massaro M., Darby J.T., Davis L.S., 2005. Mate and territory retention in yellow-eyed penguins // *Condor.* V. 107. № 3. P. 703–709.
- Shoji A., Gaston A.J., 2008. A new longevity record for the Ancient Murrelet *Synthliboramphus antiquus* // *Mar. Ornithol.* V. 36. P. 197–198.
- Sydeman W.J., Pyle P., Emslie S.D., McLaren E.B., 1996. Causes and consequences of long-term partnerships in Cassin's auklets // *Oxford Ornithology Series.* V. 6. № 1. P. 211–222.
- Weimerskirch H., 2001. Seabird demography and its relationship with the marine environment // *Biology of marine birds*. Eds Schreiber E.A., Burger J. P. 115–136.
- Weimerskirch H., 2007. Are seabirds foraging for unpredictable resources? // *Deep-Sea Res. Part II.* V. 54. P. 211–223.
- Zubakin V.A., Zubakina E.V., 1993. Observations of color-banded Alcidae at Talan Island, Okhotsk Sea // *Beringian Seabird Bulletin.* V. 1. P. 43–44.

DEMOGRAPHIC AND ETHOLOGICAL CHARACTERISTICS OF CREVICE-NESTING AUKS (ALCIDAE, CHARADRIIFORMES) IN THE COLONY ON TALAN ISLAND, SEA OF OKHOTSK: CHANGES OVER 20 YEARS

D. S. Vodolazova^{1, *}, A. V. Klenova^{1, **}, V. A. Zubakin^{2, 3}, E. V. Zubakina³

¹Biology Department, Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119234 Russia

²A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia

³Russian Bird Conservation Union, Moscow, 111123 Russia

*e-mail: aethia@yandex.ru

**e-mail: anna.v.klenova@gmail.com

Studies on seabird biology are usually conducted using local nesting colonies over relatively short periods of time. However, changes in environmental conditions or the current demographic state of a particular population can have a significant impact on the behaviour of individuals of certain species, becoming noticeable in long-term research. In the present study, we evaluated the return rate of adults to their breeding sites, the frequency of mate and nesting chamber change, as well as the occurrence of club pairs in four auk species, namely, the Crested Auklet (*Aethia cristatella*), the Parakeet Auklet (*A. psittacula*), the Horned Puffin (*Fratercula corniculata*), and the Tufted Puffin (*F. cirrhata*), nesting on Talan Island, Sea of Okhotsk, in 2008–2015. We compared our results to those obtained for the same colony in 1989–1991 using similar study methods. The breeding success in 1989–1991 was high in all species, while in 2008–2015 it was extremely low both in Crested and Parakeet auklets. Moreover, between these periods, the abundance of Crested and Parakeet auklets on the island decreased several times, in Tufted puffins it dropped not so significantly, whereas the numbers of Horned puffins slightly increased. In 2008–2015, 339 Crested auklets, 57 Parakeet auklets, 38 Horned puffins and 44 Tufted puffins were marked individually with coloured rings. The average return rate to the colony for the next year during this period were 77, 82, 66 and 85% for these species, respectively. 62% pairs of the Crested Auklet and 46% pairs of the Parakeet Auklet broke up the next season, but only half of those pairs of both species broke up probably because of the death of one of the mates. In other cases, both mates continued to appear in the colony and formed new pairs. The nesting chamber was changed next year in 16% Crested auklets, 12% Parakeet auklets, and 22% Tufted puffins. From 13 to 18% Crested auklets, Parakeet auklets and Horned puffins formed club pairs in addition to the main (breeding) pairs. We also recorded club pairs in the Tufted Puffin, as well as those in the Parakeet Auklet and the Horned Puffin, describing them for the first time. Our study showed that, despite the decline in the numbers of three species and the increased numbers of the fourth one that occurred over 20 years, the percentage of individual returns of all species to the colony next year remained approximately the same. However, with a low and progressively declining abundance and a consistently low breeding success in Crested and Parakeet auklets, the frequency of their pair breakup slightly increased. On the other hand, the probability of nesting chamber change for the Crested Auklet decreased. This may indicate a decreased competition for nesting sites after the numbers decline, resulting in the occupation of the most optimal nesting chambers by the majority of birds.

Keywords: return rate, pair-mate change, nest-site fidelity, longevity, colonial seabirds