

УДК 598.2(265-17): 57.022: 591.526

## К ДЕМОГРАФИИ МОЕВОК ТАУЙСКОЙ ГУБЫ

Л. А. Зеленская

Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, г. Магадан  
E-mail: larisa@ibpn.ru

На о. Умара (северная Охотия) в течение 3 лет индивидуально метили моевок и проводили за ними наблюдения. Эти наблюдения повторили через 12 лет. Была получена информация по таким демографическим показателям, как продолжительность репродуктивного периода, выживаемость, постоянство местоположения гнезда, долговременность отношений с одним и тем же партнером, продуктивность колонии, приобретение родительского опыта и влияние климата на успех размножения. Эти данные были рассмотрены в сравнении с литературными сведениями по колониям моевок тихоокеанского и атлантического подвидов. Обнаружено, что выживаемость взрослых птиц на о. Умара сравнима с выживаемостью популяций моевок Аляски, но продуктивность в этой колонии была значительно выше. На о. Умара выше, чем на Аляске и в Атлантике, привязанность партнеров друг к другу и при этом обнаружена полигиния. Были подтверждены явления стойкого консерватизма в размещении гнезда, положительного влияния возрастания родительского опыта на успех размножения, пропуски сезонов размножения у ряда особей с последующим успешным размножением на том же самом месте. Не найдена обнаруженная для моевок Аляски строгая корреляция между среднемайской температурой и продуктивностью колонии. Данные по продуктивности и выживаемости моевок о. Умара подтверждают гипотезу, что меньшая производительность (из-за меньшей доступности корма) в летний сезон в Тихом океане компенсируется высокой зимней выживаемостью размножающейся популяции.

**Ключевые слова:** обыкновенная моевка, выживание взрослых птиц, демография моевок.

### ВВЕДЕНИЕ

Обыкновенная моевка – вид, биология которого достаточно детально изучена, правда, в основном на атлантическом подвиде *Rissa tridactyla tridactyla* в северной Европе (Белопольский, 1957; Cullen, 1957; Coulson, White, 1960; Maunder, Threlfall, 1972; Wooller, Coulson, 1977; Barrett, Runge, 1980; Coulson, Porter, 1985; Coulson, Thomas, 1985; Porter, Coulson, 1987; Porter, 1988, 1990; Aebischer, Coulson, 1990; Nйve de Mйvergnies, Coulson, 1991; Coulson, Nйve de Mйvergnies, 1992; Wanless, Harris, 1992; Danchin, Monnat, 1992; Danchin, Cam, 2002). При изучении биологии и демографических параметров моевок тихоокеанского подвида *R. t. pollicaris* в штате Аляска были обнаружены их значительные различия с атлантическими колониями (Hatch, 1987; Hatch, Hatch, 1988; Murphy et al., 1991; Hatch et al., 1993). В конце 1980-х гг. было начато и успешно продолжено долговременное изучение биологии тихоокеанского подвида моевок в северном Охотоморье на о. Талан (Кондратьева, 1990, 1991, 1992, 1993, 1994, 1995; Кондратьева и др., 1999). В 1993 г. начаты аналогичные работы на о. Умара. Предва-

рительный анализ появившихся новых данных показал, что демографические параметры тихоокеанских моевок на побережьях северо-запада Америки и северо-востока Азии также значительно различаются (Hatch et al., 1994). Однако тогда эти работы были только начаты, и данных для сравнения и анализа было немного.

Задача исследования – оценка демографических показателей популяции моевок, гнездящихся на о. Умара в акватории Тауйской губы (Северное Охотоморье), и выявление особенностей их демографических параметров в сравнении с моевками других популяций.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Полевые работы проводили на небольшом островке Умара, расположенном в северной части Охотского моря в зал. Одян, Тауйская губа (59° 05' с. ш., 151° 50' в. д.). Взрослых моевок ежегодно с 1993 по 1995 г. отлавливали на гнездах до откладки яиц и кольцевали. Каждой особи надевали 4 кольца (по 2 на лапку) – одно металлическое с номером и 3 цветных пластиковых (комбинировали 7 различных цветов). Всего было окольцовано 165 птиц. Через 12 лет (в 2005 г.) повторили наблюдения за 15 оставшимися в живых птицами.

Как показали специальные наблюдения, пластиковые кольца хорошо сохраняются до 16 лет (Anderson, 1980). У моевок при регулярных 34-летних наблюдениях потеря колец отмечалась редко (Aebischer, Coulson, 1990). В нашем случае потери колец также были единичными (у 3 из 117 птиц с 1993 по 1995 г.). Из обнаруженных через 12 лет маркированных птиц только у одной отсутствовало одно из 4 колец, что не помешало ее идентификации.

Скалы с гнездами на трех участках в центре субколоний (участки с наиболее высокой плотностью гнезд, где проводилось мечение) фотографировали, все гнезда на фотографиях нумеровали. Повторное фотографирование скал было проведено в 2005 г. В 1993–1995 гг. вели регулярные наблюдения за участками с помеченными моевками при помощи оптической трубы с 30-кратным увеличением. Регистрировали маркированных птиц на каждом гнезде; в весенний период (в период спаривания) по поведению устанавливали пол помеченных птиц; по ходу гнездового сезона отмечали ситуацию в гнезде (наличие/исчезновение яиц или птенцов, количество слетков), успешность гнездового периода. При этом «успехом» считали успешное выкармливание хотя бы одного птенца, «неуспехом» – полную гибель кладки или птенцов. В 2005 г. проведены аналогичные наблюдения при 2-кратных за сезон краткосрочных посещениях колонии.

Для выяснения теоретически возможной продолжительности жизни моевки мы использовали формулу В. А. Паевского (1985), установившего корреляционную связь между массой тела и продолжительностью жизни птиц. Общее уравнение, выведенное им для неворобьиных птиц:

$$I_x = 0,85M^{0,21},$$

где  $I_x$  – продолжительность жизни особи, десятилетия;  $M$  – масса тела, г.

Масса тела тихоокеанского подвида моевки  $408,6 \pm 43,7$  г (Зеленская, 2002), ожидаемая продолжительность жизни должна составить 30 лет.

Показатель «выживаемости особей» определяли как отношение количества маркированных птиц, встреченных на гнездовье (без окольцованных в этом сезоне), к количеству маркированных птиц, наблюдаемых на гнездовье в предыдущем сезоне.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Часть окольцованных моевок мы больше ни разу не наблюдали – ни на этом участке, ни на других скалах (табл. 1) ни в этом, ни в последующих сезонах. Как было отмечено у атлантического подвида, впервые загнездившиеся птицы в 4,4 раза более склонны к оставлению гнезд, чем птицы, уже гнездившиеся в предыдущие годы (Danchin, Cam, 2002).

Некоторые птицы, из числа окольцованных на о. Умара, отсутствовали только один сезон (тогда их маркировали), в последующие годы они гнездились на этом же участке (см. табл. 1). Часть птиц остались на гнездах в сезон маркировки, однако в следующем сезоне их на гнездовье не отмечали, но они появились через год и далее успешно размножались. Две особи пропустили и сезон маркировки, и последующий гнездовой сезон, загнездившись только через два года (см. табл. 1). Пропуск сезона (отсутствие в колонии) у моевок отмечали ранее и в Англии (Aebischer, Coulson, 1990), и на Аляске (Hatch et al., 1993).

Таблица 1. Демографические показатели у моевок на о. Умара в разные годы  
Table 1. Demographic indices in kittiwakes on Umara Island in different years

Показатель	1993 г.	1994 г.	1995 г.	2005 г.
Всего помечено птиц	111	43	11	–
Из них больше никогда не видели	18	29	11	–
Пропустили сезон маркировки	4	4	?	–
Пропустили следующий сезон	4	5	?	–
Появились через 2 года	2	?	?	–
Выживаемость	–	0,957	0,864	–
Доля пар, сменивших партнера, %	–	11,7	16,4	–
Всего маркированных птиц гнездились	87	101	83	15
Из них в двух гнездах отмечены	6	7	4	1
Всего гнезд под наблюдением	74	114	110	117
Из них «активные гнезда», %	84,7	96,5	90,9	?
Успешное размножение, %	70,3	75,4	53,6	84,6
Продуктивность (кол-во слетков/гнездо)	0,83	0,80	0,50	1,05

Примечание. Прочерк – нет данных; ? – точных данных нет.

### Постоянство местоположения гнезда

За 10 лет, прошедших с момента мечения птиц, исчезла большая часть маркированных на о. Умара птиц. Так, из 100 моевок, гнездившихся в 1995 г., в 2005 г. были найдены только 15 особей (15%). Выжившие птицы демонстрировали стойкий гнездовой консерватизм: шесть из них построили гнезда в 2005 г. на тех же местах, что и в 1993–1995 гг. Гнезда еще 7 маркированных птиц и пара с обоими маркированными партнерами, которые в 1993–1995 гг. строили гнезда на одних и тех же местах, передвинулись. У 3 птиц гнезда были рядом со старыми (20–50 см выше, ниже или в стороне от прежнего места гнезда); у 4 – на том же участке скалы – в 1,5–3,5 м; у одной особи – в 20 м от прежнего местоположения. Одной из причин, побуждающих моевок к смене места гнезда (отмечено нами в 3 случаях), было обрушение скал, что подтверждается сравнением фотографий гнездовых участков, сделанных с интервалом в 11 лет.

### Длительность отношений с одним и тем же партнером

На о. Умара более 80% пар моевок сохраняются из года в год (Зеленская, 1999). В одной из пар, обнаруженных в 2005 г., помеченными оказались оба партнера. Это означает, что в течение 13 лет, прошедших с 1993 г., они составляли единую пару.

У 5 помеченных птиц из 15, обнаруженных на гнездовье в 2005 г., в 1993–1995 гг. уже отмечались смены партнеров. Причем варианты были различными: 1) отмеченный цветными кольцами партнер заменялся в последующем сезоне партнером без колец; 2) неокольцованный партнер сменялся окольцованной ранее птицей; 3) один окольцованный пластиковыми кольцами партнер сменялся другим, ранее также индивидуально помеченным. Однако в 2005 г. у всех этих особей партнеры были неокольцованными. У двух, из обнаруженных на гнездовье в 2005 г. маркированных птиц, в 1993–1995 гг. были постоянные окольцованные партнеры, но в 2005 г. мы их не видели.

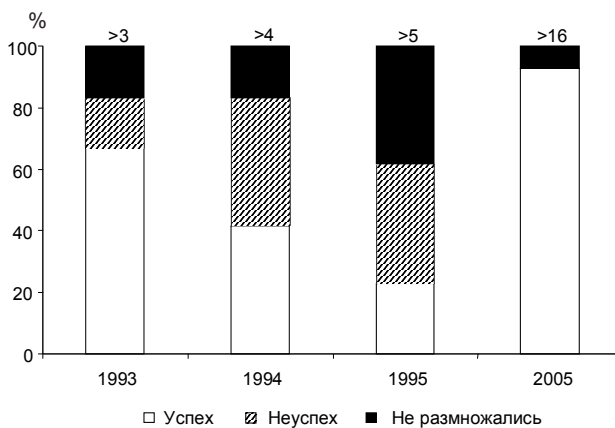
На о. Умара была отмечена полигиния у моевок: один и тот же меченый самец на протяжении как минимум трех сезонов находился в двух разных гнездах, с одними и теми же мечеными самками, каждая из которых из года в год занимала одно и то же гнездо. Полигиния отмечалась у моевок на о. Умара ежегодно, но была, скорее, «периодической» для отдельных птиц (табл. 2). Только две особи имели «по две семьи» ежегодно, при этом одна из птиц отмечалась в двух гнездах как в 1993–1995 гг., так и в 2005 г. Два сезона подряд отмечалась в двух гнездах одна особь. Отдельные птицы (9 экз.) гнездились на этом участке колонии из года в год, при этом отмечались в двух гнездах только в одном из гнездовых сезонов.

### Влияние приобретения родительского опыта и климата на успех размножения

Для выяснения влияния опыта (возраста) на успех размножения у моевок популяции о. Умара проанализированы данные по успеху гнездования одних и тех же птиц в разные годы (см. рисунок). Благоприятными для гнездования были 1994 и особенно в 1993 г., а сезон 1995 г. оказался очень неблагоприятным (поздняя весна, частые шторма). 2005 г., несмотря на раннюю весну, отличался относительно низкими температурами и дождливостью.

Успех размножения у «опытных» птиц оказался значительно выше, чем у них же, но в молодом возрасте (см. рисунок). При этом в молодом возрасте условия гнездования были гораздо более благоприятными. Количество неудачных попыток размножения у молодых птиц возрастало в сезоны с неблагоприятными климатическими условиями. Пары, не откладывавшие яиц, но державшиеся весь сезон на гнезде, отмечены как «не размножались». Доля их максимальна в неблагоприятном сезоне 1995 г., однако у старых птиц не в самом благоприятном сезоне 2005 г. этот показатель минимален (см. рисунок).

Удобный термин «активное гнездо» (Murphy et al., 1991) обозначает гнездо, в котором были отложены яйца или по крайней мере делалась попытка начать кладку. Как видно из табл. 1, в наименее благоприятном по климатическим условиям сезоне 1995 г. показатели успеха размножения были самые низкие. Вместе с тем самые высокие показатели отмечены не в благоприятном 1993 г., а в сезоне 2005 г. Вероятно, это связано с преобладающим возрастом птиц в колонии. В благоприятном 1993 г., возможно, происходила смена поколений: гнезда в центре субколонии были заняты в основном молодыми птицами. Косвенно в



Изменения соотношения успешных и неуспешных попыток размножения у одних и тех же маркированных моевок в разном возрасте (над столбиками – возраст птиц)

Changes in successful-unsucessful breeding attempts ratio in kittiwake individuals of different ages (the bird's age is shown above the column)

Таблица 2. Демографические показатели у моевок обоих подвигов из разных регионов

Table 2. Demographic indices in both kittiwake subspecies in different areas

Регион	Выживание взрослых	Продолжительность жизни, лет	Доля пар, сменивших партнера, %	Продуктивность, слетков на пару	Источник
<i>Rissa tridactyla tridactyla</i>					
Англия	♂♂ 0,81 ♀♀ 0,86	♂♂ 10,1 ♀♀ 12,2	23 (центр) 43 (периферия)	>1	Coulson, Wooller, 1976; Coulson, 1972
Франция				0,78	Danchin, Monnat, 1992
Вост. Канада				0,74	Maunder, Threlfall, 1972
Сев. Норвегия				0,29	Barrett, Runge, 1980
<i>Rissa tridactyla pollicaris</i>					
Аляска	♂♂ 0,927 ♀♀ 0,920	14,5			Golet et al., 2004
	♂♂ 0,930 ♀♀ 0,937 0,926	13,1	19,3	0,31	Hatch et al., 1993 То же
Охотия (о. Умара)	0,910	>16	14,05	0,80	Наши данные

пользу этого предположения свидетельствует тот факт, что много окольцованных в 1993 г. на этом участке птиц не вернулись больше на гнездовья (что свойственно молодым птицам, только приступившим к размножению). В силу своей неопытности молодые птицы или не приступили к размножению, или не смогли успешно завершить гнездование даже в благоприятном по климатическим условиям сезоне (см. табл. 1). В то же время приступившие к гнездованию старые птицы смогли выкормить всех своих птенцов (соответственно показатель продуктивности вырос (см. табл. 1). В 2005 г. мы вычисляли продуктивность и отмечали успешность размножения не только для пар с маркированными особями, но и для большинства соседних гнезд, находящихся на этих участках. Судя по высоким репродуктивным показателям (см. табл. 1), можно предположить, что в этот период в колонии было оптимальное соотношение возрастных групп моевок. В 2005 г. гнездились как маркированные очень старые птицы, так и достаточно опытные, способные успешно выкормить птенцов не в самом оптимальном по климатическим условиям сезоне.

#### *Продолжительность жизни*

На о. Умара кольцевали уже взрослых, приступивших к размножению птиц неизвестного возраста. Для приблизительного определения их возраста необходимы данные о возрасте первого гнездования. По данным английских исследователей (Wooller, Coulson, 1977), возраст моевок, впервые приступивших к размножению, варьирует от 3 до 8 лет. Самцы приступают к размножению в среднем раньше ( $4,7 \pm 0,1$  лет,  $n = 115$ ), чем самки ( $5,1 \pm 0,2$  лет,  $n = 27$ ). По другим данным, моевки, окольцованные птенцами, приступали к гнездованию в возрасте 5 лет, а в период высокой смертности взрослых птиц – в 4 года (Porter, Coulson, 1987).

Возраст меченых птиц, успешно размножившихся в 2005 г. на Умаре, составлял минимум 16 лет (если считать, что при кольцевании в 1993 г. они гнездились впервые и им было 4 года). Вполне вероятно, эти птицы были и старше. Одна из маркированных в 1993 г. птиц была случайно добыта охотником в конце гнездового сезона 2006 г. в 10 км от колонии – в возрасте более 17 лет.

## ОБСУЖДЕНИЕ

### *Постоянство местоположения гнезда*

Отмеченный на о. Умара гнездовой консерватизм моевок характерен как для атлантического подвида (Coulson, Wooller, 1976; Aebischer, Coulson, 1990), так и для американских популяций (Hatch et al., 1993). Редкие перемещения гнезда на значительное расстояние отмечали ранее только у некоторых взрослых птиц тихоокеанского подвида на Аляске (Hatch et al., 1993). Там же, на о. Миддлтон, наблюдали эмиграцию моевок, связанную с разрушением гнездовий вследствие естественной эрозии (Hatch et al., 1993). Поведение моевок на о. Умара полностью соответствует поведению, связанному с гнездовым консерватизмом у других популяций.

### *Длительность отношений с одним и тем же партнером*

Доля птиц, сменивших партнеров, наиболее высока у атлантического подвида в Англии и зависит от местоположения гнезда (см. табл. 2). При этом частота смены партнера возрастает в следующем за неудачным размножением сезоне. При сравнении наших данных с североамериканскими видно, что неудачное размножение значительно более обычно на Аляске. Однако по сравнению с атлантическими моевками у тихоокеанских более редки смены партнеров (Hatch et al., 1993).

На о. Умара доля постоянных пар была выше (более 80%), чем в колониях на Аляске (69%, Hatch et al., 1993). Скорее всего, это объясняется тем, что сезоны неудачного размножения значительно реже случаются в Охотоморье (Зеленская, 2003), чем на Аляске (Dragoo et al., 2001).

Многолетняя устойчивость пар наблюдается даже при полигинии. Полученные нами данные о полигинии у тихоокеанского подвида моевок не согласуются с данными многолетних наблюдений на атлантическом подвиде (Helfenstein et al., 2004). По результатам анализа ДНК и прямым наблюдениям, чужие потомки там появлялись только в результате «усыновления» птенцов, перебравшихся в соседнее гнездо (Helfenstein et al., 2004).

#### *Влияние приобретения родительского опыта и климата на успех размножения*

Наши данные согласуются с многочисленными исследованиями, показавшими, что молодые моевки (особенно гнездящиеся впервые) имеют более низкие показатели успеха размножения, индивидуального выживания и вероятности размножения в следующем году (Wooller, Coulson, 1977; Coulson, Thomas, 1985; Cam, Monnat, 2000).

Явление «негнездования», т. е. занятие парой гнездового участка и его охрана, строительство гнезда, но полное отсутствие попыток отложить яйца, типично для тихоокеанских моевок на Аляске, где доля неразмножающихся птиц значительно варьирует по годам (Hatch, Hatch, 1988; Murphy et al., 1991). На о. Умара доля неразмножающихся моевок была ниже, чем на Аляске.

Климатические особенности гнездового сезона, позволяющие птицам успешно добывать корм, имеют огромное значение для успеха размножения. Анализ корреляционных связей между успехом размножения моевки и климатическими параметрами сезона на Аляске (такими, как среднемесячная температура воздуха, длительность солнечного сияния, сумма осадков, атмосферное давление, скорость ветра и ледовая обстановка) показал, что наибольшее влияние на успех размножения оказывает температура воздуха в мае (Murphy et al., 1991). На о. Умара подобной корреляции обнаружить пока не удалось.

#### *Продолжительность жизни*

Рассчитанная по аллометрическому уравнению В. А. Паевского (1985) продолжительность жизни тихоокеанского подвида моевки составляет 30 лет. Реальный срок жизни моевок разных подвигов, очевидно, меньше ожидаемого. В единственном известном случае окольцованная моевка прожила 18 лет (Rydzewski, 1973). По оценкам, выполненным на Аляске, моевки, у которых изымали яйца из кладок, должны были жить до 31,2 года. При невмешательстве наблюдателей (т. е. естественном ежегодном размножении) продолжи-

тельность жизни должна была составить 14,5 лет. У моевок, пропускающих сезоны размножения (т. е. не появляющихся на гнездовых вообще), продолжительность жизни составит 4,6 года (Golet et al., 2004). По мнению авторов, последние являются «аутсайдерами», не способными поддержать даже самих себя при неблагоприятных условиях. Вместе с тем тихоокеанские моевки имели несколько более продолжительный период жизни, чем атлантические (Hatch et al., 1993) (см. табл. 2).

Ожидаемая продолжительность жизни для атлантического подвида моевок после начала размножения составила 5,4 лет для самцов и 7,1 для самки (Coulson, Wooller, 1976).

Учитывая сказанное о возрасте начала размножения в атлантической популяции, мы имеем продолжительность жизни моевок, представленную в табл. 2. В то же время маркированные на о. Умара тихоокеанские моевки успешно размножались в возрасте более 16 лет.

У взрослых атлантических моевок наиболее высокий уровень смертности отмечается вне колонии: либо зимой (Coulson, Wooller, 1976; Aebischer, Coulson, 1990), либо летом, если они пропускают сезон размножения (Aebischer, Coulson, 1990). У атлантических моевок выживаемость самцов оказалась ниже, чем у самок (Coulson, Wooller, 1976; Aebischer, Coulson, 1990) (см. табл. 2). Различие между полами увеличивалось в годы, когда повышалась общая смертность. У тихоокеанских моевок на Аляске средняя выживаемость составила 0,926; она не различалась существенно между полами, хотя и варьировала на разных колониях (см. табл. 2) (Hatch et al., 1993). По нашим данным, выживаемость моевок на Умаре сравнительно высокая, близка к показателям, полученным на Аляске, и значительно выше, чем у птиц атлантического подвида (см. табл. 2).

Для тихоокеанских моевок на Аляске не было найдено прямых свидетельств влияния доступности корма на выживание взрослых птиц (Golet et al., 2004). В то же время эти исследования подтверждают гипотезу о том, что долгоживущие гнездящиеся морские птицы способны поддерживать баланс между репродуктивными усилиями и выживанием (Golet et al., 2004).

#### *Продуктивность колоний и выживаемость особей*

Анализ причины найденных различий в демографических показателях популяций моевок в Атлантике (низкое выживание, высокая плодовитость) и в Тихом океане (высокое выживание, низкая плодовитость) позволил выдвинуть две гипотезы.

Согласно первой гипотезе, обратное соотношение между производительностью популяции и выживанием особей возникает в результате высокой «стоимости репродукции» (Hatch et al., 1994). Ана-

логичная картина известна у крупных чаек (Pugesek, Diem, 1990). Однако большая часть информации для подобных умозаключений получена косвенным путем (Coulson, 2002). Более того, у атлантических моевок уровень выживания у птиц, выкармливающих большие выводки, оказался выше, чем у тех, которые смогли выкормить только одного птенца (Coulson, Porter, 1985).

Согласно второй гипотезе, соотношение между производительностью и выживанием моевок отражает сезонную доступность кормов в разных океанах (Ashmole, 1963). Например, если различия в сезонной доступности корма для моевок в Северной Атлантике выражены сильнее, чем в Северной Пацифике, то атлантическим моевкам труднее приходится зимой, но условия для воспроизводства (летом) у них лучше. В Тихом океане ограниченная доступность летних кормов должна компенсироваться более высоким зимним выживанием (Hatch et al., 1994).

Продуктивность моевок на о. Умара значительно выше, чем на колониях Аляски (см. табл. 2). Там лишь некоторые колонии устойчиво имеют более или менее высокий уровень продуктивности (например, на м. Лисбурн успех гнездования равен 0,85) (Dragoo et al., 2001). Продуктивность колонии о. Умара сходна с показателями для колоний атлантического подвида моевок во Франции и Восточной Канаде (см. табл. 2). Продуктивность атлантических колоний заметно варьирует в зависимости от региона, причем наиболее низкие показатели существуют в Норвегии. Средняя продуктивность моевок на Аляске в 1960–1989 гг. сравнима с продуктивностью норвежских колоний (см. табл. 2). Если верна вторая гипотеза, то тихоокеанские колонии должны иметь сходные уровни зимнего выживания независимо от различий в успехе гнездования (Hatch et al., 1994). Поскольку зимняя выживаемость моевок из колоний в Северном Охотоморье (о. Умара) и с Аляски сходна, наши данные поддерживают вторую гипотезу. Отметим, что для более корректного заключения необходим анализ демографических данных с о. Талан, где успех размножения моевок иногда значительно различается с успехом на о. Умара.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По наблюдениям на о. Умара (Тауйская губа), для моевок Охотского побережья так же, как и для птиц на Аляске и в северной Атлантике, характерен стойкий гнездовой консерватизм. Отмечено явление пропуска сезонов гнездования отдельными особями с дальнейшим, часто успешным размножением в последующие годы.

В колониях о. Умара обнаружен наибольший уровень постоянства пар у моевок: доля пар, в которых сменился партнер, здесь минимальна –

от 11,7 (n = 114) до 16,4% (n = 110). На Аляске этот показатель равен 19,3% (n = 171). При этом у моевок на о. Умара отмечена полигиния, которая также может сохраняться из года в год.

У моевок о. Умара за три сезона наблюдений не удалось обнаружить корреляцию между успехом размножения и средней температурой мая, обнаруженную на Аляске в многолетних рядах данных (Murphy et al., 1991). Однако даже немногие данные ясно свидетельствуют о том, что существует положительная связь между возрастом птиц (суммой «родительского опыта») и успехом размножения. У более опытных (старых) моевок на о. Умара этот показатель был заметно выше в неблагоприятном сезоне, чем у этих же птиц в более благоприятные сезоны, но в молодом возрасте.

Ожидаемая продолжительность жизни тихоокеанского подвида моевки – 30 лет. Помеченные на о. Умара тихоокеанские моевки успешно размножались в возрасте более 16 лет. Предельный ожидаемый возраст размножения моевок на Аляске 13,1 лет, у атлантических моевок – 10–12 лет. При этом показатель выживаемости моевок на о. Умара (0,91) сравним с аналогичными показателями для Аляски (0,926); у атлантического подвида он ниже – 0,81–0,86. Продуктивность колонии о. Умара (0,80 слетка на пару) значительно выше, чем на колониях Аляски (0,31). Она ближе к продуктивности колоний во Франции и Восточной Канаде (соответственно 0,78 и 0,74). Эти данные, как и данные о высокой выживаемости североохотских моевок, поддерживают гипотезу о том, что меньшая доступность корма в период размножения в Тихом океане компенсируется более высокой зимней выживаемостью. Как следствие, тихоокеанские популяции моевки имеют сходные уровни зимнего выживания независимо от различий в производительности (Hatch et al., 1994).

Автор признателен коллегам, оказавшим помощь в сборе материала: Е. Ю. Голубовой (ИБПС ДВО РАН), начинавшей работу по кольцеванию птиц и проводившей мониторинг птиц в 1993 г.; С. Спекманн (Университет Фэрбенкса, Аляска), помогавшей в проведении наблюдений за птицами в 1994 г.

Большую благодарность автор выражает коллегам, принимавшим участие в экспедиционных работах в разные годы: Г. П. Балагурову, О. А. Мочаловой, Е. А. Андриановой.

Поддержка экспедиции в 1994–1995 гг. полевым оборудованием осуществлялась, наряду с ИБПС ДВО РАН, также Центром по изучению климата Арктики и глобальных изменений (Фэрбенкс, США), аляскинским отделением Одюбоновского общества (США) и Национальной Биологической Службой США. В 2005 г. работа выполнена благодаря финансовой поддержке экспедиционного гранта ДВО РАН (проект 05-ШЕ-06-017) и гранта РФФИ (проект 05-04-48304а).

## ЛИТЕРАТУРА

- Белопольский Л. О. Экология морских колониальных птиц Баренцева моря. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. – 460 с.
- Зеленская Л. А. Результаты индивидуального меченья моевок на о. Умара // Морские птицы Берингии. – Магадан: ИБПС ДВО РАН, 1999. – Вып. 4. – С. 5–6.
- Зеленская Л. А. Рост и развитие птенцов моевок (*Rissa tridactyla*, *R. brevirostris*), северная Пацифика // Зоол. журн. – 2002. – Т. 81, № 11. – С. 1354–1366.
- Зеленская Л. А. Мониторинг гнездования моевки на о. Талан: вторая неудача за пятнадцать лет // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: материалы IV науч. конф. – П.-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО, 2003. – С. 281–284.
- Кондратьева Л. Ф. Мониторинг популяции моевки на о-ве Талан, Северное Охотское море // Морские птицы Берингии. – Магадан, 1990. – С. 30.
- Кондратьева Л. Ф. Изучение успешности гнездования обыкновенной моевки на острове Талан // Изучение морских колониальных птиц в СССР. – Магадан, 1991. – С. 21–23.
- Кондратьева Л. Ф. Некоторые особенности сезона размножения и успешность гнездования обыкновенной моевки в 1991 г. на о. Талан (Охотское море) // Там же. – Магадан, 1992. – С. 16.
- Кондратьева Л. Ф. Моевки острова Талан, Охотское море. Итоги гнездового сезона 1992 г. // Морские птицы Берингии. – Магадан, 1993. – Вып. 1. – С. 47.
- Кондратьева Л. Ф. Результаты гнездования моевок на острове Талан в 1993 г. // Там же. – 1994. – Вып. 2. – С. 56–57.
- Кондратьева Л. Ф. Итоги гнездования моевок на острове Талан в 1993–1995 гг. // Там же. – 1995. – Вып. 3. – С. 44–45.
- Кондратьева Л. Ф., Кондратьев А. Я., Нос О. В. Моевки острова Талан – разные участки одной колонии // Там же. – 1999. – Вып. 4. – С. 21–22.
- Паевский В. А. Масса тела и продолжительность жизни птиц // Вестник зоологии. – 1985. – № 2. – С. 70–72.
- Aebischer N. J., Coulson J. C. Survival of the kittiwake in relation to sex, year, breeding experience and position in the colony // J. Anim. Ecol. – 1990. – Vol. 59, No. 3. – P. 1063–1071.
- Anderson A. The effects of age and wear on color bands // J. Field Ornithol. – 1980. – Vol. 51, No. 3. – P. 213–219.
- Ashmole N. P. The regulation of number of tropical oceanic birds // Ibid. – 1963. – Vol. 103. – P. 458–473.
- Barrett R. T., Runge O. Growth and survival of nestling kittiwakes *Rissa tridactyla* in Norway // Ornithol. Scand. – 1980. – Vol. 11. – P. 228–235.
- Cam E., Monnat J.-Y. Apparent inferiority of first-time breeders in the kittiwake: the role of heterogeneity among age classes // J. Anim. Ecology. – 2000. – Vol. 69. – P. 380–394.
- Coulson J. C. Why do adult kittiwakes survive so long but breed so poorly in the Pacific? // J. Avian Biol. – 2002. – Vol. 33. – P. 111–112.
- Coulson J. C., Nive de Mivernies. Where do young Kittiwakes *Rissa tridactyla* breed, philopatry or dispersal? // Ardea. – 1992. – Vol. 80, No. 1. – P. 187–197.
- Coulson J. C., Porter J. M. Reproductive success of the Kittiwakes *Rissa tridactyla*: the roles of clutch size, chick growth rates and parental quality // Ardea. – 1985. – Vol. 127. – P. 450–466.
- Coulson J. C., Thomas C. S. Changes in the biology of the kittiwake *Rissa tridactyla*: a 31-year study of a breeding colony // J. Anim. Ecol. – 1985. – Vol. 54. – P. 9–26.
- Coulson J. C., White E. The effect of age and density of breeding birds on the time of breeding of the Kittiwake *Rissa tridactyla* // Ibid. – 1960. – Vol. 120. – P. 71–86.
- Coulson J. C., Wooller R. D. Differential survival rates among breeding Kittiwake Gulls *Rissa tridactyla* (L.) // Ibid. – 1976. – Vol. 45, No. 1. – P. 205–219.
- Cullen E. Adaptation in the kittiwake to cliff nesting // Ibid. – 1957. – Vol. 99. – P. 257–302.
- Danchin E., Cam E. Can non-breeding be cost of breeding dispersal? // Behav. Ecol. and Sociobiol. – 2002. – Vol. 51, No. 2. – P. 153–163.
- Danchin E., Monnat J.-Y. Population dynamics modeling of two neighbouring kittiwake *Rissa tridactyla* colonies // Ardea. – 1992. – Vol. 80. – P. 171–180.
- Dragoo D. E., Byrd V., Irons D. B. Breeding status, population trends and diets of seabirds in Alaska, 2001. – U. S. Fish and Wildl. Serv. Report – AMNWR – 03/05. – 103 p.
- Golet G. H., Schmutz J. A., Irons D. B., Estes J. A. Determinants of reproductive costs in the long-lived Black-legged Kittiwake: a multiyear experiment // Ecological Monographs. – 2004. – Vol. 74, No. 2. – P. 353–372.
- Hatch S. A. Did the 1982–1983 El Nino-Southern Oscillation affect seabirds in Alaska? // Wilson Bull. – 1987. – Vol. 99. – P. 468–474.
- Hatch S. A., Hatch M. A. Colony attendance and population monitoring of Black-legged Kittiwakes on the Semidi Islands, Alaska // Condor. – 1988. – Vol. 90. – P. 613–620.
- Hatch S. A., Kondratyev A. Ya., Kondratyeva L. F. Comparative demography of Black-legged Kittiwakes (*Rissa tridactyla*) in the Gulf of Alaska and Sea of Okhotsk // Brides of science between North America and Russian Far East / 45<sup>th</sup> Arct. Sci. Conf.: Abst. – Dalnauka: Vladivostok, 1994. – Book 1. – P. 48.
- Hatch S. A., Roberts B. D., Fadely B. S. Adult survival of Black-legged Kittiwakes *Rissa tridactyla* in a Pacific colony // Ibid. – 1993. – Vol. 135, No. 3. – P. 245–254.
- Helpenstein F., Tirard C., Danchin E., Wagner R. H. Low frequency of extra-pair paternity and high frequency of adoption in Black-legged Kittiwakes // Condor. – 2004. – Vol. 106, No. 1. – P. 149–155.
- Maunder J. E., Threlfall W. The breeding biology of the Black-legged Kittiwake *Rissa tridactyla* in Newfoundland // Auk. – 1972. – Vol. 89. – P. 789–816.
- Murphy E. C., Springer A. M., Roseneau D. G. High annual variability in reproductive success of Kittiwakes (*Rissa tridactyla* L.) at a colony in Western Alaska // J. Anim. Ecol. – 1991. – Vol. 60. – P. 515–534.
- Nive de Mivernies G., Coulson J. C. Dispersal and philopatry in a seabird: the case of the kittiwake (*Rissa tridactyla*) // Belg. J. Zool. – 1991. – Vol. 121. – Suppl. – No. 1. – P. 32.
- Porter J. M. Prerequisites for recruitment of Kittiwakes *Rissa tridactyla* // Anim. Behav. – 1988. – Vol. 130, No. 2. – P. 204–215.

Porter J. M. Patterns of recruitment to the breeding group in the Kittiwake *Rissa tridactyla* // *Ibid.* – 1990. – Vol. 40, No. 2. – P. 350–360.

Porter J. M., Coulson J. C. Long-term changes in recruitment to the breeding group, and the quality of recruits at a kittiwake *Rissa tridactyla* colony // *J. Anim. Ecol.* – 1987. – Vol. 56, No. 2. – P. 675–689.

Pugesek B. H., Diem K. L. The relationship between reproduction and survival in known-ages California Gulls // *Ecology.* – 1990. – Vol. 71. – P. 811–817.

Rydzewski W. Longevity records III // *The Ring.* – 1973. – Vol. 76, No. 3. – P. 63–70.

Wanless S., Harris M. P. Activity budgets, diet and breeding success of kittiwakes *Rissa tridactyla* on the Isle of May // *Bird Study.* – 1992. – Vol. 39. – P. 145–154.

Wooller R. D., Coulson J. C. Factors affecting the age of first breeding of the kittiwake *Rissa tridactyla* // *Ibid.* – 1977. – Vol. 119, No. 3. – P. 339–349.

Поступила в редакцию 24.12.2007 г.

## BLACK-LEGGED KITTIWAKE DEMOGRAPHY IN THE TAUISKAYA INLET AREA

*L. A. Zelenskaya*

Studies of kittiwakes were conducted on Umara Island (northern Priokhotje) during three years; kittiwake individuals were marked and observed there during that time period. Similar studies were again conducted 12 years later. An ample information was obtained on kittiwake demography including their reproductive period duration, survival rate, nest location constancy, partner's stability, colony's productivity, acquisition of parent's experience and climate effects for the breeding success. The obtained data were compared with published information on the Pacific and Atlantic subspecies colonies. The survival rate of adult birds on Umara Island was found to be similar to that in Alaska, however the Umara colony displayed a much higher productivity. The stability of partner's relationship was reported to be higher there than in Alaska and in the Atlantic area, and the evidences of polygyny were also detected there. The reported observations included a strong persistency in nest locations, positive effects of growing parent's experience for the success of breeding, also breeding seasons missed by some individuals with their subsequent breeding success over the same place. However, a strict correlation between the average air temperature in May and the colony's productivity reported for kittiwakes in Alaska wasn't observed on Umara Island. The obtained kittiwake productivity and survival data support the hypothesis holding that a lower productivity due to a less forage availability in summer season in the Pacific is compensated for by a high winter survival rate of the breeding population.

**Key words:** Black-legged Kittiwake, adult survival, demography of kittiwakes.