

ПРЕИМУЩЕСТВА И НЕДОСТАТКИ МЕЖВИДОВЫХ АССОЦИАЦИЙ МИГРИРУЮЩИХ СЕВЕРНЫХ КУЛИКОВ (CHARADRII, AVES)

© 2014 г. В. В. Гаврилов

*Звенигородская биологическая станция им. С.Н. Скадовского
биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова*

119899 Москва, Ленинские горы

e-mail: vadimgavrilov@yandex.ru

Поступила в редакцию 21.05.2013 г.

Полевые работы проводили с 15–20 мая в 1984, 1985, 1987, 1988 и 1990 гг. на стационарах орнитологического отряда ИБПС ДВО РАН в Нижнеколымском районе Якутии; с 1 июня 1994 г. на северном побережье Пуховаго залива южного о. Новой Земли; с 1 июня в 1995 – 1997 гг. на мысу Белый нос Югорского полуострова. Обнаружены классические ассоциации в межвидовых стаях куликов между следующими видами: бурокрылой ржанкой и краснозобиком, дутышем и американским бекасовидным веретенником, дутышем и чернозобиком, тулесом и чернозобиком. Однако общее число птиц, образующих ассоциации, невелико. Для видов “А” (тулес, бурокрылая ржанка, дутыш) наблюдения не выявили никаких различий в поведении мигрирующих птиц в межвидовых или конспецифичных стаях. Напротив, виды “Б” (чернозобик, краснозобик, американский бекасовидный веретенник) сильно меняют свое поведение в зависимости от того находятся они в ассоциации или без нее. Для видов “А” нет никаких преимуществ при объединении в ассоциации. Для видов “Б” существуют значительные преимущества при образовании ассоциаций: существенно возрастает доля времени, которую птицы тратят на кормежку; увеличиваются затраты времени на отдых, падают затраты времени на осматривание, бдительность (готовность действовать); увеличивается безопасность птиц. С другой стороны, для видов “Б” существуют недостатки при образовании ассоциаций: межвидовая конкуренция за пищу; использование видом для кормежки неоптимального местообитания, за счет чего тоже может возрастать доля времени, которую птицы вынуждены тратить на кормежку. Высказано предположение, что для видов “Б” преимущества ассоциаций несколько нивелируются их недостатками, что и объясняет невысокое число птиц, образующих ассоциации.

Во все сезоны жизни, кроме гнездового, большинство птиц предпочитает объединяться в стаи. В качестве причин такого объединения обычно называются две: защита от хищников (Gross-Custard, 1970; Page, Whitacre, 1975) и совместный поиск кормных мест (Myers et al., 1979). При образовании стаи птицы получают преимущество, которое выражается в уменьшении доли времени, которая каждая птица тратит на наблюдение за возможной опасностью (Powell, 1974; Lazarus, 1978; Abramson, 1979; Caraco, 1979 a, b; Metcalfe, 1986, 1989; Harrison, Whitehouse, 2011). С другой стороны, стоимость пребывания в кормящейся группе может сильно увеличиваться с размером группы за счет более интенсивного использования пищевого ресурса и конкуренции за него. Тем самым выгоды от объединения в стаю могут сойти на нет. При образовании смешанной межвидовой стаи эти противоречия могут уменьшиться за счет

того, что каждый член стаи получает выгоды от общего наблюдения за опасностью, а различия в межвидовых пищевых нишах снижают пищевую конкуренцию (Powell, 1974; Morse, 1977; Stinson, 1988; Metcalfe, 1989; Harrison, Whitehouse, 2011). Таким образом, в таких межвидовых стаях каждый член стаи равноправен и все имеют преимущества от объединения. Однако на куликах было показано существование другого типа межвидовых стай. Эти объединения получили название “тесная ассоциация” или просто “ассоциация”. В таких ассоциациях при образовании смешанной межвидовой стаи из двух видов лишь один получает преимущества. Главный вид (вид “А”, обычно при описании ассоциации упоминается первым) не меняет своего поведения и не имеет никаких дополнительных преимуществ в ассоциации. Ассоциирующий вид (вид “Б”, при описании ассоциации упоминается вторым) резко меняет свое

поведение в присутствии вида “А”: он повторяет все его передвижения, как в полете так и на земле, кормится более интенсивно, почти полностью перестает следить за опасностью. Другими словами: вид “Б” перекладывает на вид “А” функции наблюдения за опасностью и поиск кормных мест (Byrkjedal, Kalas, 1983; Byrkjedal, 1987; Metcaife, 1989; Yalden P., Yalden D., 1988; Гаврилов, 1995в, 1997, 2001 а). За такое поведение вид “Б” часто называют “пажом” или “паразитом” (Oakes, 1948; Byrkjedal, Kalas, 1983; Thompson D., Thompson M., 1985; Byrkjedal, 1987; Yalden P., Yalden D., 1988). Наиболее известна ассоциация между золотистой ржанкой (*Pluvialis apricarius*) и чернозобиком (*Calidris alpina*) (Oakes, 1948; Byrkjedal, Kalas, 1983; Thompson D., Thompson M., 1985; Yalden P., Yalden D., 1988). Также найдены ассоциации между морским песочником (*Calidris maritima*) и чернозобиком; золотистой ржанкой и морским песочником (Byrkjedal, Kalas, 1983); американской ржанкой (*Pluvialis dominica*) и короткоклювым бекасовидным веретенником (*Limnodromus griseus*) (Byrkjedal, 1987); между морским песочником и куликом-сорокой (*Haematopus ostralegus*) или травником (*Tringa totanus*), или камнешаркой (*Arenaria interpres*) (Metcaife, 1989); между бурокрылой ржанкой (*Pluvialis fulva*) и краснозобиком (*Calidris ferruginea*), дутышем (*Calidris melanotos*) и американским бекасовидным веретенником (*Limnodromus scolopaceus*), дутышем и чернозобиком (Гаврилов, 1995в, 1997); между тулесом (*Pluvialis squatarola*) и чернозобиком (*Calidris alpina*) (Гаврилов, 2001а).

В настоящем сообщении исследуются взаимоотношения между различными видами северных куликов в период окончания их весенней миграции, и анализируются выгоды от образования межвидовых стай для этих видов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Полевые работы проводили с 15–20 мая в 1984, 1985, 1987, 1988 и 1990 гг. на стационарах орнитологического отряда ИБПС ДВО РАН в Нижнеколымском районе Якутии; с 1 июня 1994 г. на северном побережье Пуховаго залива южного о. Новой Земли; с 1 июня в 1995–1997 гг. на мысу Белый нос Югорского полуострова. Наблюдения за весенним пролетом куликов проводили 8–12 ч. каждый день во время всего миграционного периода, равномерно в различных местообитаниях и в разные периоды суточного цикла. Регистрировали использование птицами различных местообитаний для отдыха и кормежки и общее число птиц в них. Отмечали число птиц в

стаях и их поведение, дистанцию между птицами в стаях. Регистрировали взаимоотношения между различными видами, дистанцию вспугивания птиц. Наблюдения за птицами проводились с расстояния 50–100 м с помощью двенадцатикратного бинокля.

При изучении поведения птиц главным было составление бюджетов времени. Измерения затрат времени у мигрирующих куликов были проведены методами хронометрирования стаи и индивидуального хронометрирования (Дольник, 1982). При хронометрировании стаи выбирали отдельную стаю куликов, и каждые 5 мин фиксировали число птиц, находящихся в состоянии определенной активности (сидят, чистятся, кормятся и т.д.). Соотношение числа птиц в разном состоянии принимали за соотношение длительности этих форм активности. Отдельно – ручными секундомерами – фиксировали время, проведенное всей стаей в полете. При измерениях стая все время находилась под наблюдением, и все поведение стаи фиксировалось. Отдельные стаи находились под непрерывным наблюдением до двух часов. При индивидуальном хронометрировании выбирались отдельные птицы, которые все время находились под наблюдением, и все их поведение фиксировали. Затраты времени на все формы активности измерялись ручными секундомерами. Отдельные птицы находились под непрерывным наблюдением до шести часов. Затем был рассчитан средний суточный бюджет времени птиц (БВ), т.е. распределение времени по формам активности в среднем за сутки. При реконструкции суточного бюджета времени определяли суточные ритмы различных форм поведения, и в окончательный вариант суточного бюджета входило время активности с поправкой на суточный ритм.

Затраты энергии птиц были определены методом пересчета бюджета времени в бюджет энергии (БЭ) (Дольник, 1980, 1982, 1995). Для этого время, затраченное на ту или иную активность, умножали на энергетическую стоимость этой активности. Система коэффициентов энергетической стоимости форм активности основана на принципе Броди (Brody, 1945), по которому затраты энергии на все формы активности нормированы по базальному метаболизму. Каждой форме активности соответствует определенный коэффициент, при умножении на который величины стандартного метаболизма получается энергетическая цена данной активности. Коэффициенты в такой системе получены в результате измерений цены активности у птиц в природе и в неволе.

Для расчетов использована следующая система коэффициентов (Гаврилов, 1993, 1995а,б): отдых равен базальному метаболизму (BMR, кДж/сут) и определен по формуле $BMR = 2.64 m^{0.727}$, где m – масса тела птиц в граммах (Гаврилов, 1993); дневной отдых равен дневному базальному метаболизму (DBMR, кДж/сут) – $DBMR = 3.13 m^{0.719}$, или $DBMR = 1.19 BMR$ (Гаврилов, 1993); поза готовности к действию, настороженность, тревога, осматривание, все действия без перемещения корпуса – $2.0 BMR$ (Wooley, Owen, 1978; Weathers et al., 1984; Buttemer et al., 1986); бег, ходьба, кормежка, действия с перемещением корпуса – $2.5 BMR$ (Fedak et al., 1974; Wooley, Owen, 1978; Fedak, Seeherman, 1979; Taylor et al., 1982); купание – $2.9 BMR$ (Wooley, Owen, 1978); драка, спаривание – 6.0 (Дольник, 1980, 1982); полет (E_p , кДж/сут) – $E_p = 14.64 m^{0.794}$ (Гаврилов, 1992, 1993, 1998). Вся система коэффициентов принята для птицы, не подвергающейся дополнительной холодовой нагрузке (условная температура 30°C) (Дольник, 1980, 1982).

При температуре среды ниже термонеutralной зоны часть энергии птица расходует на терморегуляцию. Для расчета этих затрат используется температурный коэффициент энергии существования, т.е. скорость, с которой изменяются затраты энергии на терморегуляцию активной птицы при изменении окружающей температуры на один градус (Kendeigh et al., 1977). При этом температурный коэффициент является средним для всех форм активности и учитывает их несколько иную стоимость при температурах среды ниже термонеutralной зоны. Для расчета затрат на терморегуляцию активной птицы при обычном существовании температурный коэффициент умножается на разность температур между 30°C и среднесуточной температурой среды и на долю суток, в течение которых продуцировалось дополнительное тепло (Дольник, 1980, 1982). Температурный коэффициент энергии существования куликов (НЕМ, кДж/сут, $^\circ\text{C}$) рассчитывали по формуле: $НЕМ = 0.29 m^{0.54}$ (Гаврилов, 1993).

Часть времени суток птицы могут не расходовать энергию на терморегуляцию, так как по правилу компенсации Рубнера они в это время могут использовать побочную теплопродукцию работающих мышц. В полете теплопродукции грудных мышц достаточно для поддержания температуры тела в широком диапазоне температуры среды, поэтому время, проведенное в полете, вычитается при расчете затрат энергии на терморегуляцию (Дольник, 1980, 1982).

Таким образом, складывая энергию, затраченную на все формы активности, с энергией, затраченной на терморегуляцию, получали полный бюджет энергии мигрирующих куликов.

В данном сообщении мы анализируем поведение всех птиц одного вида в целом и пренебрегаем некоторыми различиями в поведении самцов и самок.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

При исследовании куликов были обнаружены классические ассоциации в межвидовых стаях куликов между следующими видами: бурокрылой ржанкой и краснозобиком, дутышем и американским бекасовидным веретенником, дутышем и чернозобиком, тулесом и чернозобиком. Наиболее исследованной оказалась ассоциация между тулесом и чернозобиком, которая далее рассматривается как модельная.

Поведение и бюджеты времени птиц. Для видов “А” (тулес, бурокрылая ржанка, дутыш) наши наблюдения не выявили никаких различий в поведении мигрирующих птиц в межвидовых или консpezifичных стаях. Напротив виды “Б” (чернозобик, краснозобик, американский бекасовидный веретенник) сильно меняют свое поведение в зависимости от того находятся они в ассоциации или без нее.

Среднесуточные бюджеты времени куликов (видов “А” и “Б”) представлены в табл. 1 на примере ассоциации между тулесом и чернозобиком.

Обращает на себя внимание то, что общее время перелетов у мигрирующих куликов невелико (9%). По-видимому, это связано с близостью к гнездовому ареалу.

Почти треть своего времени тулеса тратят на кормежку (31%), практически столько же времени – на отдых (33%), а оставшееся время тратится на различные активности самообеспечения (бдительность, осматривание, уход за собой, наземные перемещения) (27%).

Чернозобики сильно меняют свое поведение в зависимости от того, находятся они в ассоциации с тулесом или без нее (табл. 1). Лишь незначительная часть бюджета времени не претерпевает никаких изменений. Не изменяются затраты времени на полет (9%) и на некоторые формы активности, связанные с уходом за собой (8%) (чистка оперения, купание, наземные перемещения). Затраты времени на остальные формы активности достоверно отличаются в зависимости от наличия или отсутствия ассоциации с тулесами. Так, при наличии ассоциации существенно возрастает

доля времени, которую чернозобики тратят на кормежку (с 41 до 46%), увеличиваются затраты времени на отдых (с 30 до 35%) и сильно падают затраты времени на осматривание, бдительность (готовность действовать) (с 12 до 2%).

Другие ассоциирующие виды меняли свое поведение сходным образом (Гаврилов, 1995 в, 1997, 2001а). В табл. 2 представлено среднесуточное время кормежки мигрирующих куликов в конспецифичных и межвидовых стаях. Как видно, время кормежки ассоциирующих видов “Б” всегда достоверно возрастало если птицы образовывали ассоциацию.

На рис. 1 показано, как изменяется время кормежки мигрирующих куликов, летящих в конспецифичных стаях, в зависимости от их массы тела и как меняется время кормежки у трех ассоциирующих видов, если они образуют межвидовую ассоциацию. Время кормежки всех видов, летящих в конспецифичных стаях, можно описать единым аллометрическим уравнением, показывающим как изменяется время кормежки куликов ($T_{\text{корм}}$, ч) в зависимости от их массы тела (m , г) (рис. 1):

$$T_{\text{корм}} = 23.05 m^{-0.22}, \quad R^2 = 88\%.$$

По этому уравнению можно сравнить затраты времени куликов на кормежку в период окончания весенней миграции с затратами времени куликов в другие периоды годового цикла (Гаврилов, 1993, 1996, 2001б, 2006). Время кормежки мигрирующих куликов немного больше, чем у зимующих куликов и у куликов в период вождения выводков, такое же, как у куликов в предмиграционный период и предгнездовой период, и много больше, чем у куликов, насиживающих яйца.

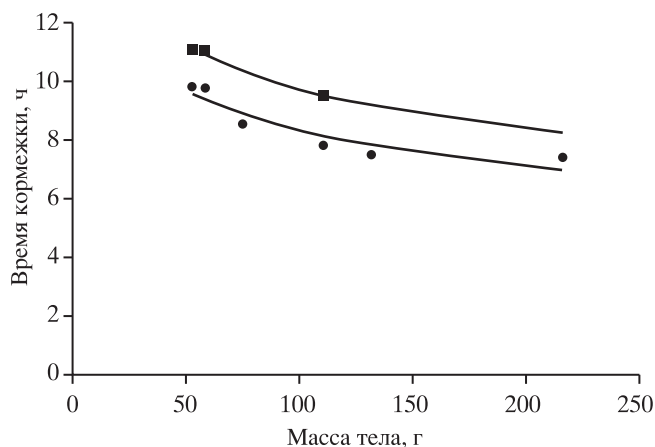


Рис. 1. Зависимость времени кормежки мигрирующих куликов от их массы тела. Кружки – кулики, летящие в конспецифичных стаях. Четырехугольники – ассоциирующие кулики если они образуют межвидовую ассоциацию.

Таблица 1. Среднесуточный бюджет времени мигрирующих куликов вида “А” – тулес и вида “Б” – чернозобик

Тип актив- ности	Тулес (<i>Plu- vialis squa- tarola</i>) <i>n</i> = 144 ч	Чернозобик (<i>Calidris alpina</i>) <i>n</i> = 192 ч	
		без ассо- циации с тулесом	в ассоциа- ции с тулесом
	затраты времени, ч/сут		
Полет	2.13±0.31	2.11±0.2	2.13±0.3
Бег	0.89±0.09	0.84±0.12	0.86±0.22
Кормежка	7.4±0.87	9.83±0.88*	11.04±1.09*
Купание	0.08±0.01	0.22±0.03	0.24±0.03
Чистка опе- рения	1.3±0.21	0.88±0.14	0.91±0.17
Готовность действовать	4.3±0.43	2.79±0.33*	0.42±0.12*
Дневной от- дых	2.1±0.6	2.1±0.56*	2.61±0.85*
Ночной от- дых	5.8±0.9	5.14±1.03	5.79±1.1*

* Различия достоверны при $p < 0.05$.

Таблица 2. Среднесуточное время кормежки мигрирующих куликов в конспецифичных и межвидовых стаях

Вид	Масса тела, г	Время кормежки	
		в конспецифичных стаях, ч/сут	в межвидовых стаях, ч/сут
<i>Pluvialis squatarola</i>	215.7±22.5	7.4±0.87	7.4±0.87
<i>Calidris alpina</i>	52.3±6.9	9.83±0.88*	11.04±1.09*
<i>Pluvialis fulva</i>	131.2±11.1	7.5±0.99	7.5±0.99
<i>Calidris ferruginea</i>	57.6±7.3	9.78±0.83*	11.01±0.99*
<i>Calidris melanotos</i>	74.3±7.4	8.53±0.77	8.53±0.77
<i>Limnodromus scolopaceus</i>	110.4±8.4	7.82±0.92*	9.5±0.94*

* Различия достоверны при $p < 0.05$.

Для куликов, образующих ассоциацию, время кормежки закономерно возрастает, и их время кормежки в межвидовых ассоциациях тоже можно описать единым аллометрическим уравнением (рис. 1):

$$T_{\text{корм}} = 25.59 m^{-0.21}, \quad R^2 = 98\%.$$

Таблица 3. Среднесуточный бюджет энергии мигрирующих куликов – вида “А” – тулес и вида “Б” – чернозобик

Тип активности	Тулес (<i>Pluvialis squatarola</i>) <i>n</i> = 144 ч	Чернозобик (<i>Calidris alpina</i>) <i>n</i> = 192 ч.	
		без ассоциации с тулесом	в ассоциации с тулесом
	затраты энергии, кДж/сут		
Полет	92.63±1.31	29.79±1.21	30.08±1.22
Бег	12.17±0.58	4.1±0.44	4.19±0.46
Кормежка	101.2±3.67	47.92±2.37*	53.82±2.62*
Купание	1.27±0.2	1.24±0.11	1.36±0.12
Чистка оперения	14.22±0.32	3.43±0.23	3.55±0.25
Готовность действовать	47.04±0.98	10.88±0.88*	1.64±0.22*
Дневной отдых	13.04±0.37	4.7±0.3*	5.85±0.34*
Ночной отдых	31.73±0.86	10.02±1.16*	11.29±1.19*
Энергия активностей, $E_{акт}$, кДж/сут	313.3±1.05	111.56±1.65	111.78±1.59
Энергия терморегуляции, $E_{тер}$, кДж/сут	115.47±1.1	53.85±0.67	53.8±0.6
Общие затраты энергии, DEB, кДж/сут	428.77±1.06	165.41±0.84	165.58±0.82
$E_{акт}/BMR$	2.39±0.03	2.38±0.02	2.39±0.02
DEB/BMR	3.27±0.02	3.53±0.02	3.54±0.02

* Различия достоверны при $p < 0.05$.

В среднем, согласно обобщающему уравнению, время кормежки куликов, образующих межвидовую ассоциацию, возрастает на 10%.

Таким образом, для видов “А” нет различий в поведении и в структуре суточного бюджета времени в межвидовых или конспецифичных стаях. Виды “Б” сильно меняют свое поведение в зависимости от того находятся они в ассоциации или вне нее. Не изменяются затраты времени на полет и на некоторые формы активности, связанные с уходом за собой (чистка оперения, купание, наземные перемещения). Существенно возрастает доля времени, которую птицы тратят на кормежку, увеличиваются затраты времени на отдых, и

Таблица 4. Среднесуточные затраты энергии на все формы активности и общие затраты энергии мигрирующих куликов

Вид	Масса тела, г	Энергия активности, кДж/сут	Общие затраты энергии, кДж/сут
<i>Squatarola squatarola</i>	215.7±22.5	313.3±1.05	428.77±1.06
<i>Calidris alpina</i>	52.3±6.9	111.8±1.6	165.5±0.82
<i>Pluvialis fulva</i>	131.2±11.1	188.4±1.8	352.4±2.01
<i>Calidris ferruginea</i>	57.6±7.3	116.9±1.4	175.6±1.9
<i>Calidris melanotos</i>	74.3±7.4	136.7±1.9	220.4±2.1
<i>Limnodromus scolopaceus</i>	110.4±8.4	177.7±1.8	282.7±2.1

сильно падают затраты времени на осматривание, бдительность (готовность действовать).

Затраты энергии мигрирующих куликов. Средние суточные затраты энергии у мигрирующих куликов представлены в табл. 3 на примере ассоциации между тулесом и чернозобиком. В таблице приведена раскладка затрат энергии по различным формам активности (БЭ); их сумма ($E_{акт}$), затраты энергии на терморегуляцию ($E_{тер}$) и общие среднесуточные затраты энергии (DEB).

Структура бюджета энергии тулесов определяется затратами времени на различные формы активности и энергетической ценой этих форм. Так, на полет тратится 30% энергии от суммарных затрат на все формы активности. Почти столько же энергии (32%) тратится на кормежку. На отдых тратится 14% от всех затрат энергии на активность, а траты на самообеспечение занимают 24% бюджета энергии.

У чернозобиков структура бюджета энергии сильно зависит от того, как мигрируют птицы, в ассоциации с тулесом или без нее. Затраты энергии на полет у всех чернозобиков составляют 27% от всех затрат энергии на активность и не зависят от наличия ассоциации, так же как и затраты на активность, связанную с уходом за собой, которые составляют 8%. При наличии ассоциации у чернозобиков достоверно возрастают затраты энергии на кормежку (с 43 до 48%) и затраты энергии на отдых (с 13 до 15%), а затраты энергии на осматривание, бдительность достоверно уменьшаются (с 9 до 2%).

Обращает на себя внимание тот факт, что общие затраты энергии чернозобиков остаются постоянными и не меняются в зависимости от наличия или отсутствия ассоциации. Такую же закономерность демонстрируют и другие виды. Поэтому в табл. 4 приведены среднесуточные затраты энергии на формы активности и общие затраты энергии мигрирующих куликов вне зависимости от того в каких стаях они летят.

На рис. 2 показано как изменяются энергетические затраты мигрирующих куликов от их массы тела. Энергозатраты на разные формы активности всех видов куликов можно описать единым аллометрическим уравнением, показывающим, как изменяются траты энергии на активность ($E_{\text{акт}}$, кДж/сут) в зависимости от их массы тела (m , г):

$$E_{\text{акт}} = 6.66 m^{0.703}, R^2 = 98\%.$$

Достоверность уравнения еще раз доказывает, что энергозатраты на активность не зависят от того, в каких стаях летят кулики.

Кроме того, на рис. 2 показано как изменяются общие энергозатраты (DEB , кДж/сут) мигрирующих куликов в зависимости от их массы тела (m , г). Уравнение имеет вид

$$DEB = 10.657 m^{0.70}, R^2 = 98\%.$$

Это доказывает, что в период миграции все кулики развивают одну и ту же энергетическую мощность.

Энергозатраты куликов на различные формы активности в сравнимых единицах в период весенней миграции большие, чем у куликов на зимовке, такие же, как у куликов в инкубационный период и в период вождения выводков, и меньшие, чем у куликов в предгнездовой период (Гаврилов, 1993, 1996, 2001б, 2006).

Общие энергозатраты (DEB) различных видов куликов сильно варьируют в зависимости от сезона и окружающей температуры и изменяются в диапазоне от 2.5 до 4.5 BMR (Гаврилов, 1993, 1996, 2001б, 2006). Энергозатраты куликов в период весенней миграции хорошо соотносятся с этими результатами.

В сравнимых единицах общие энергозатраты и энергозатраты на активность видов “А” и видов “Б” полностью равны. Следовательно, существует единый уровень затрат энергии у мигрирующих куликов. В рамках единого уровня затрат энергии у видов “А” нет различий в затратах энергии на различные формы активности в зависимости от того в каких стаях они летят. У видов “Б” в рамках единого уровня затрат энергии возможно некоторое перераспределение энергетических

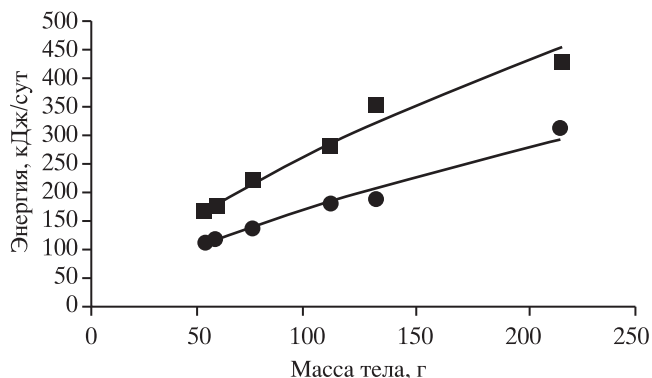


Рис. 2. Зависимость энергии всех форм активности (кружки) и общих затрат энергии (четыреугольники) мигрирующих куликов от их массы тела.

затрат на различные типы активности. Не изменяются затраты энергии на полет и на некоторые формы активности, связанные с уходом за собой; изменяются затраты энергии на кормежку, отдых, осматривание, бдительность.

Дистанция вспугивания птиц. Мы проанализировали: есть ли еще какая-либо выгода для вида “Б” от образования ассоциации, когда они переключаются на вид “А” функции бдительности и осматривания, помимо простого высвобождения времени? Наиболее ярко это проявляется при анализе реакции птиц на приближение опасности (в нашем случае приближение человека). Нам это удалось проанализировать только для одной ассоциации – между тулесом и чернозобиком (табл. 5). Как следует из таблицы, при ассоциации с тулесом чернозобики значительно увеличивают как среднюю, так и минимальную дистанции, на которые они подпускают человека, что несомненно увеличивает их безопасность.

Число птиц в межвидовых и конспецифичных миграционных стаях куликов, и процент

Таблица 5. Средняя и минимальная дистанции, на которые к себе подпускают человека сидящие на земле или кормящиеся кулики

Вид	Минимальная дистанция, n , м		Средняя дистанция, n , м	
	n	дистанция, м	n	дистанция, м
Тулес без ассоциации	15	36±2.5	32	78±13
Тулес с ассоциацией	7	37.5±3.4	9	81.2±15.3
Чернозобик без ассоциации	35	4.3±1.6*	78	27.3±7.4*
Чернозобик с ассоциацией	7	37.5±3.4*	9	81.2±15.3*

* Различия достоверны при $p < 0.05$.

Таблица 6. Число птиц в межвидовых и конспецифичных миграционных стаях куликов; и процент птиц, образующих ассоциации

Параметр	Вид					
	<i>Pluvialis squatarola</i>	<i>Calidris alpina</i>	<i>Pluvialis fulva</i>	<i>Calidris ferruginea</i>	<i>Calidris melanotos</i>	<i>Limnodromus scolopaceus</i>
Число птиц в стае без ассоциации	8.3±3.76*	24.2±6.88*	5.8±1.2*	4.1±0.6*	4.2±0.5	3.8±1.1
Число птиц в стае с ассоциацией	1.82±1.3*	4.1±2.45*	2.02±1.9*	2.1±1.87*	4.2±0.5	2.08±1.1
Общий процент птиц, образующих ассоциацию	20	15 – 25	32	44	21	42

* Различия достоверны при $p < 0.05$.

Таблица 7. Процент птиц, отмеченных в различных местообитаниях, во время весеннего пролета

Местообитание	Процент птиц					
	<i>Pluvialis squatarola</i>	<i>Calidris alpina</i>	<i>Pluvialis fulva</i>	<i>Calidris ferruginea</i>	<i>Calidris melanotos</i>	<i>Limnodromus scolopaceus</i>
Долинная тундра	42	29	32	30	42	30
Сухая тундра	37	23	54	12		
Увлажненная тундра	21	48	14	58	58	70

птиц, образующих ассоциации. Все приведенные выше факты однозначно свидетельствуют о выгоде ассоциаций для видов “Б”. Однако если мы рассмотрим количество птиц, образующих ассоциации, то выясняется, что общее число куликов, образующих ассоциации, невелико (табл. 6). Как правило, стайки из 2–6 особей вида “Б” следуют за 1–4 особями вида “А” (табл. 6). В большинстве случаев ассоциации образуют достоверно более мелкие стайки куликов (t – test, $p < 0.05$). Возникает вопрос, почему так происходит?

Биотопическое распределение мигрирующих птиц. Во время весенней миграции на Севере все кулики для отдыха и кормежки используют следующие местообитания: долинную тундру, сухую мохово-лишайниковую тундру и увлажненную полигональную тундру с травяными лугами. Однако интенсивность использования разных местообитаний у этих видов разная (табл. 7). Из таблицы следует, что виды “А”, как правило, значительно больше используют сухие местообитания. В то время как виды “Б” преимущественно используют увлажненные местообитания. Еще следует заметить, что виды “А” – это, как правило, виды, кормящиеся наземными перемещающимися объектами, в то время как виды “Б” в

большей степени зондировщики. Таким образом, получается, что виды “Б”, следуя за видами “А” во время весенней миграции, оказываются в субоптимальных местообитаниях, где им значительно труднее найти себе подходящий корм. Возможно именно этим объясняется невысокое число птиц, образующих ассоциацию.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В период окончания весенней миграции у всех видов куликов существует единый уровень общих затрат энергии на жизнедеятельность.

Затраты энергии и времени на конкретные формы активности могут варьировать в строгих рамках общего бюджета, в зависимости от поведения птиц. Это позволяет птицам менять свое поведение.

Относительно небольшое число мигрирующих куликов образуют ассоциации в смешанных стаях.

Для видов “А” нет никаких преимуществ при объединении в ассоциации. Поэтому сами они, вероятно, никак не способствуют образованию ассоциаций. Для них возможные недостатки ассоциаций – межвидовая конкуренция за пищу.

Для видов “Б” существуют значительные преимущества при образовании ассоциаций: существенно возрастает доля времени, которую птицы тратят на кормежку; увеличиваются затраты времени на отдых; падают затраты времени на осматривание, бдительность (готовность действовать); увеличивается безопасность птиц.

С другой стороны, для видов “Б” существуют и недостатки при образовании ассоциаций: межвидовая конкуренция за пищу; использование видом для кормежки субоптимальных местообитаний (за счет этого может существенно возрастет доля времени, которую птицы вынуждены тратить на кормежку).

Увеличение времени кормежки видов “Б” может быть следствием двух процессов: высвобождением времени – не надо тратить его на бдительность, а с другой стороны – необходимостью какое-то время кормиться в субоптимальных местообитаниях. Поэтому увеличение времени кормежки может быть как преимуществом, так и недостатком пребывания в ассоциации. Однако, поскольку у видов “Б” в ассоциациях увеличивается время для отдыха и ухода за собой, то следует сделать вывод, что кормежка в субоптимальных местообитаниях компенсируется.

Можно предположить, что в целом для видов “Б” преимущества ассоциаций несколько нивелируются их недостатками, что и объясняет невысокое число птиц, образующих ассоциации.

Скорее всего от видов “А” никак не зависит возникнет ли ассоциация или нет. По-видимому, именно от видов “Б” зависит образование ассоциации. Виды “Б” очевидно используют виды “А”, а виды “А” индифферентны к ассоциации. Вряд ли виды “Б” стоит называть “паразитами”, но вполне можно “пажами”.

Поддержано РФФИ: гранты № 11-04-00992-а и № 12-04-01288-а.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гаврилов В.В., 1992. Методические рекомендации по оценке энергии полета куликов и их предельной дальности полета // Информация рабочей группы по куликам. Екатеринбург: Наука. С. 24–27.
- Гаврилов В.В., 1993. Биология и энергетика размножения куликов на северо-востоке Якутии. Дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ. 356 с.
- Гаврилов В.В., 1995 а. Возможные коэффициенты для расчета расхода энергии свободноживущими куликами по данным хронометрирования их активности // Информационные материалы рабочей группы по куликам. № 8. М.: Мензбировское орнитол. о-во. С. 14–16.
- Гаврилов В.В., 1995 б. Алгоритм пересчета бюджета времени в бюджет энергии в экологической энергетике куликов // Актуальные проблемы экологии и зоокультуры. М.: МГАВМиБ им. К.И. Скрябина. С. 122–127.
- Гаврилов В.В., 1995 в. Межвидовые ассоциации в смешанных стаях куликов во время их весеннего пролета на Нижней Колыме // Орнитология. Вып. 26. М.: Изд-во МГУ. С. 201–202.
- Гаврилов В.В., 1996. Затраты времени и энергии пары хрустана во время окончания их весенней миграции на северо-востоке Якутии // Орнитология. Вып. 27. М.: Изд-во МГУ. С. 254–263.
- Гаврилов В.В., 1997. Видовое разнообразие и межвидовые связи куликов в зависимости от типа местообитания во время весеннего пролета на северо-востоке Якутии // Вопросы экологии и охраны позвоночных животных. Сборник научных трудов. Киев; Львов: Украин. акад. мед. и биол. наук. С. 46–61.
- Гаврилов В.В., 1998. Возможная формула для оценки энергии машущего полета у куликов // Современная орнитология. М.: Наука. С. 291–300.
- Гаврилов В.В., 2001 а. Поведение тулесов и чернозобиков во время весеннего пролета на Югорском полуострове // Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Матер. Междунар. конф. (XI Орнитологическая конференция). Казань: Изд-во Матбугат йорты. С. 159–160.
- Гаврилов В.В., 2001 б. Бюджет времени и энергии тулесов во время весеннего пролета на Югорском полуострове // Орнитология. Вып. 29. М.: Изд-во МГУ. С. 183–187.
- Гаврилов В.В., 2006. Бюджеты времени и энергии чернозобиков во время весеннего пролета на Новой Земле // Орнитология. Вып. 33. М.: Изд-во МГУ. С. 77–83.
- Дольник В.Р., 1980. Коэффициенты для расчета расхода энергии свободноживущими птицами по данным хронометрирования их активности // Орнитология. Вып. 15. М.: Изд-во МГУ. С. 63–74.
- Дольник В.Р., 1982. Методы изучения бюджетов времени и энергии у птиц // Бюджеты времени и энергии у птиц в природе. Л.: Наука. С. 3–37.
- Дольник В.Р., 1995. Ресурсы энергии и времени у птиц в природе. СПб.: Наука. 360 с.
- Abramson M., 1979. Vigilance as a factor influencing flock formation among curlews (*Numenius arquata*) // Ibis. V. 121. P. 213–216.
- Brody S., 1945. Bioenergetics and growth. N.Y.: Reinold Publ. Company. 1023 p.
- Buttemer W.A., Hayworth A.M., Weathers W.W., Nagy K.A., 1986. Time budget estimates of avian energy expenditure: physiological and meteorological

- considerations // *Physiol. Zool.* V. 59. № 2. P. 131–149.
- Byrkjedal I., 1987. Short-billed Dowitchers associate closely with Lesser Golden-Plovers // *Wilson Bull.* V. 99. P. 494–495.
- Byrkjedal I., Kalas J.A., 1983. Plover's page turns into Plover's parasite: a look at the Dunlin / Golden Plover association // *Ornis Fennica*. V. 60. P. 10–15.
- Caraco T., 1979 a. Time budgeting and group size: a theory // *Ecology*. V. 60. P. 611–617.
- Caraco T., 1979 b. Time budgeting and group size: a test of theory // *Ecology*. V. 60. P. 618–627.
- Fedak M.A., Pinshow B., Schmidt-Nielsen K., 1974. Energy costs of bipedal running // *Am. J. Physiol.* V. 227. № 5. P. 1038–1044.
- Fedak M.A., Seeherman N.J., 1979. Re-appraisal of energetics of locomotion shows identical cost in bipeds and quadrupeds including ostrich and horse // *Nature (London)*. V. 282. № 5740. P. 713–716.
- Goss-Custard J.D., 1970. Dispersion in some overwintering wading birds // *Social behavior in birds and mammals* / Ed. Crook J.H. L.: Acad. Press. P. 3–35.
- Harrison N.M., Whitehouse M.J., 2011. Mixed-species flocks: an example of niche construction? // *Animal Behav.* V. 81. № 4. P. 675–682.
- Kendeigh S.C., Dolnik V.R., Gavrilov V.M., 1977. Avian energetics // *Granivorous birds in ecosystem* / Eds Pinowski J., Kendeigh S.C. Cambridge: Cambridge Univ. Press. P. 78–107.
- Lazarus J., 1978. Vigilance, flock size and domain of danger size in the white-fronted goose // *Wildfowl*. V. 29. P. 135–145.
- Metcalfe N.B., 1986. Variation in winter flocking associations and dispersion patterns in the turnstone (*Arenaria interpres*) // *J. Zool. Lond (A)*. V. 209. P. 385–403.
- Metcalfe N. B., 1989. Flocking preferences in relation to vigilance benefits and aggression costs in mixed-species shorebird flocks // *Oikos*. V. 56. P. 91–98.
- Morse D.H., 1977. Feeding behavior and predator avoidance in heterospecific groups // *Bioscience*. V. 27. P. 332–339.
- Myers J.P., Connors P.G., Pitelka F.A., 1979. Territory size in wintering sanderlings: the effects of prey abundance and intruder density // *Auk*. V. 96. P. 551–561.
- Oakes C., 1948. "Plover's page" behavior of Dunlin // *Br. Birds*. V. 41. P. 226–228.
- Page G., Whitacre D., 1975. Raptor predation on wintering shorebirds // *Condor*. V. 77. P. 73–83.
- Powell G.V.N., 1974. Experimental analysis of the social value of flocking by starlings (*Sturnus vulgaris*) in relation to predation and foraging // *Anim. Behav.* V. 22. P. 501–505.
- Stinson C.H., 1988. Does mixed-species flocking increase vigilance or skittishness? // *Ibis*. V. 130. P. 303–304.
- Taylor C.R., Heglund N.C., Maloiy G.M.O., 1982. Energetics and mechanics of terrestrial locomotion. I. Metabolic energy consumption as a function of speed and body size in birds and mammals // *J. Exp. Biol.* V. 97. P. 1–21.
- Thompson D.B.A., Thompson M.L.P., 1985. Early warning and mixed species association: the "Plover's Page" revisited // *Ibis*. V. 127. P. 559–562.
- Weathers W.W., Buttemer W.A., Hayworth A.M., Nagy K.A., 1984. An evaluation of time-budget estimates of daily energy expenditure in birds // *Auk*. V. 101. № 2. P. 459–472.
- Wooley J.B., Owen R.B., 1978. Energy costs of activity and daily energy expenditure in the black duck // *J. Wildl. Manag.* V. 42. № 2. P. 739–745.
- Yalden P.E., Yalden D.W., 1988. Plover's page or Plover's parasite? Aggressive behavior of Golden Plover toward Dunlin // *Ornis Fennica*. V. 65. P. 169–171.

Advantages and limitations of interspecies associations in northern migratory sandpipers (Charadrii, Aves)

V. V. Gavrilo

S.N. Skadovsky Zvenigorod Biological Station

M.V. Lomonosov Moscow State University

119899 Moscow, Leninskie Gory

e-mail: vadingavrilov@yandex.ru

Investigations were carried out at two stations of Ornithological Unit, IBPN FEB RAS, located in Nizhnekolymsk District, Yakutia, starting from May 15–20 in 1984, 1985, 1987, 1988, and 1990; at the northern coast of Pukhovoy Bay, Southern Island of Novaya Zemlya starting from June 1 in 1994; at Cape Beliy Nos, the Yugorsky Peninsula, starting from June 1 in 1995–1997. Classic associations are detected in interspecies flocks of sandpipers between the following species: the Pacific golden plover and the curlew sandpiper, the pectoral sandpiper and the long-billed dowitcher, the pectoral sandpiper and the dunlin, the grey plover and the dunlin. However, total amount of birds that form associations is not large. In species of group “A” (the grey plover, the Pacific golden plover, the pectoral sandpiper), no difference has been observed in migratory birds behavior within inter- or conspecific flocks. Species of group “B” (the dunlin, the curlew sandpiper, the long-billed dowitcher), on the contrary, change their behavior sharply depending on whether they belong to an association or not. Species of group “A” do not get any advantages when forming an association. Unlike them, species of group “B” profit from associating: a part of time spent in foraging substantially increases; more time is spent on rest and less time is spent on reconnaissance and vigilance (readiness for actions); safety of birds is enhanced. On the other hand, in species of group “B” there are also disadvantages related with associating: i.e., interspecies competition for food; foraging in suboptimal habitats which, in turn, may lead to notable increase of time spent by birds in foraging. An assumption is put forward that in species of group “B” advantages and limitations of associating cancel each other to a certain extent, and this explains rather small number of birds forming associations.