

УДК 598.4 : 061.62(571.53)

ПОПУЛЯЦИОННЫЙ ГОМЕОСТАЗ – ОСНОВНОЙ ПУТЬ ПОДДЕРЖАНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ ВОДОПЛАВАЮЩИХ ПТИЦ ПРИБАЙКАЛЬЯ

© 2013 Ю.И. Мельников

Байкальский музей Иркутского научного центра СО РАН

Поступила в редакцию 12.05.2013

Поддержание высокой численности популяций и эффективное размножение водоплавающих птиц обеспечивается комплексом взаимодополняющих адаптаций (достройка гнезд при подъемах уровня воды, повторное размножение, эффективные защитные реакции и динамичная пространственная структура). Они обеспечивают формирование системы популяционного гомеостаза – специфической адаптации всей популяции, при которой она может длительное время поддерживать динамическое равновесие с окружающей средой на среднем уровне, характерном для конкретной местности.

Ключевые слова: *водоплавающие птицы, адаптация, популяционный гомеостаз*

Прибайкалье – преимущественно горная страна. Уровень ее обводнения невысок, однако речная сеть развита очень сильно и представлена, преимущественно, горными реками, для значительной части которых характерен горнопойменный водный режим. Он отличается кратковременным, но сильным, весенним половодьем и значительными летне-осенними паводками, вызванными интенсивными ливневыми дождями и таянием крупных снежников в горах. В разные сезоны летнего периода здесь отмечается от 2 до 7 паводков, иногда имеющих вид катастрофических наводнений. Как следствие этого наблюдается значительная гибель гнезд птиц (до 70% и более), использующих водно-болотные экосистемы в качестве гнездовых станций [1]. Кроме того, они испытывают сильное давление и других лимитирующих факторов, в том числе и антропогенных [3], что сильно снижает общую успешность их размножения. Тем не менее уровень воспроизводства птиц, даже в таких условиях, является высоким, однако пути приспособления водоплавающих птиц к гнездованию в чрезвычайно динамичных экосистемах еще плохо изучены и их выявление представляет большой теоретический и практический интерес.

Материал и методы. Работа выполнена в трех районах Прибайкалья: пойма р. Оки, устье р. Иркут и дельта р. Селенги. Общая продолжительность исследований – не менее пяти лет на каждом (1963-1987 гг.). Они расположены в лесостепной зоне, отличающейся повышенной продуктивностью озерно-болотных экосистем. Вместе с тем, каждый из этих районов имеет существенные отличия, сказывающиеся на репродуктивных параметрах птиц. Основные методики изучения экологии данной группы птиц изложены нами в нескольких предыдущих публикациях [1-4, 8, 9]. Определенные и расчет всех показателей репродуктивного

успеха проводился по общепринятым методикам [4, 5, 7-9] с выделением повторных (компенсационных) кладок [4]. Под наблюдением находилось около 3000 гнезд и такое же количество выводков.

Результаты и обсуждение. Лимитирующие факторы, связанные с уровнем воспроизводства водоплавающих птиц Прибайкалья, чрезвычайно разнообразны, а сила их воздействия по регионам существенно различается (рис. 1). Определяющим фактором в гибели яиц водоплавающих птиц являются колебания уровня воды в р. Селенге – от 9,3% до 22,9%. Опосредованно данный фактор увеличивает отход яиц от хищников, поскольку достроенные гнезда легко обнаруживаются. От хищничества крупных чаек (серебристой *Larus argentatus* и сизой *L. canus*), черной вороны *Corvus corone* и болотного луня *Circus aeruginosus* гибнет от 16,0% до 29,3% яиц [1, 3, 4]. Влияние антропогенных факторов (рекреационная деятельность, весеннее выжигание растительности и выпас скота), а также эмбриональной смертности невелико, а хищничество млекопитающих практически отсутствует. Общие потери отложенных яиц по этим причинам у разных видов уток составляют по сезонам от 40,9% до 75,8% (рис. 1).

В устье р. Иркут гнездовые станции птиц представлены озерно-болотными экосистемами высокой поймы, крайне редко заливаемыми высокими паводками, но почти ежегодно подтапливаемыми, как тальми водами в результате поздневесенних (конец мая – начало июня) снегопадов, так и после затяжных и ливневых дождей. В этом районе значительна гибель яиц от хищничества черной вороны и болотного луня (7,2-19,3%), а также бродячих собак *Canis familiaris* и серой крысы *Rattus norvegicus* (7,1-18,5%), но значительно меньше влияние гидрологического режима (1,6-10,0%). Отход яиц по антропогенным причинам (1,3-5,2%) и в результате эмбриональной смертности (1,7-5,2%) невелик [3]. Общие потери отложенных яиц у разных видов уток составляют 25,1-52,8% (рис. 1).

Мельников Юрий Иванович, кандидат биологических наук, руководитель группы наземных экосистем. E-mail: yutem148@mail.ru

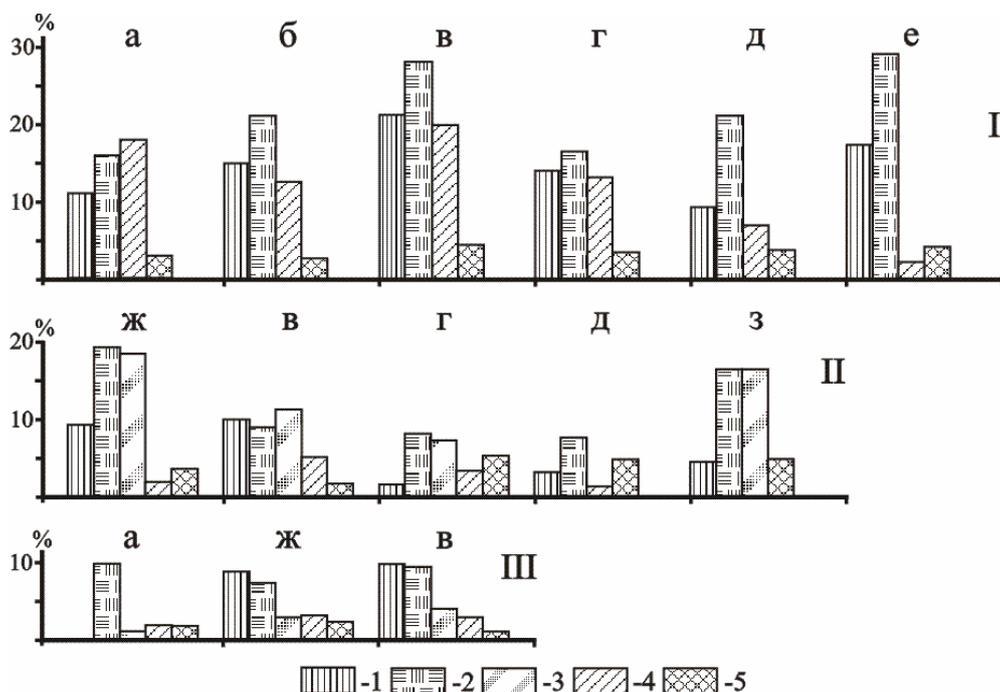


Рис. 1. Лимитирующие факторы водоплавающих птиц и средний уровень их воздействия на различных участках Прибайкалья:

I – дельта р. Селенги; II – устье р. Иркут; III – пойма р. Ока. Лимитирующие факторы: 1 – колебания уровня воды; 2 – хищничество птиц; 3 – хищничество млекопитающих; 4 – антропогенные воздействия; 5 – эмбриональная смертность. Виды водоплавающих птиц: а – кряква *Anas platyrhynchos*, б – шилохвость *A. acuta*, в – чирок-трескунок *A. querquedula*, г – широконоска *A. chrypeata*, д – красноглазая чернеть *Aythya ferina*, е – хохлатая чернеть *A. fuligula*, ж – чирок-свиистунок *A. crecca*, з – серая утка *A. strepera*

В пойме р. Ока местообитания водоплавающих птиц представлены старичными лесными водоемами редко заливаемой высокой поймы и островами Окинского отрога Братского водохранилища. Для данного района характерно умеренное или даже слабое воздействие всех основных лимитирующих факторов (прежде всего колебаний уровня воды) (рис. 1), связанное с более низкой плотностью гнездования птиц и невысоким обилием основных хищников. Общие потери отложенных яиц у разных видов уток составляют здесь 15,2-28,2%.

Успешность выращивания утят, по сравнению с предыдущим периодом, заметно выше 71,8-94,8% от количества вылупившихся птенцов. Наибольшая их гибель отмечена в дельте р. Селенга. Основная причина смертности – хищничество крупных чаек, которые отлавливают пуховичков на открытой воде, при переводе утками выводков из одних стаций в другие [4]. В устье р. Иркут молодые птенцы уничтожаются бродячими собаками. Некоторое их количество гибнет от болотного луня, болотной *Asio flammeus* и ушастой *A. otus* сов. Последние два вида ловят птенцов на гнездах, сразу после вылупления, ориентируясь по их пisku. Общая причина отхода, отмеченная во всех районах – оставление в гнездах последних, еще не обсохших птенцов, задержавшихся с вылуплением (по отношению к основной части выводка), особенно в ненастную погоду, более чем на сутки. Как правило, это утята из подложенных другими утками яиц (гнездовой паразитизм) [1-4]. Несмотря на значительную гибель яиц и птенцов, в большинстве

районов общая успешность размножения водоплавающих птиц остается достаточно высокой и соизмерима с другими регионами, отличающимися более благоприятными условиями [1, 4, 6, 7]. Специальные исследования этого вопроса показали, что поддержание высокого уровня репродукции в данной группе птиц обеспечивается взаимодополняющими адаптациями: достройка гнезд при подтоплении, повторное (компенсационное) размножение и защитные реакции птиц (рис. 2). Кроме того, большое значение в повышении успешности гнездования уток имеет и динамичная пространственная структура [1, 3, 4]. Роль каждой из этих адаптаций в поддержании воспроизводства птиц далеко не однозначна и зависит от конкретной ситуации в гнездовом районе.

В условиях нестабильного гидрологического режима большое значение имеет достройка гнезд по мере подъема уровня воды. Она хорошо компенсирует небольшие перепады уровня воды при невысокой скорости его изменения (не более 15-20 см за сутки). В таких случаях птицы надстраивают гнезда на 30-35 см, иногда до 45 см (красноглазая чернеть). В дельте р. Селенга с преобладанием пониженных местообитаний ее роль в сохранении кладок заметно ниже, чем в устье р. Иркут, гнездовые стации которого представлены экосистемами высокой поймы. Здесь практически все сохранившиеся до вылупления кладки находились в достроенных гнездах. Однако и в дельте Селенги, значительная часть кладок сохраняется благодаря этой адаптации (рис. 2).

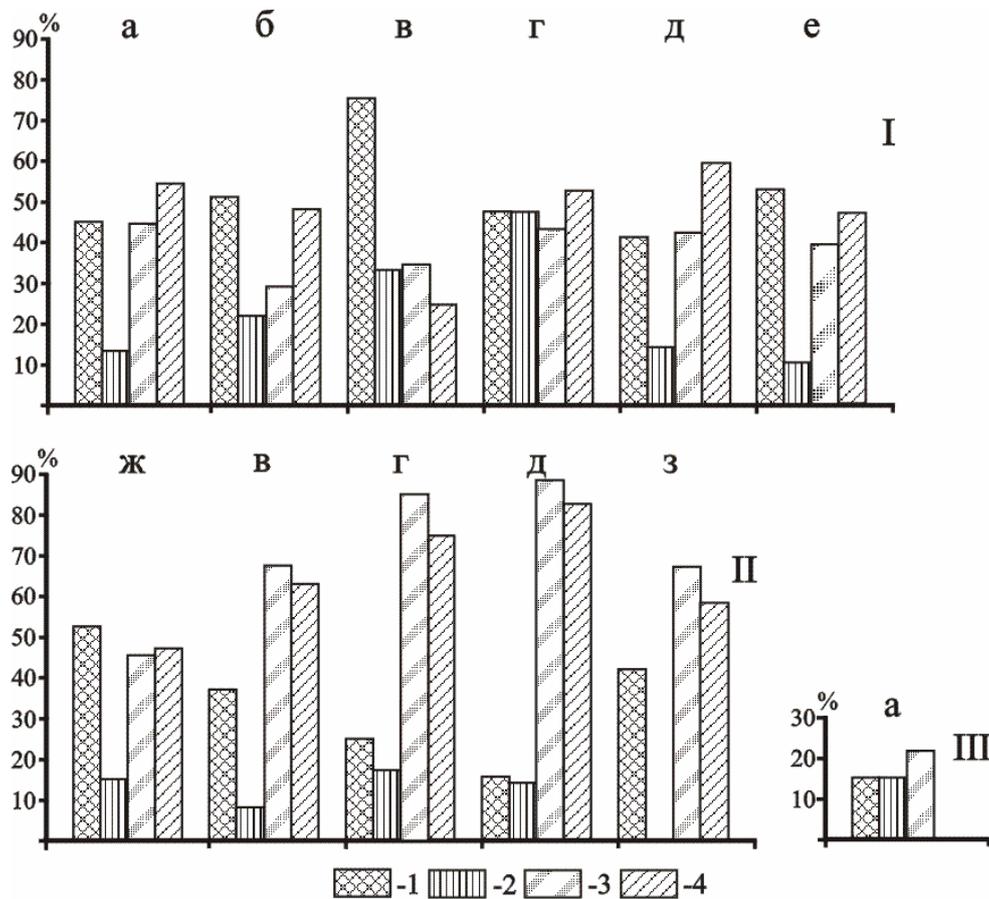


Рис. 2. Роль взаимодополняющих адаптаций в поддержании численности водоплавающих птиц на различных участках Прибайкалья:

I – дельта р. Селенга; II – устье р. Иркут; III – пойма р. Ока. Адаптации: 1 – доля погибших гнезд; 2 – доля повторных (компенсационных) кладок; 3 – доля кладок, сохранившихся до вылупления в достроенных гнездах; 4 – доля кладок, сохранившихся до вылупления, благодаря использованию защитных реакций. Виды водоплавающих птиц: а – кряква, б – шилохвость, в – чирок-трескунок, г – широконоска, д – красноголовая чернеть, е – хохлатая чернеть, ж – чирок-свистун, з – серая утка

В ситуациях, когда этой адаптации недостаточно и наблюдается значительная гибель гнезд, птицы приступают к повторному размножению. При этом восстанавливаются только кладки, погибшие в первую половину насиживания (до 14-16 дней) [1, 2, 4]. Значение данной адаптации резко возрастает в условиях массовой гибели гнезд, и в дельте р. Селенга доля повторных кладок в среднем по сезонам может составлять у разных видов уток от 10,7% до 47,5%, в то время как в устье р. Иркут – от 8,2% до 17,9%. (рис. 2). Доля восстановленных кладок зависит от периода размножения, на который приходится массовая гибель гнезд. Если она наблюдается в первую половину размножения, количество повторных кладок резко увеличивается и, наоборот, при их гибели в конце гнездового сезона их количество незначительно. В таких случаях успех размножения обеспечивается только ранними кладками, из которых к этому времени уже вылупились птенцы. Как правило, все такие кладки находятся в достроенных гнездах.

Большую роль в сохранении гнезд имеет и защитное поведение птиц. В условиях высокого давления хищников (дельта Селенги и устье р. Иркут) только оно может обеспечить сохранение части кладок до вылупления птенцов, а в ряде случаев и молодых птиц до подъема на крыло. Защитное

поведение включает, как «пассивные» (криптическая окраска самок при слабо окрашенных яйцах, устройство гнезд в укрытиях, дефекация на гнездо при испугивании обильным, жидким и остро пахнущим пометом), так и «активные» (отвлекающие демонстрации у гнезда и агрессивные реакции во время защиты выводка от пернатых хищников и крупных рыб – прежде всего, щуки *Esox lucius*) реакции [3, 4]. Оценка вклада данных адаптаций в общую систему репродукции уток очень сложна, однако многолетние наблюдения показывают, что сохранившиеся кладки, в большинстве случаев, хотя бы один раз подвергались атакам хищников.

С повторным (компенсационным) размножением тесно связана другая адаптация – динамичная пространственная структура [1, 2, 4]. Приступая к повторному размножению, утки переселяются на участки с сохранившимися гнездами. Вероятность их гибели здесь в случае повторения экстремальной ситуации снижается, что ведет к общему повышению успешности размножения. Следовательно, сохранившиеся гнезда начинают играть роль информационных центров. С одной стороны, они рекламируют наиболее продуктивные участки, являющиеся центрами кормовой активности, а с другой – облегчают поиск мест, обеспечивающих успешное размножение. Это указывает,

что в условиях нестабильного гидрологического режима пространственная структура водоплавающих птиц формируется методом проб и ошибок и это, вероятно, наиболее приемлемый способ реализации потенциальных возможностей любого вида к выживанию в экстремальных условиях [1, 2, 4].

Детальный анализ собранных материалов показывает, что все данные адаптации являются взаимодополняющими, поскольку каждая из них компенсирует гибель гнезд или предохраняет от нее только в определенных, достаточно узких пределах. Совместная же их работа обеспечивает высокую успешность размножения птиц даже в крайне сложных ситуациях [1, 2, 4, 5, 10]. Общая успешность размножения различных видов водоплавающих птиц значительно отличается по районам и составляет в среднем от 20,3% для чирка-трескунка и 42,1% у широконоски в дельте р. Селенга, от 36,1% у серой утки до 80,8% у красноголовой чернети в устье р. Иркут и от 74,7% у чирка-свистунка до 90,8% у кряквы в пойме р. Ока. Для остальных видов уток этих регионов характерны промежуточные параметры данного показателя. Несмотря на довольно значительные вариации по сезонам, связанные с различным давлением лимитирующих факторов, общая успешность размножения птиц в большинстве случаев близка к средней величине, специфичной для каждого района работ, характеризующегося как собственным комплексом этих факторов, так и особенностями их проявления [2- 4].

Сохранение среднего уровня успешности размножения на протяжении достаточно длительного времени (популяционный гомеостаз) обеспечивается исключительно работой вышеуказанного комплекса взаимодополняющих адаптаций. Они предохраняют от гибели большую часть кладок или компенсируют значительную часть существующих гнездовых потерь. Поэтому резкие отклонения от среднего уровня репродукции наблюдаются только в годы с экстремальными условиями (сильные наводнения, засухи, чрезмерный пресс хищничества или антропогенных факторов), превышающими порог возможной адаптации, характерной для каждого вида уток [2, 4, 5, 10].

Существенная сезонная изменчивость уровня репродукции у большинства уток (8,9-90,8% молодых птиц от отложенных яиц в разных регионах), наряду с другими особенностями их экологии, указывает на то, что поддержание их численности и возможности ее последующего роста тесно связаны с резким увеличением успешности размножения в отдельные годы. В таком случае сложная возрастная структура, обусловленная большой продолжительностью жизни, позволяет сохранять численность на достаточно высоком уровне за счет многочисленного поколения, появившегося в особо благоприятный год. В остальные сезоны размножение может только частично компенсировать гибель взрослых особей, и численность вида постепенно снижается до следующего очень благоприятного сезона. Разумеется, год с очень низкой успешностью размножения, не компенсированный

в последующие сезоны, может привести к резкому снижению обилия вида. Эти особенности характерны для оппортунистического типа динамики численности [4]. В основе работы данного комплекса взаимодополняющих адаптаций лежит естественная растянутость периода размножения (до 90 дней), обусловленная генотипической разнородностью птиц, сложной возрастной структурой (молодые птицы позже приступают к гнездованию) и особенностями биоритмов отдельных особей. В результате при сильном давлении лимитирующих факторов на любом из этапов репродуктивного цикла некоторая часть особей всегда способна к сохранению и возобновлению кладок. Именно это обуславливает высокую универсальность данного комплекса адаптаций и его широкое распространение среди околородных и водоплавающих птиц [1, 2, 4, 5, 10]. Сохранение среднего уровня репродукции популяции на протяжении длительного времени указывает на существование механизмов саморегуляции, обеспечивающих преобразование популяционной системы в случае ее сильных нарушений и поддержание популяционного гомеостаза.

Любые адаптации могут рассматриваться в двух аспектах: как процесс и как результат [4]. Это приспособительные реакции, реализуемые на уровне отдельных особей. В зависимости от конкретной ситуации каждая особь избирает собственную стратегию размножения (выбор конкретного гнездового участка, достройка гнезда, компенсация утерянной кладки и т.д.), основанную на конкретном биоритме птицы. Однако совокупность всех особей конкретной популяции на основе вероятностно-статистических закономерностей формирует для каждого условия её специфическую ответную реакцию, обеспечивающую поддержание популяцией динамического равновесия с окружающей средой. Следовательно, адаптация всей популяции (вида) как процесс представляет собой приспособление её к текущей динамике условий существования на основе реакций отдельных особей. Основой гомеостатических адаптаций популяции является очень высокое разнообразие реакций отдельных её особей. Конечный результат приспособления – это состояние популяции, отражающее максимально возможную в данных условиях адаптацию к динамичным условиям среды и обеспечивающее длительное, устойчивое поддержание ее численности в динамичном равновесии с ней за счет комплекса специальных взаимодополняющих адаптаций – популяционный гомеостаз.

Выводы: у водоплавающих птиц основой поддержания высокой численности популяции и эффективного ее размножения в очень динамичных условиях озерно-болотных экосистем является комплекс специальных взаимодополняющих адаптаций (достройка гнезд при подъемах уровня воды, повторное размножение, эффективные защитные реакции и динамичная пространственная структура). Основной путь поддержания высокой численности птиц этой группы в экстремальных условиях среды, специфическая адаптация всей популяции,

обеспечивающая достижение такого состояния, при котором она может длительное время поддерживать динамическое равновесие с окружающей средой на среднем уровне, характерном для конкретной местности – популяционный гомеостаз.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ:

1. Мельников, Ю.И. О некоторых адаптациях прибрежных птиц // Экология, 1982. № 2. С. 64-70.
2. Мельников, Ю.И. Успешность размножения и популяционный гомеостаз водоплавающих птиц в гнездовой период // Охрана биологического разнообразия и развитие охотничьего хозяйства России. – Пенза: РИО ПГСХА, 2005. С. 54-57.
3. Мельников, Ю.И. Водно-болотные экосистемы Верхнего Приангарья: качество местообитаний и антропогенное воздействие // Бюл. ВСНЦ СО РАМН. 2006. № 2 (48). С. 93-99.
4. Мельников, Ю.И. Популяционный гомеостаз в репродуктивный период (на примере околородных и водоплавающих птиц) // Развитие современной орнитологии в Северной Евразии. – Ставрополь: Изд-во СГУ, 2006. С. 316-334.
5. Мельников, Ю.И. Популяционный гомеостаз в репродуктивный период – основная адаптация для поддержания численности птиц в динамичных условиях водно-болотных экосистем // Орнитология в Северной Евразии. – Оренбург: Изд-во ОренбургГПУ, 2010. С. 218.
6. Мельников, Ю.И. Водоплавающие птицы Прибайкалья: пространственная структура и успешность размножения // Извест. ИГУ. Серия «Биология. Экология». 2011. Т. 3, № 1. С. 49-59.
7. Михантьев, А.И. Экологические основы прогнозирования продуктивности и численности уток / А.И. Михантьев, М.А. Селиванова // Казарка. 2009. Т. 12, вып. 1. С. 47-67.
8. Паевский, В.А. Демография птиц. – Л.: Наука, 1985. 285 с.
9. Mayfield, H.F. Suggestion for calculating nest success // Wilson Bulletin. 1975. Vol. 87, № 4. P. 456-466.
10. Mel'nikov, Yu.I. Population homeostasis is a major method for maintaining the abundance of the waterfowl of the birds of the Cisbaikal region // XXIX International Union of Game Biologists Congress (17-22 August 2009, M., Russia). Book of abstracts. – М.: WTS, 2009. P. 2. P. 94-96.

POPULATION HOMEOSTASIS – THE MAIN WAY TO THE MAINTAINING THE NUMBER OF WATERFOWL IN PRIBAIKALYE

© 2013 Yu.I. Melnikov

Baikal Museum of Irkutsk Scientific Center SB RAS

Maintaining of high number of populations and efficient reproduction of waterfowl is provided with a complex of complementary adaptations (completion of nests when rising water level, repetitive reproduction, efficient defend reactions and dynamic spatial structure). They provide formation of population homeostasis system – specific adaptation of all population at which it can support the long time a dynamic equilibrium with environment at the average level, referent for the concrete district.

Key words: *waterfowl, adaptation, population homeostasis*