

УДК 598.812.525-591.543.43

ТЕРРИТОРИАЛЬНЫЕ СВЯЗИ БЕРЕГОВОЙ ЛАСТОЧКИ НА ЮГЕ УКРАИНЫ**Черничко Р.Н.***Азово-Черноморская орнитологическая станция***Territorial links of Sand Martin in the South of Ukraine.**

Chernichko R.N. Azov-Black Sea Ornithological station.

There are several conflicting points of view on the breeding site fidelity and phylopatriy of birds. Some researchers think, that all birds return to the breeding sites or areas, where they were born. Thus, they suppose existence of local populations. In this case all individuals, which did not return are considered to be dead (Исаков, 1949; Полюванов, 1957). Others object existence of such local populations and suppose that populations constantly mix due to the dispersion and immigration within large areas (Мальчевский, 1968, 1969, 1974).

*Our study of Sand Martin (*Riparia riparia*) territoriality was carried out in a control settlement on Yuzhni Bug river (Fig. 1). The size of this settlement fluctuated annually from 1101 to 1724 individuals (Table 1). The initial data for analysis are presented in Table 2. The results of the calculations are found in tables 4,5,7-9. These data allow to give qualitative and quantitative characteristics of the settlement (Table 11, Fig. 2).*

One colony in the settlement, which played a forming role, existed throughout the study period. It was populated earlier than others and had the highest reproduction success. This colony was always the largest, share of local birds in it varied between years from 9.3 to 37% out of the total numbers in the whole settlement, whereas in other colonies it never increased more than to 1.7-5.3% (Table 11). In our case it was colony 2, which was called dominant colony. Others were called sub dominant colonies. In the years unfavourable for the dominant colony (destruction of the precipice, diseases, predation or direct destruction of the colony by man) these were only the sub dominant colonies, which played a major role in maintaining local population.

In whole, the results obtained allow to state that on one hand, breeding site fidelity and phylopatriy, and on the other hand, dispersion (emigration and immigration) are closely related aspects of evolution. As biological processes they are opposite by the effect: conservatism saves the microevolutionary achievements of the species, whereas dispersion gives opportunities for new achievements. Facilitating isolation of population, conservatism allows to use advantages accumulating "local" experience. Dispersion, which makes obstacles for the isolation, increases ecological plasticity of the species owing to interpopulaion exchange. Balance of the two processes ensures stable existence of the species.

Всестороннее изучение закономерностей территориальных связей птиц, в том числе гнездового консерватизма и дисперсии, является одной из важнейших проблем орнитологии. Этим вопросам уделяли вниманиис Ю.А.Исаков (1957), В.М.Поли-

ванов (1957), А.С.Мальчевский (1968, 1974), Х.А.Михельсон (1973, 1981), В.К.Рябицев (1993) и многие другие. Взгляды исследователей сходятся в том, что взрослые птицы как у оседлых, так и у перелетных видов более привязаны к местам прежнего гнездования, чем молодые к местам рождения. При этом у изученных видов воробьиных птиц у обеих возрастных групп более консервативными оказались самцы. По поводу степени привязанности птиц к территории прежнего гнездования или рождения существуют несколько крайне противоположных точек зрения. Одни исследователи полагают, что не только все взрослые, но и все молодые птицы, достигшие половозрелого возраста, приступают, как правило, к гнездованию в непосредственной близости от родных мест, формируя местные популяции. Все невернувшиеся птицы считаются погибшими (Исаков, 1949; Поливанов, 1957). Другие авторы оспаривают возможность существования местных популяций и считают, что за счет дисперсии происходит постоянное смешивание популяций на значительных территориях (Мальчевский, 1968, 1974).

Для изучения территориальных связей была выбрана береговая ласточка (*Riparia riparia*), она оказалась удобным объектом в силу ряда причин. Вид легко обнаруживается и определяется в природе и является одним из наиболее массовых представителей среди воробьиных птиц. Для него разработаны хорошо доступные методы массового отлова; у птиц в гнездовой период различаются самцы и самки, а также молодые птицы. Отдельным вопросам территориальности береговой ласточки уделяли внимание зарубежные исследователи (Leys, 1970; Harwood, Harrison, 1977; Mead, 1979; Freer, 1979; Schmidt, 1982), имеются некоторые данные для популяции на р.Ока (Шеварева, Сапетин, 1959, 1962). Настоящее исследование посвящено территориальности вида на юге Украины, где этот вопрос ранее не изучался.

Материал и методики.

Территориальность изучалась в контрольном поселении на р.Ю.Буг (Николаевская обл., Первомайский р-н.) в 1978-1984 гг. (рис. 1, табл. 1). Обследование других аналогичных гнездовых группировок (Каховское водохранилище, Молочный лиман, другие участки р.Ю.Буг) показало, что контрольное поселение является типичным для речных систем и лиманов. Данные, полученные для этой территории, можно распространять на вид в целом, поскольку поселения на реках и лиманах составляют более 70% от всей численности береговой ласточки на большей части Украины (Черничко и др., 1996).

Краткая характеристика контрольной территории

На исследуемом участке реки (рис. 1) правый берег обрывистый, облесенный, но вдоль обрывов имеются участки, лишенные деревьев, левый - пологий, облесенный, с небольшими обрывчиками, образованными подмыванием берега на меандрах. В 1977-1979 годах происходило возрастание и стабилизация численности в колониях и количества колоний на участке, что связано с появлением обрывов, пригодных для гнездования, на правом берегу реки после сильных весенних паводков. С 1980 года

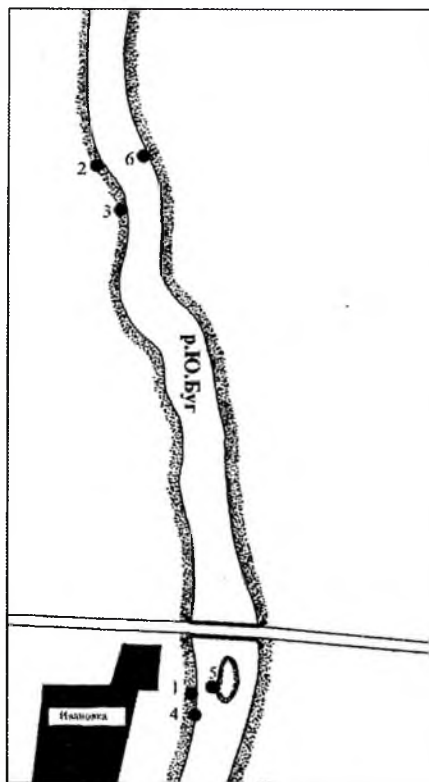


Рис. 1. Распределение колоний на контрольном поселении на р. Ю.Буг.

Fig. 1. Distribution of colonies in a control settlement on river Yuzhnyi Bug.

весенние паводки низки или вообще отсутствуют, берега реки не обновляются, обрывы становятся более пологими, зарастают степной растительностью, происходит сокращение числа колоний, птицы селятся лишь на 1-2 сохранившихся обрывах.

Колония 1 находилась на правом берегу реки вблизи с.Ивановка, заселялась в 1978, 1982-1983 гг. В годы существования испытывала значительный антропогенный пресс: часто птиц во время гнездования тревожили рыбаки, удившие рыбу прямо на обрыве, дети, разорявшие норы из любопытства, пасущийся на обрыве крупный рогатый скот, бродячие собаки, разрывающие норы с целью поживиться птенцами и яйцами. Обычно успешность гнездования была очень низкой.

Колония 2 находилась на правом берегу реки в 3 км ниже по течению от с.Мигея, заселялась во все контролируемые годы. Норы располагались на обрыве высотой до 4 м, протяженность обрыва, занятая норами, достигала в отдельные годы 290 м. Антропогенное влияние умеренное, благодаря значительной удаленности колонии от населенных пунктов.

Колония 3 находилась на правом берегу реки в 1.5-2 км ниже колонии 2, заселялась в 1978-1979, 1983 гг. По внешним показателям, а также степени антропогенного воздействия сходна с колонией 2, но на поверхности обрыва произрастали крупные деревья (дубы), а не травянистая растительность. Корни этих деревьев мешали птицам при рытье нор, поэтому данный обрыв был менее привлекателен для них.

Колония 4 находилась в 100-150 м от колонии 1 и по всем своим характеристикам практически идентична колонии 1. Заселялась в 1980, 1982-1983 гг.

Колония 5 располагалась на небольшом обрыве (высота - 1.8 м) на острове посредине реки, антропогенного воздействия не испытывала, заселялась лишь в отдельные годы (1982-1983).

Колония 6 располагалась на левом берегу напротив колонии 2 в небольшом (высота - до 1 м) обрывчике. Заселялась лишь в 1983 году и, в силу своей малочисленности, существенного влияния на численность птиц на контрольной территории не имела.

Таблица 1. Численность птиц, гнездившихся в контрольном поселении в 1978-1983 годах (в парах).

Table 1. Number of breeding pairs in the settlement controlled in 1998-1983.

Номер колонии Colony number	Численность птиц по годам Numbers in different years					
	1978	1979	1980	1981	1982	1983
1	240	-	-	-	195	250
2	585	630	1036	1463	1034	397
3	445	594	-	-	-	156
4	-	-	65	-	195	334
5	-	-	-	-	300	257
6	-	-	-	-	-	15
Всего Total	1280	1224	1101	1463	1724	1409
Успешность гнездования в колонии 3 по годам (в %) Nesting success in colony 3 in different years(%)						
-	-	-	88	61	54	-

Основным методом изучения территориальности являлся массовый отлов, кольцевание молодых и взрослых птиц и анализ возвратов меченных особей на исследуемую территорию. Величины территориального консерватизма, филопатрии, эмиграции и иммиграции были определены на основе данных первого отлова, кольцевания и повторных отловов в последующие годы (табл. 2). Всего за 1978-1983 гг. на контрольной территории было отловлено 7235 птиц, из них 561 - повторно в последующие годы.

Таблица 2. Исходные данные для расчетов показателей территориальности береговой ласточки.

Table 2. Initial data for calculating the site fidelity index.

Год Year	Числ-ть (в парах) Numbers (pairs)	Помеченные птицы (n) Number of marked birds (n)			Количество возвратов по годам Number of ringing recoveries in different years						
					1979	1980	1981	1982	1983		
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1978	585	ad	F	69	6(30)	12(15)	2(4)	2(4)			
			M	35	2(14)	4(9)	1(3)				
		juv	F	115*	2(9)	3(4)					
			M		1(7)	2(4)					
1979	630	ad	F	148	27(34)		13(29)		4(8)		
			M	88	11(24)		5(16)		4(11) 1(3)		
		juv	F	295*	4(5)		2(4)		1(2)		
			M		3(7)		1(3)		1(3)		
1980	1036	ad	F	814	83(105)		36(72)		4(7)		
			M	478	33(106)		26(70)		3(9)		
		juv	F	278*	6(8)		5(10)				
			M		10(32)		1(3)		1(3)		

Продолжение таблицы 2.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1981	1463	ad	F	671				45(90)	8(15)
			M	456			33(89)	6(18)	
		juv	F	953*				8(16)	1(2)
			M					13(35)	2(6)
1982	1034	ad	F	223					12(22)
			M	387				4(12)	
		juv	F	226*					2(4)
			M						

Условные обозначения:

Здесь и в таблицах 4, 7-9 (here and in the tables 4, 7-9): ad - взрослые птицы (adults), juv- молодые птицы (juveniles), F - самки (females), M- самцы (males), * - звездочкой помечено суммарное количество молодых самцов и самок без определения пола, в последующие годы пол этих птиц можно дифференцировать (asterisk indicates the total number of birds, which sex was not identified at the time of first catch; in the following years their sex was identified).

Исходной предпосылкой для расчетов послужила относительная изолированность изучаемого поселения от других аналогичных, что подтверждено данными массового мечения.

Терминология

В данной работе мы, вслед за Рябицевым К.В. (1993), используем термин “территориальный консерватизм” (*K*) - верность взрослых птиц прежнему месту гнездования, вместо “гнездовой консерватизм”, который ранее встречался в работах русскоязычных авторов, т.к. под последним некоторые исследователи понимают еще и консервативные черты поведения птиц при выборе биотопа, в постройке гнезда и пр.

Филопатрия (*Ф*) - возвращение птицы для первого гнездования в место своего рождения.

Эмиграция (*Э*) - процесс переселения из места своего предыдущего гнездования или рождения.

Иммиграция (*И*) - процесс вселения птиц из других гнездовых колоний или территорий.

Расчеты

Количественная оценка *K(Ф)* производилась определением отношения числа птиц, вернувшихся на контрольную территорию (или колонию) (*n*) к числу меченых птиц (*m*), гнездившихся на этой территории в предыдущем сезоне. Введя поправку на 100% отлов ($d=a/b$), получили конечную формулу, по которой проведем подсчет *K(Ф)*:

$$K(\Phi) = \frac{an}{bm} \times 100\%$$

где *a* - количество птиц, гнездящихся в колонии в год (*x+1*); *n* - количество повторно отловленных птиц в год (*x+1*), из числа окольцованных в этой же колонии в год *x*; *b* - количество птиц, отловленных в год (*x+1*); *m* - количество птиц, отловленных в год *x*.

Показатели территориальности возможно рассчитывать только для тех колоний, которые существовали по меньшей мере 2 года подряд. В исследуемом поселении (табл. 1) на протяжении всего периода наблюдений существовала лишь колония 2, для нее показатели K и Φ вычислены и представлены в табл. 4,7. Имеются также исходные данные для вычисления K и Φ в колонии 3 в 1978-1979 гг. (табл. 4,7) и для колонии 1 в 1982-1983 гг. (табл. 4), а для колоний 4 и 5, существовавших на протяжении 1982-1983 гг. это невозможно, т.к. в них не осуществлялось массовое кольцевание, и исходные данные отсутствуют.

Иммиграция

Иммиграция в числовом выражении представляет собой долю особей, встреченных в изучаемой колонии в год исследования, от суммарного количества птиц, помеченных в других колониях в предыдущем году. Если исходить из того, что вселение может происходить как из ближайших колоний - ближняя иммиграция ($Iб$), так и из дальних - дальняя иммиграция ($Iд$), то общую I можно представить как

$$I = Iб + Iд$$

Имеющиеся данные позволяют судить лишь о процессах переселения внутри изучаемой группировки и оценить только $Iб$ (табл. 8). $Iб$ вычислялось по той же формуле, что и $K(\Phi)$, учитывая при этом, что:

a - количество птиц, гнездящихся в колонии в год $(x+1)$; n - количество повторно отловленных птиц в год $(x+1)$, из числа окольцованных в год x в других колониях; b - количество птиц, отловленных в год $(x+1)$; m - количество птиц, отловленных во всех других колониях в год x .

Эмиграция.

Эмиграция в числовом выражении представляет собой долю особей, встреченных в других колониях, от количества птиц, помеченных в контролируемой колонии в предыдущем году. Как и в случае с I , мы можем оценить только размах эмиграции внутри группировки, а значит, ближнюю эмиграцию ($Эб$) (табл. 9).

$Эб$ вычислялось по той же формуле, что и $K(\Phi)$, учитывая при этом, что: a - количество особей, гнездящихся в колонии, куда эмигрировали птицы в год $(x+1)$; n - количество повторно отловленных особей в год $(x+1)$, из числа окольцованных в год x в той колонии, откуда эмигрировали птицы; b - количество особей, отловленных в год $(x+1)$ в колонии, куда эмигрировали птицы; m - количество птиц, отловленных в колонии, из которой эмигрировали птицы, в год x .

Результаты и обсуждение.

Полученные результаты позволяют судить, с одной стороны, о количественной стороне процессов, происходящих в поселении, а с другой - о качественной структуре поселения, сформировавшейся в ходе этих процессов.

Показатели территориальности береговой ласточки - это не жестко фиксированные видоспецифичные величины, уровень территориальности зависит от ряда внешних факторов, таких как величина колонии, ее возраст, уровень

антропогенного воздействия и пр. Нами произведена оценка по этим критериям каждой колонии в поселении. При этом мы руководствовались следующей градацией распределения факторов (в баллах).

1. Размер колонии: более 500 пар - 4, до 500 пар - 3, до 300 пар - 2, до 100 пар - 1.
2. Продолжительность существования - количество баллов соответствует количеству лет существования.
3. Успешность гнездования: высокая - 3, средняя - 2, низкая - 1.
4. Влияние антропогенного фактора: низкое - 3, среднее - 2, высокое - 1.
5. Влияние хищников: низкое - 3, среднее - 2, высокое - 1.

Результаты комплексной оценки колоний контрольного поселения представлены в таблице 3.

Таблица 3. Комплексная оценка колоний в контрольном поселении.

Table 3. Quantitative estimations of colonies in the settlement controlled.

Фактор Factor	Оценка факторов (баллы) по колониям Estimation of factors in different colonies (gradations)					
	N1	N2	N3	N4	N5	N6
Размер колонии Colony size	2	4	3	2	2	1
Продолжительность существования Duration of existence	3	6	3	3	2	1
Успешность гнездования Nesting success	1	3	2	1	1	1
Антропогенный фактор Anthropogenic factor	1	2	2	1	3	2
Влияние хищников Influence of predators	1	2	2	1	2	2
Сумма Total	8	17	12	8	10	7

Как видно из таблицы, наиболее стабильной, “благополучной” является колония 2, далее следует колония 3, а затем все остальные.

Анализ полученных данных по территориальности показал, что K в стабильных многолетних колониях изменяется в значительных пределах: от 15 до 41% (исключая 1983 г) - колония 2, в нестабильных колониях он колеблется в пределах 6-7% - колонии 1,3 (табл. 4). Во всем контрольном поселении колебания K незначительны не превышают 7% (исключая 1983 г) (табл. 6). Средний многолетний показатель K самцов всегда выше, чем K самок (табл. 4), эту закономерность отмечают и другие авторы (Freer, 1979). В отдельные годы K самцов превышает K самок почти в 3 раза - колония 3 в 1979 году (табл. 4).

Показатели K для стабильных многолетних колоний в других речных поселениях: на р.Ю.Буг (окрестности с.Константиновка) и Каховском водохранилище (окрестности с.Беленькое) (табл. 5) аналогичны тем, которые были получены для колонии 2 в контрольном поселении. Исходя из этого, можно сделать вывод, что величина K для стабильных колоний колеблется в пределах 15-40%.

Таблица 4. Уровень территориального консерватизма в различных колониях контрольного поселения.

Table 4. Breeding site fidelity in different colonies of the control settlement.

Колония 2 Colony 2										
Год Year	a	b		n		m		K		
		F	M	F	M	F	M	F	M	Ad
1979	630	148	88	6	2	69	35	37	41	41
1980	1036	814	478	27	11	148	88	23	27	25
1981	1463	671	456	83	33	814	478	22	22	23
1982	1034	520	387	45	33	671	456	13	19	15
1983	397	223	130	12	4	520	387	4	3	4
Ср. Average								17.4	22.4	21.6

Колония 3 Colony 3										
Год Year	a	b		n		m		K		
		F	M	F	M	F	M	F	M	Ad
1979	594	152	118	1	1	109	45	4	11	6

Колония 1 Colony 1										
Год Year	a	b		n		m		K		
		F	M	F	M	F	M	F	M	Ad
1983	250	151	68	3	-	54	43	9	-	7

Таблица 5. Уровень территориального консерватизма в других поселениях береговой ласточки.

Table 5. Breeding site fidelity in other settlements of Sand Martin.

Год Year	a	b	n	m	K
Ю.Буг, р-н с.Константиновка Y.Bug river, village of Konstantinovka					
1986	1900	267	6	420	10.2
1987	1904	315	19	267	43.0
Каховское водхр. р-н с.Беленькое Kakhovskoe waterbody, village of Belien'koe					
1988	3400	2369	82	751	15.7
1989	4250	1746	157	2369	16.1
низовье Тилигульского лимана Lower reaches of Tiligul liman					
1978	307	5	123	128	9.7
1979	149	1	113	123	1.1
1980	211	3	21	113	26.7
1981	138	1	54	21	12.2
Ср. Average					12.4

Таблица 6. Уровень территориального консерватизма во всем контрольном поселении на Ю.Буге в 1979 - 1983 гг.

Table 6. Breeding site fidelity in the whole settlement on Yuzhnyi Bug river in 1979 - 1983.

Год Year	a	b	n	m	K
1979	2448	535	17	291	27
1980	2072	1292	66	535	20
1981	2924	1134	116	1292	23
1982	3446	996	85	1134	26
1983	2936	723	34	996	24
Ср. Average					22

Φ самцов в большинстве случаев больше Φ самок, иногда на несколько порядков - колония 2 в 1991-1982 гг. (табл. 7). В менее стабильных колониях величина Φ незначительна даже в годы высокой численности, например в колонии 3 в 1979 году (табл. 7).

Таблица 7. Уровень филопатрии в контрольном поселении.

Table 7. Phylopatry in the control settlement.

Колония 2 Colony 2										
Год Year	a	b		n		m		Φ		
		F	M	F	M	F	M	F	M	Ad
1979	630	148	88	2	1	57	57	15	13	14
1980	1036	814	478	4	3	147	147	3	5	4
1981	1463	671	456	6	10	139	139	9	23	16
1982	1034	520	387	7	13	476	476	3	7	5
1983	397	223	130	2	-	113	113	4	-	-
Ср. Average								8.2	15.0	2

Колония 3 Colony 3										
Год Year	a	b		n		m		K		
		F	M	F	M	F	M	F	M	Ad
1979	594	152	118	1	-	64	64	6	-	3

Знание Φ в некоторых случаях может быть использовано для прогноза изменения численности и структуры гнездовой группировки. К примеру, в 1979 году численность гнездящихся птиц в колониях 2 и 3 была почти одинаковой, но Φ в колонии 3 была в 4.7 раза ниже, чем в колонии 2, что характеризует гнездовые условия в колонии 2 как более стабильные и привлекательные для птиц, что и подтвердилось в 1980 году, когда численность колонии 2 возросла почти в 2 раза, а колония 3 не заселилась. В те годы, когда поселение состояло фактически из одной

Территориальные связи в других типах поселений

Как отмечалось выше, изученное нами контрольное поселение является типичным для речных систем и лиманов. Гнездовые поселения на водоразделах, пересыпях и т.п., где гнездится около 10% птиц, (например, контрольная территория в низовье Тилигульского лимана в 1977-1981 гг.) характеризуются значительными колебаниями K - от почти нулевой отметки (1979 г.) до 26.7%, в среднем - 12.4%, что значительно ниже чем в поселениях на реках и лиманах (табл. 6).

Φ в стабильных колониях изменяется от 2 до 14 %, в среднем - 7.3%,

колонии (1980-1981 гг.) с увеличением численности птиц происходило увеличение Φ , хотя возрастание K не наблюдалось. Это позволяет нам утверждать, что рост численности произошел в большей степени благодаря возврату молодых птиц. В рамках одного года Φ всегда значительно ниже K , эту же закономерность отмечает большинство исследователей (Leys, 1970; Harwood, Harrison, 1977; Mead, 1979; Freer, 1979; Schmidt, 1982).

Процессы эмиграции и иммиграции в поселении являются взаимно противоположными и носят направленный характер. В стабильных, многолетних колониях уровень I может достигать 17 %, в нестабильных колониях он не превышает 2-3 % (табл. 8). Эмиграция из стабильной колонии колеблется в пределах 1-4 %, а из нестабильных колоний увеличивается до 16 % (табл. 9). Данные показатели можно использовать для прогноза состояния гнездовых группировок.

Таблица 8. Ближняя иммиграция взрослых птиц в контрольном поселении.

Table 8. Close range immigration of adults in the control settlement.

		в колонию 3 to the colony 3								
Год Year	a	b		n		m		ИБ		
		F	M	F	M	F	M	F	M	Ad
1979	594	159	126	-	1	91	46	11	0	3

		в колонию 1 to the colony 1								
Год Year	a	b		n		m		ИБ		
		F	M	F	M	F	M	F	M	Ad
1983	250	173	83	3	8	520	387	1	6	2

Таблица 9. Ближняя эмиграция взрослых птиц в контрольном поселении.

Table 9. Close range emigration of adults in the control settlement.

		из колонии 2 в колонию 3 from colony 2 to colony 3								
Год Year	a	b		n		m		ЭБ		
		F	M	F	M	F	M	F	M	Ad
1979	594	152	118	1	-	69	35	6	-	4
1983	156	101	24	-	4	520	387	-	7	1

		из колонии 2 в колонию 1 from colony 2 to colony 1								
Год Year	a	b		n		m		ЭБ		
		F	M	F	M	F	M	F	M	Ad
1982	195	54	43	2	5	671	456	1	5	2
1983	250	151	68	3	8	520	387	1	8	3

		из колонии 1 в колонию 2 from colony 1 to colony 2								
Год Year	a	b		n		m		ЭБ		
		F	M	F	M	F	M	F	M	Ad
1979	594	148	88	-	1	22	11	-	60	15

		из колонии 3 в колонию 2 from colony 3 to colony 2								
Год Year	a	b		n		m		ЭБ		
		F	M	F	M	F	M	F	M	Ad
1979	594	148	88	3	2	109	45	11	30	16
1980	1036	814	478	13	15	159	126	10	26	16

Значительные колебания показателей K , Φ , I и \mathcal{E} в разные годы и в разных колониях отражают как свойства самой колонии, стадию ее становления, так и перспективы ее развития.

При сравнении наших результатов с данными других авторов (табл. 10), необходимо отметить, что большинство исследователей определяло уровень K и Φ по проценту вернувшихся окольцованных птиц, без учета разницы в проценте отлова в каждом году (Шеварева, Сапетин, 1962; Mead, 1979). Эти цифры, таким образом, не могут отражать истинный уровень K и Φ . В тех же случаях, когда перерасчет на 100%-ый отлов производился авторами публикаций (Schmidt, 1982), или мы сами его произвели по данным, представленным в работах (Шеварева, Сапетин, 1962), результаты оказались вполне сопоставимые с нашими.

Таблица 10. Сравнительный анализ территориальности *Riparia riparia*.

Table 10. Comparative analysis of territoriality in *Riparia riparia*.

К	Φ	ЭБ	Эд	Q	Ff	I	Автор
50.1	50.0	29	24.0				Шеварева, Сапетин, 1962
20.6	6.8						* Шеварева, Сапетин, 1962
4.0	2.3	2	2.5				Leys, 1970
-	10			24	18	58	Harwood, Harrison, 1977
1.0	8.1						Freer, 1979
93.0	87.0						Mead, 1979
24.0	5.0						Schmidt, 1982

Условные обозначения:

Q - доля взрослых птиц - "консерваторов", т.е. гнездившихся в этой колонии в предыдущем году (в %) (*share of conservative adults which bred in the colony in the previous year, in per cent*); Ff - доля "филопатров", т.е. птиц, родившихся в этой колонии в предыдущем году (в %) (*share of philopatric birds which were born in the colony in the previous year, in per cent*); Iad - доля взрослых иммигрантов (в %) (*share of adult immigrants, in per cent*); * - наши расчеты на основании опубликованных данных - (*own calculations on the basis of the published data*).

Как уже отмечалось, мы не можем количественно оценить дальнюю эмиграцию или дисперсию, но зафиксированы факты переселения птиц на значительные расстояния (от 20 до 42 км) как на следующий год, так и в течение одного сезона гнездования. Согласно исследованиям английских ученых, около 2% молодых птиц и 0.5% взрослых переселяются на следующий год на расстояние более 100 км (Mead, 1979), в Германии (округ Зуль) встречены птицы, помеченные в предыдущем году в р-не Дюссельдорфа (ФРГ) и р-не Антверпена (Бельгия) (Schmidt, 1982). Полагаем, что уровень межпопуляционного обмена значительно выше, чем тот, который зафиксирован, но в силу чисто технических причин он не может быть учтен.

Качественная структура поселения

На рис. 2 отражены процессы, происходящие в поселении, но цифры в рисунке не дают нам представления о качественной структуре поселения. Например о колонии 2 в 1979 году мы можем утверждать, что в ее состав входят:

- 41% от птиц, гнездившихся в ней же в 1978 г; - 14% от птиц, родившихся в этой колонии в 1978 г; - 17% от птиц, гнездившихся в колониях 1 и 3 в 1978 году.

Но нам важно знать какую часть они составляют от численности птиц, гнездящихся в 1979 году, т.е. какова доля "местных" и "неместных" птиц в составе каждой колонии. Результаты таких расчетов для каждой колонии по годам представлены в таблице 11 и наглядно отражены на рис. 3.

Таблица 11. Качественный состав гнездящихся птиц в контрольном поселении.

Table 11. Qualitative composition of breeding birds in the settlement controlled.

Колония 2 Colony 2							
Год Year	Q	Ff	Iad	Ijuv	Мм	Н	НН
1979	38	14	17	3	72	19.6	37.0
1980	15	3	9	-	27	14.1	25.0
1981	16	16	-	-	32	16.0	32.0
1982	21	7	-	-	28	12.6	16.8
1983	11	5	-	17	33	3.1	9.3
Ср. Average					38		

Колония 3 Colony 3							
Год Year	Q	FF	Iad	Ijuv	М	Н	НН
1979	4	3	4	-	11	1.9	5.3

Колония 1 Colony 1							
Год Year	Q	FF	Iad	Ijuv	М	Н	НН
1982	-	-	15	-	15	-	1.7
1983	5	-	12	11	28	0.9	5.0

Все контрольное поселение The whole settlement controlled							
Год Year	Q	FF	Iad	Ijuv	М	Н	НН
1979					33.4		
1980					23.6		
1981					16.3		
1982					22.0		
1983					16.4		

Условные обозначения:

Q - доля взрослых птиц - "консерваторов, т.е. гнездившихся в этой колонии в предыдущем году (в %)" (*share of conservative adults which bred in the colony in the previous year, in per cent*); Ff - доля "филопатров", т.е. птиц, родившихся в этой колонии в предыдущем году (в %) (*share of philopatric birds which were born in the colony in the previous year, in per cent*); Iad - доля взрослых иммигрантов (в %) (*share of adult immigrants, in per cent*); Ijuv - доля молодых иммигрантов (в %) (*share of juvenile immigrants, in per cent*); Мм - суммарная доля всех "местных" птиц в колонии (*total share of all "local birds" in the colony, in per cent*) ($Mm=Q+Ff+Iad+Ijuv$) (в %); Н - доля птиц - "консерваторов" из данной колонии от "консерваторов" всего поселения (*number of conservative birds from the given colony out of total number of conservative birds in the whole settlement, in per cent*) (в %); НН - доля М из данной колонии в численности всего поселения (*share of M from the given colony out of the number of birds from the whole settlement, in per cent*) (в %).

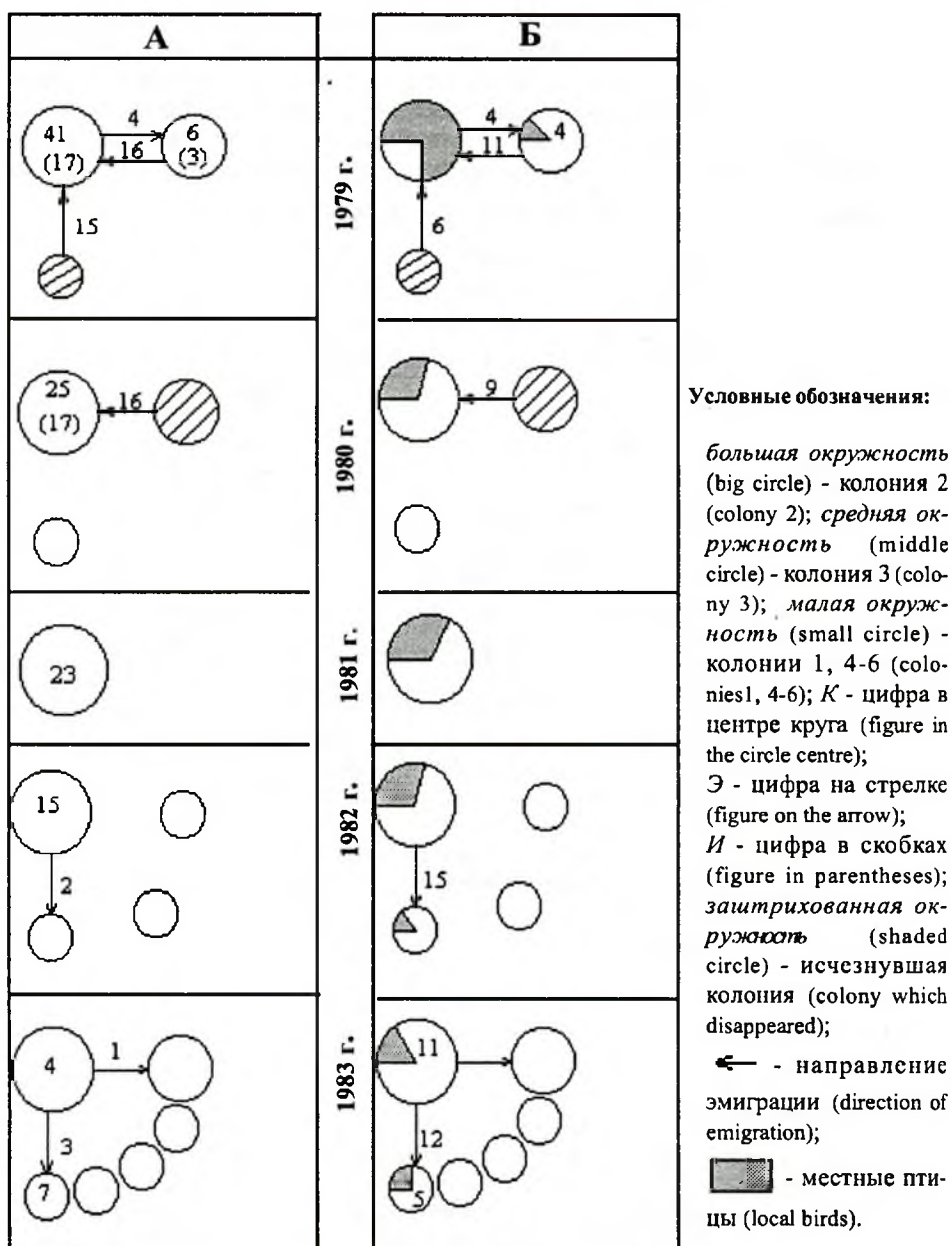


Рис. 2. Территориальные связи (А) и качественный состав (Б) в контрольном поселении в 1979-1983 годах.

Fig. 2. Territorial relations (A) and qualitative composition (B) in the control settlement in 1979-1983.

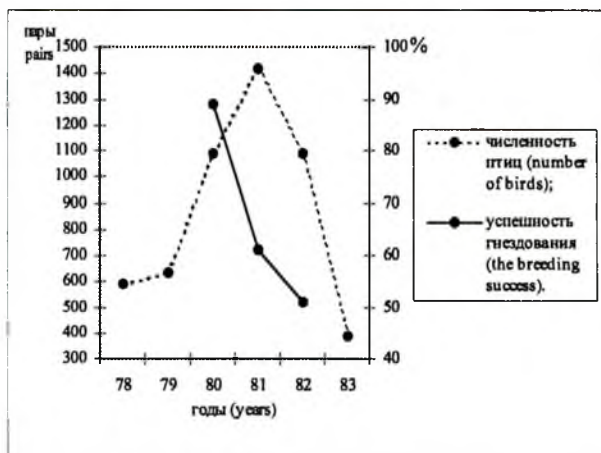


Рис.3. Связь численности и успешности гнездования в колонии 2.

Fig. 3. Relation between numbers and nesting success in colony 2.

Анализ этих данных показал, что разные колонии при одинаковой численности, расположенные в сходных биотопах, испытывающие равный антропогенный пресс и пр. могут иметь совершенно непохожий качественный состав населения. Наряду с другими факторами, это может оказать значительное влияние на изменение численности колонии в последующие годы, а иногда и определить ее судьбу. Так, например, в 1979 году колонии 2 и 3 практически равны по численности и другим факторам, влияющим на них, но колония 2 состоит на 72% из птиц местного происхождения, а в колонии 3 этот показатель равен только 11%, не удивительно поэтому, что в 1980 году колония 3 не заселяется вовсе, а колония 2 возрастает на 64,4 %, в том числе и за счет вселения птиц из колонии 3 (рис.3). Однако основное укрупнение происходит за счет "неместных" птиц, так как птицы местного происхождения в 1980 году составили в колонии 2 всего 27%. В последующие годы этот показатель колеблется от 27 до 33%, вне зависимости от численности птиц в колонии. Во всем контрольном поселении можно отметить некоторую сопряженную зависимость изменения численности птиц в поселении и доли "местных" птиц (Мм), а также численности и К (рис. 4).

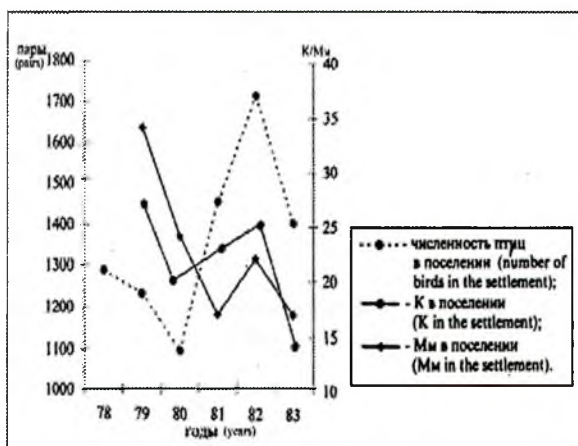


Рис.4. Связь численности, гнездового консерватизма и доли "местных" птиц в контрольном поселении.

Fig. 4. Relations between numbers, breeding conservatism and share of local birds in the control settlement.

На примере колонии 2 прослежена связь численности с успешностью гнездования (табл. 1), обнаружено, что возрастание или уменьшение успешности гнездования влечет за собой такие же по направленности изменения численности на следующий год (рис. 3), что может быть использовано для прогноза состояния гнездовой группировки.

Как видно из анализа, всем установленным закономерностям слабо "подчиняется" 1983 год. Это связано с тем, что 1977-1982 гг. по состоянию гнездовых стаций были очень сходными, а 1983 г. отличался тем, что весной впервые после долгого перерыва (4 года) наблюдался полноценный паводок, который очистил берега реки, способствовал обновлению старых и образованию новых обрывов, что сразу отразилось на территориальности береговой ласточки.

Анализируя все вышеизложенное, контрольное поселение можно охарактеризовать следующим образом. В нем можно выделить одну колонию, которая формирует поселение - она самая стабильная, существует на протяжении всего периода исследований, заселяется раньше других, имеет самые высокие показатели успешности гнездования. Это всегда самая крупная колония (от 28.2 до 100% численности поселения), в различные годы местные птицы из этой колонии составляли от 9.3 до 37% численного состава всего поселения, в то время, как птицы из других колоний не превышали 1.7-5.3% (табл. 11). В нашем случае - это колония 2, мы ее назвали **колонией-доминантой**. При неизменяющихся условиях среды благополучие гнездовой группировки в значительной мере зависит от стабильности колонии-доминанты. Все остальные колонии, несмотря на свою иногда значительную численность, являются соподчиненными, они отражают состояние гнездовых стаций в конкретном году, доля "местных" птиц в таких колониях значительно ниже, чем в колонии-доминанте, а процессы эмиграции активнее. Мы назвали такие колонии **субдоминантами**. В годы, когда создаются особенно благоприятные условия для освоения территории (например, 1983 год) происходит увеличение численности поселения и рассредоточение птиц по колониям-субдоминантам. В этом случае даже на таком незначительном по величине участке ареала, как исследуемое контрольное поселение, происходит заметное изменение механизмов связи птиц с территорией: уменьшение K в колонии-доминанте и ее роли в поддержании численности поселения (см. табл 3 - колония 2 в 1983 году) В отдельные годы, когда колония-доминанта подвергается неблагоприятным воздействиям (например, обвалу обрыва в период интенсивного гнездования или разорению человеком, хищником), именно колонии - субдоминанты играют решающую роль для сохранения населения гнездовой группировки.

Сравнивая речные поселения береговой ласточки с поселениями на водоразделах, пересыпях и пр. установлено, что последние характеризуются отсутствием в них колонии-доминанты. Все колонии в поселении имеют приблизительно одинаковый статус, переселения птиц (Σ и I) не носят направленного характера, а территориальный консерватизм проявляется как верность не конкретной колонии, а всему поселению.

В целом, полученные результаты позволяют утверждать, что территориальный консерватизм (филопатрия) и дисперсия (эмиграция и иммиграция) - две неразрывно связанные стороны, отражающие связь птиц с территорией. По биологическому смыслу они противоположны. Консерватизм сохраняет микроэволюционные достижения вида, явление дисперсии обуславливает возможность новых "завоеваний". Способствуя изоляции популяций, консерватизм позволяет максимально использовать преимущества, связанные с накоплением

“местного” опыта. Дисперсия, препятствуя изоляции, повышает уровень экологической пластичности вида за счет межпопуляционного обмена. Разница в уровне территориальности у самцов и самок препятствует инбридингу. Равновесие всех сторон обеспечивает стабильное существование вида.

Литература.

- Исаков Ю.А. Элементарные популяции у птиц // Тр. Центр. бюро кольцевания, М., 1948.- Вып.7.- С. 48-67.
- Мальчевский А.С. О консервативном и дисперсном типах эволюции популяции у птиц // Зоол. журн. -1968.- Т.47.- Вып. 6.- С. 833-842.
- Мальчевский А.С. Отношение животных к территории как фактор эволюции (на примере птиц) // Вестник ЛГУ. Биология.- 1974.- Вып.1.- N3.- С. 5-15.
- Поливанов В.М. Местные популяции у птиц и степень их постоянства // Тр. Дарвинского гос. заповедника.- Вологда, 1957.- Вып. 4.- С. 79-155.
- Михельсон Х.А., Виксне Я.А. К вопросу об изучении территориальных связей популяций птиц // Ориентация и территориальные связи популяций птиц. - Рига, 1973.- С. 85-94.
- Рябицев В.К. Территориальные отношения и динамика сообществ птиц в Субарктике // Екатеринбург: Наука, - Урал. отделение, 1993.- 195 с.
- Шеварева Т.П., Сапетин Я.В. К методике определения возрастного состава и численности популяций птиц путем кольцевания // Тезисы докладов второй всесоюзной орнитологической конференции. - Ч.2. - М.: 1959. - С. 110-111.
- Шеварева Т.П., Сапетин Я.В. Состав популяции береговой ласточки на р.Оке по данным кольцевания // Тр. Окского гос. заповедн. -1962.- Вып. 4.- С. 337-348.
- Черничко Р.Н., Черничко И.И., Гавриш Г.Г., Гармаш Б.А., Клестов Л.Н., Митяй И.С., Осипова М.А., Попенко В.М., Рева П.П., Стригунов В.И., Хоменко С.В. Размещение и численность береговой ласточки на некоторых территориях степной и лесостепной зон Украины // Беркут.- 1996.- Т.5.- Вып.1.- С. 44-52.
- Freer Valerie M. Factors affecting site tenacity in New York Bank Swallow // Bird-Band.- 1979/ 50.- N4.- Н. 349-357.
- Harwood J., Harrison J. A study of an expanding Sand Martin colony // Bird Study. - 1977. - 24, N 1. - P. 47-57.
- Leys H.N. Ringonderzoek bij peverzwaluwen (Riparia riparia) in Nederland // Lewend natuur.- 1970.- 73.- N3. P. 28-32.
- Mead C.J. Mortality and causes of death in British sand martins // Bird Study. - 1979. - 26, N 2. - P. 107-112.
- Schmidt Klaus. Untersuchungen zum Vorkommen der Ufershwalbe, Riparia riparia (L.) im mittleren Werratal (Bez. Suhl.) // Thüring. ornithol. Mitt.- 1982.- N29.- S. 73-80.