

## ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ ДИНАМИКА ВЕЛИЧИНЫ КЛАДКИ ЧАЙКОВЫХ ПТИЦ (LARIDAE) НА ОСТРОВАХ ТЕНДРОВСКОГО ЗАЛИВА ЧЕРНОГО МОРЯ

А.Г. Руденко

Национальный природный парк «Джарылгачский»; ул. Володарского, 3, г. Скадовск, Херсонская обл., 75700 Украина

National Park Dzharlygachsky; Volodarskogo str., 3, Skadovsk, Kherson region, 75700 Ukraine

✉ antonia-luis@yandex.ru

**Spatio-temporal dynamics of the clutch size in larid birds (Laridae) on islands of Tendra Bay of Black Sea (South Ukraine). - A.G. Rudenko. - Berkut. 24 (1). 2015.** - We studied the long-term dynamics of clutch size in the Black Sea Biosphere Reserve on example of four species: Pontic Gull, Mediterranean Gull, Slender-billed Gull and Sandwich Tern. The mean sizes of clutches during the periods of relative stability of nesting (1989–1999) and depression of number (2000–2008) were analyzed. Purposes of our research: to find out regularity of change of potential fruitfulness of the species nesting on islands various by origin, in the conditions of difficult polyspecific settlements of birds; to define dependence of the average clutch size on density of nesting, total number of breeding population, terms of egg laying and influence of other ecological factors. For the studied species, the period of decrease in the size clutches in comparison with 1970 – the middle of 1980s was fixed since 1989–1992. This tendency continued in the next years. Mean clutch size was the lowest during the last years of study (2004–2008). According to obtained data, the Pontic Gull had the stable and large clutch size during the long period. It did not depend on the nesting density and the total number of breeding birds. The clutch size in the Mediterranean Gull was stable during the short time period but it decreased in longer space and very depended on the number of local breeding population. Clutch sizes of Slender-billed Gull and Sandwich Tern were unstable. This parameter in Mediterranean Gull and Sandwich Tern did not depend on density of separate colonies but correlated positively with the number of local population. In the Slender-billed Gull the clutch size increased with the rise in density of colonies. There were differences between clutch sizes on of alluvial and continental islands. The obtained data give the chance to draw conclusions on necessity of apply to actions for strengthening of protection of colonial birds on islands, to elimination of all threats and the negative factors influencing potential and general fruitfulness of birds. [Russian].

**Key words:** Black Sea Biosphere Reserve, breeding, colony, number dynamics, nesting density.

Многолетнюю динамику величины кладки изучали в Черноморском биосферном заповеднике на примере четырех модельных видов: хохотунья, черноголовая чайка, морской голубок и пестроногая крачка. Проанализированы средние размеры кладок в периоды относительной стабильности (1989–1999 гг.) и депрессии (2000–2008 гг.) численности видов. С 1989–1992 гг. у чайковых птиц отмечается снижение величины кладки по сравнению с 1970-ми – серединой 1980-х гг. В последующие годы эта тенденция усиливается у всех изученных видов. Самой низкой она оставалась в последние годы исследований (2004–2008 гг.). По полученным данным, у хохотуньи стабильная и высокая величина кладки остается на протяжении длительного периода, она не зависит от плотности колоний и общей численности гнездящихся птиц. У черноголовой чайки на коротком промежутке времени величина кладки была стабильной, а на более длительном – сокращающейся, сильно зависящей от численности локальной гнездовой популяции. У морской голубки и пестроногой крачки величина кладки нестабильна как на коротком промежутке времени, так и в течение нескольких десятилетий. Величина кладки у черноголовой чайки и пестроногой крачки не зависит от плотности отдельных колоний, но положительно коррелирует с численностью локальной гнездовой популяции. У морской голубки размер кладки увеличивается с повышением плотности колоний. Данные, полученные в результате длительного мониторинга, дают возможность прогнозировать динамику изменения величины кладки массовых видов, разрабатывать биотехнические мероприятия по поддержанию условий, при которых средний размер кладки чайковых птиц является оптимальным, а потенциальная и общая плодовитость птиц – высокой.

**Ключевые слова:** Черноморский биосферный заповедник, гнездование, колония, динамика численности, плотность гнездования.

### Введение

Величина (размер) кладки определяется количеством яиц в одной полной кладке при каждом гнездовании птиц и является потенциальной плодовитостью вида. В эволюционном аспекте величина кладки представляет собой видоспецифический признак, характеризующий историческое развитие вида в сочетании с влиянием окружающей среды и взаимодействием с ней (Паевский, 1985).

В 1947 г. опубликована работа Д. Лэка (Lack, 1947), в которой он выдвинул гипотезу, что величина кладки вида ограничивается способностью родителей прокормить потомство. Предположение, что величина кладки у птенцовых птиц определяется количеством птенцов, которое они могут выкормить, а у выводковых – количеством пищи, поедаемой самкой перед откладкой яиц (Лэк, 1957), послужило толчком многосторонних исследований и многочисленных публикаций по вопросам детерминирования потенциальной плодовитости у птиц и факторов, влияющих на данный феномен. Появилось несколько обобщающих, серьезных сводок, которые были опубликованы во второй половине XX в. (Lack, 1967; Klomp,

1970; Winkler, Walters, 1983; Паевский, 1985; Haywood, 1993; Monaghan, Nager, 1997 и др.). В данных работах были изложены основные терминологические понятия, проанализированы все имеющиеся гипотезы, определены модели вариаций величины кладки, а также описаны все зафиксированные факторы, ее лимитирующие (физиологические, поведенческие, инкубационная способность видов, влияние хищничества, связь с кормовыми ресурсами и др.). Кроме того, исследовались географические и сезонные тренды величины кладки у птиц. Прошло почти 70 лет после выхода в свет работы Д. Лэка (1947), а исследования не прекращаются, что подтверждает практическое и теоретическое значение данной темы.

Для представленного сообщения особое значение в огромном пласте научных сведений о величине кладки имеют работы, посвященные семейству Чайковых (Laridae). Эти работы были выполнены, в основном, в Северной Америке, Западной Европе и Японии. Их тематика охватывает все направления проблематики величины кладки у птиц. Работ так много, что анализ хотя бы части из них занял бы большой объем. Такой задачи в рамках этой статьи мы не ставили и определили лишь некоторые

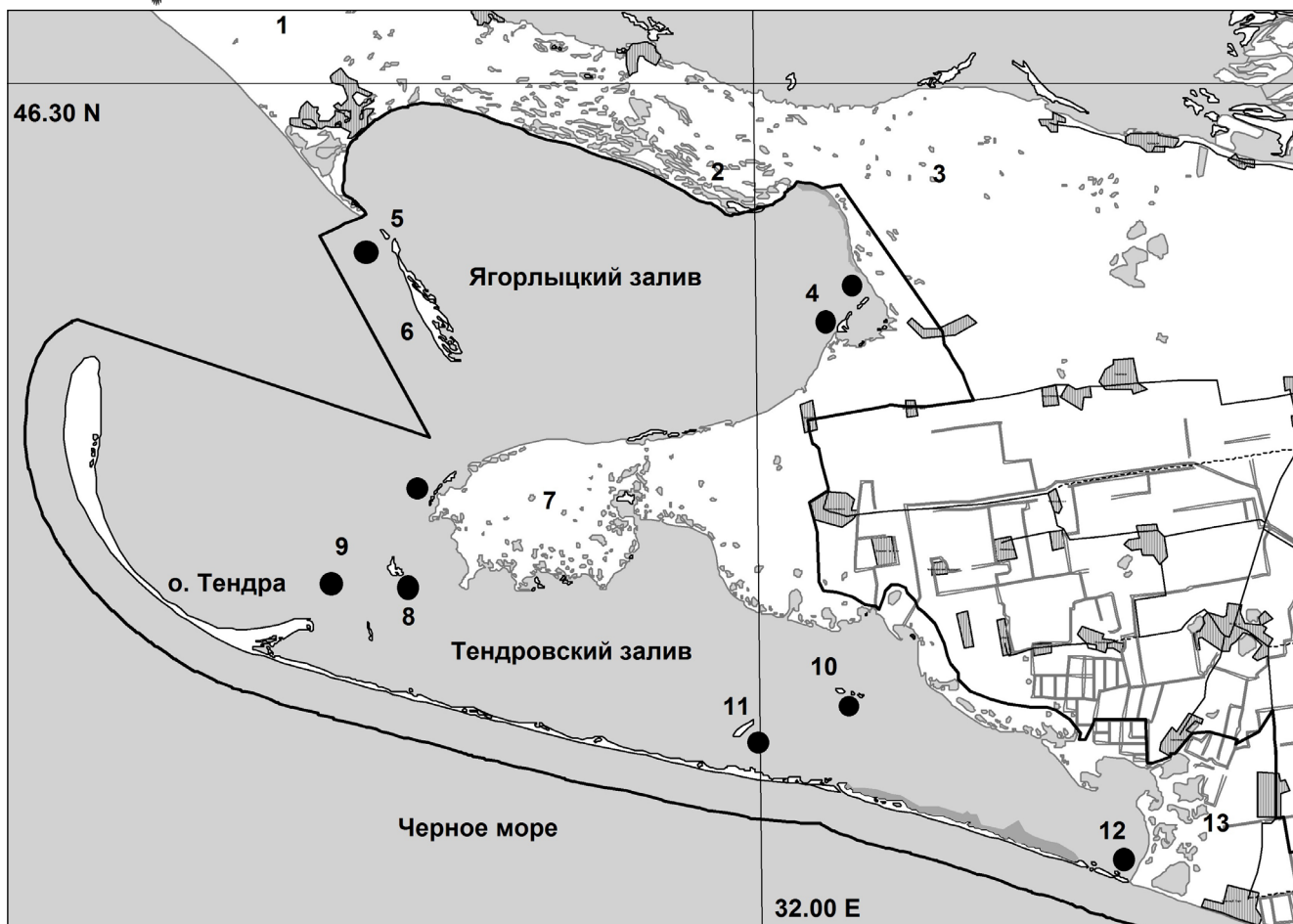


Рис. 1. Схематическая карта Черноморского биосферного заповедника и места гнездования чайковых птиц (1989–2008 гг.). 1, 2, 3, 7 и 13 – материковые участки Черноморского биосферного заповедника, 4 – Конские острова, 5 – о. Круглый, 6 – о. Долгий, 8 – о. Орлов, 9 – Новые острова, 10 – о. Бабин, 11 – о. Смаленый, 12 – Потиевские острова; ● – места гнездования чайковых птиц.

Fig. 1. Map-diagram of the Black Sea Biosphere Reserve and nesting places of larid birds.

1, 2, 3, 7, 13 – continental plots of the Black Sea Biosphere Reserve, 4 – Konsky islands, 5 – Kruglyj island, 6 – Dolgyj island, 8 – Orlov island, 9 – New islands, 10 – Babin island, 11 – Smaleny island, 12 – Potyevsky islets; ● – nesting places of larid birds.

общие направления исследований по изучению величины кладки у чайковых птиц, которые, как нам кажется, наиболее полно отражают исследования на рубеже XX и XXI вв. Среди них:

1. Размер кладки как фактор влияния на успешность и продолжительность инкубации (Beer, 1965; Coulter, 1973; Reid, 1987, 1988; Takahashi et al., 1999; Niizuma et al., 2005; Kim et al., 2010 и др.).

2. Вариации размера кладки как адаптация, связанная с влиянием хищничества (Safriel, 1975; Kamaza et al., 2010; Travers et al., 2010; Hořák et al., 2011).

3. Размеры кладки и ее зависимость от состояния (качества) окружающей среды, а именно температуры моря или океана вблизи островов гнездования, состояния кормовой базы (Lack, 1967; Perrins, 1970; Ashole, 1971; Winkler, 1985; Monaghan, Nager, 1997; Monaghan et al., 1998; Hipfner, 2012 и др.).

4. Связь размера кладки с физиологическим и возрастным состоянием отдельных особей чаек, их выживание в зависимости от репродуктивного усилия, способность к повторным и супернормальным кладкам (Сабиневский,

1958; Юргенсон, 1966; Coulter, 1973; Vermeer, 1973; Conover, 1984; Pugesek, 1987; Reid, 1987, 1988; Hebert, Barclay, 1988; Price, Liou, 1989; Tuomi, 1990; Pyle et al., 1991; Blount et al., 2004; Ramires et al., 2011 и др.).

5. Сезонные и годовые вариации размера кладок, зависимость их от плотности гнездования и размера популяции (Harris, 1969; Morris, Haumes, 1977; Рощевский, Лаухина, 1980; Loman, 1982; Ардамацкая, 1985; Быкова, 1986; Reid, 1987; Руденко, 1993; Hořák et al., 2011 и др.).

Это далеко не полный перечень публикаций, отражающих гипотезы, теории и практические знания, имеющие отношения к феномену величины кладки у чайковых. В литературных источниках есть немало данных и по Азово-Черноморскому региону. Первые сведения по Черноморскому заповеднику представлены в работах М.И. Клименко (1950) и А.Б. Кистяковского (1957). Сравнительный анализ средних размеров кладок из разных точек региона сделан в работах В.Д. Сιοихина (1980), В.А. Зубакина (1976, 1988) и Т.Б. Ардамацкой (1988а, 1988б, 1988в).

Наши аргументы в пользу написания данной статьи при наличии огромного количества публикаций такие.



В зарубежной литературе практически нет материалов данной тематики по видам чайковых птиц, гнездящихся на юге Украины. Недостаточно их и в отечественной литературе и в работах из стран ближнего зарубежья. Мало публикаций по многолетним и сезонным вариациям, территориальным особенностям величины кладки. Некоторые данные есть в работах, относящихся к Каспийскому региону (Гаузер, 1983; Зыкова, 1983). Нами (Руденко, 1993, 2010) выяснились изменения величины кладки в экологических условиях отдельных островов Тендровского залива, определялась ее динамика по годам и зависимость размеров кладки от плотности отдельных колоний и общей численности гнездящихся птиц, сроков появления яиц в основных и повторных кладках. Однако большая часть материала не была опубликована. К тому же, многочисленными исследователями величина кладки у чайковых птиц не рассматривалась как параметр состояния гнездовой локальной популяции, динамика которого может дать ответ на прогноз будущего видов. Кроме того, собран и проанализирован обширный, многолетний материал, который можно будет использовать на конкретной территории при необходимости принятия мер по охране массовых гнездовых поселений традиционно гнездящихся на юге Украины чайковых птиц. И последний аргумент. Учитывая повсеместное ухудшение экологических условий в местах гнездования и снижения в настоящее время экономических возможностей природоохранных организаций, повторить подобные стационарные исследования будет трудно.

### Материал и методика

Систематический мониторинг среднего размера кладок чайковых птиц проводился на островах Тендровского залива Черного моря (Черноморский биосферный заповедник НАН Украины) с 1989 по 2008 г. (рис. 1). В 2009–2010 гг. велись уже только эпизодические наблюдения.

Острова по своему происхождению делятся на материковые (останцы коренной суши) и аккумулятивные или аллювиальные (Зенкович, 1958; Правоторов, 1967; Григорьев, Пупков, 1977). Площадь островов составляет от 2–4 га (Потиевские и Новые), 6–8 га (Бабин и Смаленый) до 28 га (Орлов). Остров Смаленый часто считают аллювиальным, хотя в восточной части он имеет остатки материкового материала (Сабиневский, 1959). Кроме того, его размеры, гнездование на нем крупных поливидовых колоний птиц, что сходно с островами материкового происхождения, позволили нам анализировать данные, полученные здесь, вместе с двумя другими крупными островами – Бабин и Орлов.

Многолетнюю величину кладки чайковых птиц и ее пространственно-временную динамику изучали на примере четырех видов:



Фото 1. О-в Смаленый. 8.11.2010 г. Здесь и далее фото автора.  
Photo 1. Smaleny island in the Tendra Bay.

хохотунья (*Larus cachinnans*), черноголовая чайка (*L. melanocephalus*), морской голубок (*L. genei*) и пестроносая крачка (*Thalasseus sandvicensis*). Эти виды близки в филогенетическом отношении, являются древними коренными обитателями европейского морского побережья (Воинственский, 1960), наиболее многочисленны в орнитоценозах островов. Они формируют колониальные поселения птиц на островах Тендровского залива и играют роль экологических доминантов в них.

Материал по средней величине кладки собран на островах Бабин и Смаленый в контрольных колониях черноголовой чайки (фото 1, 2), морского голубка и пестроносой крачки, а также на Новых островах и о. Орлов на контрольных площадках в колониях хохотуньи, морского голубка и пестроносой крачки. На Потиевских и Новых островах проводились работы по сбору данных в колониях черноголовой чайки, морского голубка и пестроносой крачки в те годы, когда они там гнездились.



Фото 2. Колония черноголовой чайки на о. Смаленый. 20.06.2008 г.  
Photo 2. Colony of the Mediterranean Gull on Smaleny island.

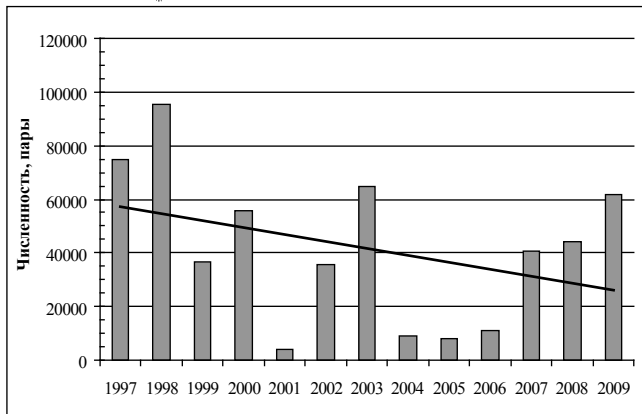


Рис. 2. Динамика численности колониальных птиц, гнездящихся на островах Тендровского залива в 1990–2000-х гг.  
Fig. 2. Number dynamics of colonial birds nested on islands of the Tendra Bay in 1990–2000s.

На протяжении указанных лет исследований на островах велись биотехнические мероприятия, утвержденные Научно-техническим советом Черноморского биосферного заповедника, которые предшествовали сбору материала по среднему размеру кладки чайковых птиц. Суть данных мероприятий заключалась в следующем. Создавались условия наиболее полной изоляции поселений островов Бабин и Смаленый (базового места гнездования массовых колониальных видов) от гнездования чайки-хохотуньи. Это было обусловлено деструктивной ролью данного вида в поселениях других, более мелких птиц, таких, как черноголовая чайка, которая как вид, очевидно, формировалась в условиях комфорта (Зубакин, 1976) и негативно реагирует на присутствие рядом крупных видов чайковых, таких, как хохотунья (Ардамацкая, 1992в; Руденко, 1992а). Целью указанных мероприятий было снижение хищничества хохотуньи до минимума, поэтому на островах Бабин и Смаленый этому виду не давали гнездиться. На островах Потиевских и Новых, которые были резервным местом гнездования для всех видов, такие мероприятия не проводились. Численность хохотуньи на о. Орлов, где первые ее гнезда появились в 1987 г., начали ограничивать с 1992 г. путем сбора яиц. С 1995 г., в связи с началом гнездования здесь розового пеликана (*Pelecanus onocrotalus*), от биотехнических мероприятий отказались. Для пеликанов создавались благоприятные условия гнездования, исключая малейший фактор беспокойства.

Под средней величиной кладки мы понимаем итоговый результат, включающий как плодовитость (первоначальное количество отложенных яиц в кладке), так и хищничество или другие воздействия на кладку в течение каждого гнездового периода (Charnov, Krebs 1974; Зубакин, 1976). Для корректного определения параметров все сборы по величине кладки проводились в основном в одни и те же сроки для каждого отдельного вида. При этом принимались во внимание все гнезда, которые находились на контрольной колонии или площадке. Подсчеты яиц в кладках проводились в соответствии с фенологическими параметрами видов. Для хохотуньи, которая начинает гнездиться раньше других птиц, средняя многолетняя дата сбора данных

на контрольных площадках составляла  $9.04 \pm 4,9$  ( $n = 12$  лет), через неделю после откладки яиц, в конце первой или начале второй декады апреля. Для остальных трех видов эти сроки совпадали. Сбор материала проводился в первых числах третьей декады июня, в среднем  $21.06 \pm 2,7$  ( $n = 18$  лет) на островах Бабин и Смаленый и  $19.06 \pm 2,6$  ( $n = 10$  лет) на аллювиальных (наносных) островах. Это даты последних дней насиживания, перед вылуплением или начальной стадии вылупления.

Плотность гнездования у массовых видов, образующих крупные колонии, определялась как среднее число гнезд на  $1 \text{ м}^2$ , а у хохотуньи, колонии которой носят диффузный характер, – количество гнезд на 1 га (Руденко, 2012).

Проведен анализ и определены средние размеры более 18 тысяч кладок всех четырех видов. Из них хохотуньи – 1099, черноголовой чайки – 3186, морского голубка – 5412, пестроносым крачки – 8651. Данные по среднему размеру кладки у хохотуньи были получены до момента проведения биотехнических мероприятий и отражали естественные возможности яйцекладки в данной местности.

Собранный материал обработан по общепринятым методикам вариационной статистики (Деркач, 1963; Ивантер, 1979; Ивантер, Коросов, 2010) на компьютере с использованием программы Microsoft Excel. Для выяснения достоверности различий полученных данных использовался критерий Стьюдента ( $t$ ).

### Результаты и обсуждение

Численность доминирующих видов чайковых птиц, гнездящихся на островах, на протяжении длительного периода функционирования колониальных поселений изменялась по-разному. По данным Т.Б. Ардамацкой (1992а, 1992б), она росла темпом от умеренного в 1950–1960-х гг. до стремительного в 1970–1980-х гг. Но уже в конце 1980-х – начале 1990-х гг., по сравнению с 1984 г., численность их уменьшилась в пять раз. Мы связываем это со сходством динамики общей численности чайковых птиц и численности отдельных видов с характерной для нее цикличностью. Рост численности доминирующих видов, наблюдавшийся в конце 1980-х гг., уже не был заметен в начале 1990-х гг. (Руденко, 1993). Тем не менее, конец 1980-х гг. и 1990-е гг. можно назвать периодом стабильного гнездования чайковых птиц. Депрессионные процессы, связанные с сокращением общей численности и изменением в структуре поселений колониальных видов, наметились только к середине 1990-х гг. и в полной мере оформились в 2000-х гг. (Яремченко, Руденко, 2003; Руденко, Яремченко, 2007).

Для лучшего понимания этой информации мы приводим данные по численности чайковых птиц (рис. 2), гнездившихся на островах Тендровского залива в период наших исследований (Rudenko, Yaremchenko, 2000; Руденко, 2013). В зависимости от состояния орнитокомплексов изменялись и репродуктивные показатели изучаемых видов, в том числе и размеры кладок. В связи с этим, в данной работе сравниваются показатели средних размеров величины кладки чайковых птиц двух периодов: стабильной численности (конец 1980-х – 1990-е гг.) и



депрессии с изменением структуры колониальных поселений (2000-е гг.).

### Размеры кладок в период стабильной численности (1990-е гг.)

В 1990-е гг. средний размер кладок птиц рода *Larus* в целом по Черноморскому заповеднику еще имел близкие к 1980-м гг. значения, хотя и был несколько ниже. Что же касается пестроносой крачки, то в 1990-х гг., по сравнению с предыдущим периодом, у вида наблюдалась редукция среднего размера кладки до 1,3 яиц/гнездо, что характерно и для Каспийского региона (Гаузер, 1981). Наибольший размер кладки был у хохотуньи. Морской голубок и черноголовая чайка имели сходные параметры среднего размера кладки (табл. 1).

Доля однойяйцовых и четырехяйцовых кладок для всех видов чаек была невелика (табл. 2). Минимальна она у чайки-хохотуньи. У черноголовой чайки и морского голубка гнезда с 4 яйцами встречались крайне редко. Доля кладок с одним яйцом у этих видов была примерно равной. Наиболее часто встречались кладки из 3 яиц у чайки-хохотуньи. У черноголовой чайки доля кладок из 2 и 3 яиц была одинаковой, а у морского голубка число кладок с двумя яйцами преобладало.

У пестроносой крачки число гнезд с одним яйцом составляло 90,8% и 8,7% – из 2 яиц. Гнезда с тремя яйцами встречались крайне редко – 0,5%. При сравнении наших материалов с данными Т.Б. Ардамацкой (1984, 1988а, 1988б, 1988в) оказывается, что в 1970-е гг. и до середины 1980-х гг. для черноголовой чайки, как и для морского голубка, было обычным преобладание полных кладок из 3 яиц (75,0% и 93,2% соответственно). Число кладок с 2 яйцами было крайне мало.

Подобная ситуация характерна и для пестроносой крачки. Средняя величина кладки была около 1,8 яиц. Колонии содержали 46,1% кладок из 2 и 1,1% из 3 яиц.

Таким образом, уже к началу 1990-х гг. и, возможно, в конце 1980-х гг. наметились изменения не только в

численности колониальных птиц, но и в репродуктивных показателях. Однако период депрессии у колониальных видов начался позже и в разные сроки. Численность хохотуньи продолжала расти, а вот у массовых видов чайковых, доминантов островного комплекса, начались негативные процессы в численности уже в конце 1980-х гг. Возможные пусковые механизмы таких причин, скорее всего, лежат в плоскости социальных отношений самих чайковых птиц, вызванных не только экологическими, но и антропогенными факторами, описанными в наших работах (Руденко, 1992б, 2012).

### Размеры кладок в период сокращения численности (2000-е гг.)

В 2000-х гг. на островах Тендровского залива сформировалась новая структура колониальных поселений, что стало одной из причин уменьшения репродуктивных показателей и депрессии численности чайковых птиц. Среди отрицательных факторов, появившихся в конце 1990-х – начале 2000-х гг., можно отметить наиболее существенные – изменение условий гнездования (начало разрушения островов), появление новых видов, что повлекло за собой перераспределение поселений в пределах островов, изменение растительных ассоциаций и территориальная конкуренция. Отмечены сильные факторы беспокойства как биотического (посещение островов хищными млекопитающими), так и антропогенного происхождения (браконьерство, пожары, нелегальный туризм) (Яремченко, Руденко, 2003; Руденко, Яремченко, 2007). Все эти отрицательные факторы привели к резкому сокращению численности чайковых птиц. В период с 2004 по 2006 гг. массовые виды (черноголовая чайка, морской голубок и пестроносая крачка) хотя и делали попытки гнездиться, но вынуждены были покинуть острова из-за неблагоприятных условий. Это привело к сокращению размеров кладки у всех видов (см. табл. 1). Величина клад-

Таблица 2

Встречаемость кладок разных размеров у чайковых птиц, гнездящихся на островах Тендровского залива в 1990–2000-е гг.  
Occurrence of clutches of different sizes in larid birds nesting on islands of the Tendra Bay in 1990s and 2000s

Вид	Число кладок	Доля кладок с разным числом яиц, %			
		1	2	3	4
<b>1990-е гг.</b>					
<i>Larus cachinnans</i>	140	4,3	22,1	72,1	1,4
<i>L. melanocephalus</i>	326	19,0	40,5	40,2	0,3
<i>L. genei</i>	800	22,8	47,0	29,6	0,5
<i>Thalasseus sandvicensis</i>	404	90,8	8,7	0,5	–
<b>2000-е гг.</b>					
<i>Larus cachinnans</i>	660	17,5	43,7	38,8	–
<i>L. melanocephalus</i>	298	28,1	43,4	28,5	–
<i>L. genei</i>	441	13,1	50,7	34,9	1,3
<i>Thalasseus sandvicensis</i>	1130	82,2	16,5	1,3	–

Таблица 1

Средняя многолетняя величина кладки чайковых птиц, гнездящихся на островах Тендровского залива в 1990–2000-е гг.

Long-term average clutch sizes of larid birds nesting on islands of the Tendra Bay in 1990s and 2000s

Вид	n	M ± m	CV, %
<b>1990-е гг.</b>			
<i>Larus cachinnans</i>	439	2,56 ± 0,09	7,7
<i>L. melanocephalus</i>	2888	2,02 ± 0,06	16,7
<i>L. genei</i>	4971	2,13 ± 0,06	19,1
<i>Thalasseus sandvicensis</i>	7521	1,32 ± 0,03	17,8
<b>2000-е гг.</b>			
<i>Larus cachinnans</i>	660	2,24 ± 0,19	15,4
<i>L. melanocephalus</i>	298	1,75 ± 1,06	69,2
<i>L. genei</i>	441	1,40 ± 1,15	73,1
<i>Thalasseus sandvicensis</i>	1130	1,10 ± 0,59	37,1



Таблица 3

Территориальные особенности величины кладки чайковых птиц в 1990-х гг.

Territorial features of clutch sizes in larid birds in 1990s

Вид	Кол-во кладок (n)	Средняя величина кладки (M ± m)	CV, %
<b>Всего по Тендровскому заливу</b> <b>Total in the Tendra Bay</b>			
<i>Larus cachinnans</i>	180	2,56 ± 0,05	24,5
<i>L. melanocephalus</i>	2888	2,02 ± 0,06	16,7
<i>L. genei</i>	4971	2,13 ± 0,06	19,1
<i>Thalasseus sandvicensis</i>	7521	1,32 ± 0,03	17,8
<b>Материковые острова Тендровского залива</b> <b>Continental islands of the Tendra Bay</b>			
<i>Larus cachinnans</i>	73	2,77 ± 0,06	16,5
<i>L. melanocephalus</i>	1391	2,00 ± 0,07	15,3
<i>L. genei</i>	3209	2,05 ± 0,09	22,5
<i>Thalasseus sandvicensis</i>	3277	1,25 ± 0,04	15,9
<b>Аллювиальные острова Тендровского залива</b> <b>Alluvial islands of Tendra Bay</b>			
<i>Larus cachinnans</i>	107	2,47 ± 0,06	26,9
<i>L. melanocephalus</i>	1497	2,08 ± 0,13	19,6
<i>L. genei</i>	1762	2,26 ± 0,06	11,3
<i>Thalasseus sandvicensis</i>	4244	1,40 ± 0,05	17,7

ки периода нестабильности гнездования была достоверно ниже периода 1990-х гг. практически у всех видов. Средняя величина кладки пестроносой крачки уменьшилась почти вдвое, резко изменилась она у морского голубка (в 1,4 раза, в 1,5 раза – у черноголовой чайки. Меньшей стала величина кладки и у хохотуньи, хотя мы связываем это с частичным регулированием ее численности. В целом, наблюдается снижение размера кладок на 15,7–40,0% от среднего размера в 1990-е гг.

Соотношение частоты встречаемости кладок разных размеров в 2000-х гг. также имело свои особенности. У облигатно-колониальных видов (Зубакин, 1976) морского голубка и пестроносой крачки возросло число кладок с 2 и 3 яйцами. Заметно чаще начали встречаться кладки с 4 яйцами у морского голубка (1,3%) и, особенно, с 3 яйцами у пестроносой крачки (1,3%), что на протяжении десятилетий не наблюдалось. Причина такого соотношения яиц в кладках до конца не ясна. Можно предположить, что экологическая ситуация для этих видов улучшилась (ослабление территориальной конкуренции и хищничества со стороны черноголовой чайки), и птицы пытались восполнить резерв популяции большим количеством особей и сократить дефицит численности за годы, когда они не гнездились (Wynne-Edwards, 1962). Не исключаем, что кормовые условия для этих видов улучшились. Объяснить это можно включением адаптивных модифицирующих факторов, когда можно отложить больше яиц в годы с возможным успешным выкармливанием более крупных выводков (Лэк, 1957). Возможны и более экзотические версии причин роста числа яиц в кладках чайковых птиц, такие, как увеличение в гнездящихся популяциях пар из

двух самок или полигинных пар, это может быть спровоцировано сильным загрязнением среды обитания хлороорганическими веществами, и другие факторы (Conover, 1984; Betleja et al., 2007). Этот феномен в условиях островов Тендровского залива необходимо дополнительно исследовать.

У факультативно-колониальной и гнездящейся с высокой плотностью черноголовой чайки (фото 2), наоборот, уменьшилось число кладок с 3 яйцами и увеличилось их количество с 1–2 яйцами. Тут, скорее всего, возрастание хищничества со стороны хохотуньи, серых цапель (*Ardea cinerea*) играет особую роль. Вторая, не менее важная и, возможно, основная причина, которую можно предположить – это формирование повторных колоний и кладок, либо более позднее гнездование, что в условиях нестабильности гнездовых поселений 2000-х гг. особенно характерно было для данного вида. Черноголовая чайка часто покидала острова, начав кладку, а иногда и не приступив к ней, и возвращалась обратно спустя неделю или больше. Известно, что в случаях повторного гнездования происходит сокращение размера кладок (Harris, 1969; Lemmetyinen, 1973, цит. по: Рощевский, Лаухина, 1980; Reid, 1987).

#### Территориальные особенности средней величины кладки

Размер кладки хохотуньи существенно различается по отдельным островам (табл. 3). На островах намывного происхождения она достоверно меньше, чем на материковых ( $t = 3,15$ ;  $p < 0,001$ ). Связано это, прежде всего, с тем, что намывные острова, как субоптимальные места гнездования, занимают в основном молодыми особями или птицами, потерявшими первую кладку, например, после регуляции численности. Для черноголовой чайки характерна низкая вариабельность величины кладки на намывных и материковых островах, различия между островами статистически не достоверны. Объясняется это большой синхронностью яйцекладки у данного вида и малым количеством повторных кладок (Ардамацкая, 1988а). Имеет, очевидно, значение и расстояние от острова, на котором птицы гнездятся, до материка, где они добывают корм. Хотя данное предположение для черноголовой чайки необходимо дополнительно проверить. У морского голубка величина кладок на материковых и намывных островах достоверно не различается. Территория намывных островов привлекала его и в стабильный период гнездования. Этот вид находил здесь характерный для него биотоп – песчаные открытые площади с изреженной растительностью. В отличие от других видов, которые занимают намывные острова в последнюю очередь (черноголовая чайка, хохотунья), морской голубок может занимать их с ранней весны. Такие ранние колонии имеют высокую плотность и большой размер кладки. Для данного вида, добывающего корм в водах залива в непосредственной близости от колоний, скорее всего не



имеет значение ни площадь островов, ни их удаленность от материка. Размер кладки пестроносой крачки не имеет статистически достоверных различий на разных по происхождению островах. Различия же по материковым останцам существуют. Число откладываемых яиц на о. Орлов больше, чем на островах Бабин и Смаленый ( $t = 5,4$  и  $t = 6,0$  соответственно;  $p < 0,001$ ). Возможно, что здесь играет роль бóльшая площадь о. Орлов, где колонии пестроносой крачки могут быть более обособленными и не подвергаться социальному прессу со стороны других многочисленных видов.

В период 1990–2000-х гг. территория гнездования массовых видов сузилась до двух островов Бабина и Смаленого, расположенных в центральной части Тендровского залива. О. Орлов стал местом гнездования хохотуньи, большого баклана (*Phalacrocorax carbo*), розового пеликана, малой белой (*Egretta garzetta*) и серой цапель, речной крачки (*Sterna hirundo*). И только в отдельные годы (2000, 2002 и 2007) здесь гнездились массовые виды. Птицы практически перестали занимать острова аллювиального происхождения. По сравнению с 1990–1999 гг., в 2000-х гг. средний размер кладки на материковых островах у хохотуньи снизился с 2,4 до 2,2, у черноголовой чайки – с 2,0 до 1,7, у морского голубка с 2,1 до 1,7 яиц на гнездо. В годы, когда птицы гнездились на о. Орлов, средний размер кладки в отдельных колониях был выше, чем на островах Бабин и Смаленый у черноголовой чайки (2,3 и 2,2 соответственно) и пестроносой крачки (1,4 и 1,0), у морского голубка – ниже (1,7–1,9) (Руденко, Яремченко, 2000, 2002).

#### Многолетняя динамика величины кладки

В исследуемом регионе наиболее выраженными оказались многолетние изменения величины кладки (табл. 4). Как отмечалось выше, к моменту начала наших наблюдений (с 1989 г.) величина кладки у всех видов снизилась. Изменения в 1989–1999 гг. имеют свои особенности. У черноголовой чайки величина кладки колебалась от 1,7 в 1990 г. до 2,4 яиц в 1998 г. В указанный период величина кладки была несколько меньше в 1990–1993 гг., что связано с нестабильностью гнездования, особенно в 1993 г., когда этот вид, приступив к гнездованию, вдруг покинул острова. На протяжении 5-летнего периода (1994–1998 гг.) величина кладки черноголовой чайки оставалась стабильной. В 2000–2008 гг. снова наступает период пульсации. В это время средняя величина кладки изменяется от 0,0 (2001 и 2006 гг.), когда гнезда были полностью разрушены хищниками, до 2,2–2,3 (2000 г., 2007–2008 гг.) при благоприятных условиях гнездования. Таким образом, при относительной стабильности (слабый пресс хищников, благоприятные погодные условия и хорошая кормовая база), величина кладки у черноголовой чайки близка к оптимальной (3 яйца), что подчеркивает важность для вида минимизации влияния отрицательных факторов, действующих в период гнездования.

У морского голубка средний размер кладок возрастал с 1989 г. по 1998 г. Наименьшим он был в 1990

г. – 1,9, максимальным в 1996 г. – 2,7. В 1992–1998 гг. величина кладки была стабильной и относительно высокой. С 1999 г. начинается ее постепенное снижение.

Численность хохотуньи на островах Тендровского залива начали ограничивать с 1992 г. путем сбора яиц. На островах Бабин и Смаленый этому виду вообще не давали гнездиться. Из-за биотехнических мероприятий средний размер кладки у хохотуньи, даже в контрольных гнездах, имеет тенденцию к уменьшению.

Для пестроносой крачки характерно сокращение величины кладки по сравнению с 1989 г. Это можно объяснить тем, что в последние годы она приступает к гнездованию позже на 15–20 дней по сравнению с обычными сроками. Только в 1993 г. и в 2002–2004 гг. средняя величина кладки была высокой. В эти годы не гнездилась черноголовая чайка, и для пестроносой крачки на островах складывались благоприятные условия. Отмечена слабая корреляционная зависимость между многолетней численностью черноголовой чайки и пестроносой крачки ( $r = 0,40$ ,  $p < 0,05$ ).

#### Средний размер кладки в повторных и поздних колониях

По данным Т.Б. Ардамацкой (1988а, 1988б, 1988в), яйцекладка у массовых чайковых птиц начинается обычно 1–10.05. В период наших наблюдений эти сроки смести-

Таблица 4

Динамика средней величины кладки чайковых птиц на островах Тендровского залива за 20 лет  
Dynamics of clutch sizes in larid birds on islands of Tendra Bay during 20 years

Год	Средняя величина кладки			
	<i>L. cachinnans</i>	<i>L. melanocephalus</i>	<i>L. genei</i>	<i>Th. sandvicensis</i>
1989	2,5	2,0	2,2	1,4
1990	2,6	1,7	1,9	1,2
1991	2,7	2,1	2,1	1,1
1992	2,4	2,0	2,4	1,2
1993	2,1	2,0	2,6	1,9
1994	2,6	2,3	2,1	1,3
1995	2,3	2,4	2,1	1,3
1996	2,6	2,3	2,7	1,0
1997	1,8	2,3	2,5	1,3
1998	2,4	2,4	2,5	1,2
1999	2,5	2,0	2,0	1,1
2000	2,3	2,2	2,7	1,1
2001	2,1	0,0	0,0	0,0
2002	2,1	2,1	1,7	2,2
2003	2,1	2,1	2,3	2,4
2004	2,6	2,6	0,0	1,9
2005	2,2	2,2	1,8	0,0
2006	2,4	0,0	0,0	0,0
2007	2,0	2,3	2,2	1,1
2008	2,4	2,3	2,1	1,3
<b>M ± m</b>	<b>2,33 ± 0,24</b>	<b>1,98 ± 0,70</b>	<b>1,91 ± 0,86</b>	<b>1,20 ± 0,24</b>

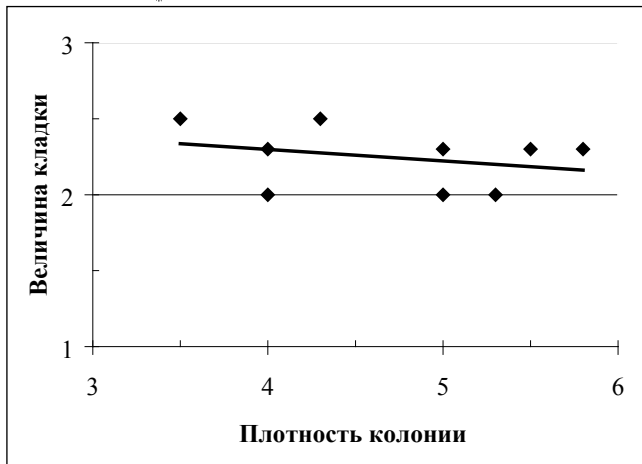


Рис. 3. Влияние плотности гнездования (гнезд/м<sup>2</sup>) на среднюю величину кладки у черноголовой чайки (n = 9 колоний (Rudenko, 1999),  $r = -0,09$ ).

Fig. 3. Influence of nesting density (nests/m<sup>2</sup>) on average clutch size of the Mediterranean Gull (n = 9 colonies (Rudenko, 1999),  $r = -0,09$ ).

лись на 10 дней, и первые яйца появлялись 10–20.05 (о. Смаленый – о. Бабин); что касается о. Орлов, то там они появляются еще позже. Такая зависимость позволяет согласиться с мнением о действии в данном случае условий зимовки птиц, определяющей энергетическую подготовленность к размножению (Лэк, 1957). Могут влиять и другие факторы: потеря первых кладок в других местах, плохие условия для начала гнездования (присутствие на островах четвероногих и пернатых хищников, другие факторы беспокойства).

Изменение величины кладки в наших условиях зависит от времени ее формирования. Размер кладки в возобновленных (повторных) кладках изучался у хохотуньи и морского голубка. Учитывая, что в поздних кладках меньше, по сравнению с нормальными, количество яиц (общеизвестный и хорошо изученный факт), мы своими результатами лишь подтверждаем его. Из 87 кладок, отложенных повторно хохотуньей, 38 (43,7%) содержали по 2 яйца, 46 (52,8%) – по 3 и 3 гнезда (3,4%) содержали по одному яйцу. Средний размер их оказался  $2,40 \pm 0,01$  ( $CV = 5,4\%$ ), что достоверно меньше основной кладки ( $t = 4,8$ ;  $p < 0,001$ ). Уменьшение общего объема возобновленных кладок мы объясняем, вслед за Дж. Лэком (1954, цит. по: Perrins, 1970), изменением экологической обстановки, в частности, кормовых условий, а также внутренним физиологическим механизмом, обеспечивающим нормальное состояние насиживающих птиц и социальной обстановкой внутри колоний.

Подобные результаты получены и для морского голубка. Величина кладки в поздних колониях колебалась от 1,3 до 2,2 яиц на гнездо. В среднем она составляла  $1,70 \pm 0,04$  ( $CV = 22,0\%$ ). Основную массу (60,8%) составляли кладки с 2 яйцами, 34,8% кладок содержали по 1 яйцу и только 4,3% – по 3 яйца. Подобные результаты отмечены для морского голубка и на Каспийском море (Гаузер и др., 2009), хотя здесь средняя величина кладки больше, чем в нашем случае.

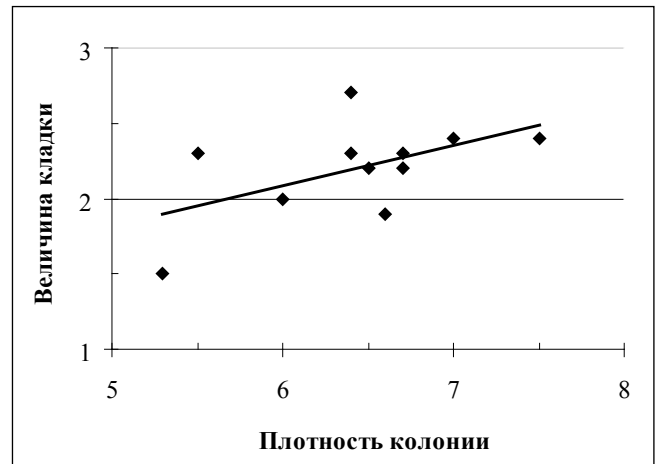


Рис. 4. Влияние плотности гнездования (гнезд/м<sup>2</sup>) на среднюю величину кладки у морского голубка (n = 11 колоний,  $r = 0,66$ ).

Fig. 4. Influence of nesting density (nests/m<sup>2</sup>) on average clutch sizes of the Slender-billed Gull (n = 11 colonies,  $r = 0,66$ ).

Уменьшение кладки в течение сезона размножения у чайковых птиц связывали также с гнездованием молодых птиц, кладки у которых всегда меньше (Лэк, 1957; Юргенсон, 1966). Однако, как доказано для чаек, возрастной состав популяций существенно не влияет на размер кладки (Паевский, 1985). Повторные кладки всегда меньше, что связано с физиологическим состоянием птиц (Pugesek, 1987; Reid, 1987).

В благоприятные годы возобновленные колонии не имеют, очевидно, большого значения для популяции. Но в случае значительной гибели первых кладок они являются основным вкладом в ее резерв. Это особенно важно для черноголовой чайки, как социального вида, который и покидает первые кладки, и формирует вторые очень синхронно.

#### Зависимость величины кладки от плотности гнездования и общей численности гнездящихся пар

Рассматривая проблемы потенциальной плодовитости у чайковых птиц на островах Тендровского залива, следует остановиться на зависимости величины кладки от плотности гнездования и общей численности модельных видов, так как существование или отсутствие такой зависимости могут дать представление об оптимальной структуре поселений и о состоянии изучаемых гнездовых популяций. Этот вопрос изучался в основном в 1990-е гг., однако полученные результаты не потеряли своей актуальности.

Изменение величины кладок при колебании плотности в отдельных колониях является важным признаком оптимальной плотности гнездования видов. Зависимость этих параметров изучали на трех видах чаек. У черноголовой чайки (рис. 3) величина кладки не коррелирует с плотностью в отдельных колониях и является устойчивым параметром ( $r = 0,09$ ). Таким образом, увеличение или уменьшение плотности колоний не влияет на потенциаль-



ную плодовитость данного вида. Сходные результаты получены и для хохотуньи в условиях островов Тендровского залива. С увеличением плотности ее гнездования размер кладки существенно не изменился ( $r = 0,04$ ). Однако, известны случаи для Каспийского региона, когда плотность гнездования у хохотуньи приводила к сокращению размера кладки (Зыкова, 1983). Но, справедливости ради, необходимо отметить, что размеры колоний и, вероятно, площади островов для формирования таких колоний, где получены подобные результаты, были значительно меньше, чем в нашем случае. Да и наблюдение ограничивалось только одним сезоном. Многие исследователи указывают, что при относительно постоянной экологической ситуации величина кладки для определенных популяций будет оставаться стабильной (Шураков, 1979; Евдокимов, 1980; Graves et al., 1984). Можно предположить, что экологическая ситуация для такого вида как хохотунья не меняется резко, что обуславливает стабильно высокую среднюю величину кладки. Связано это может быть и с кормовым оппортунизмом, что и делает обстановку для вида в целом благоприятной.

У морского голубка величина кладки имеет положительную корреляционную связь с плотностью в отдельных колониях ( $r = 0,66$ ) (рис. 4). Ее можно, на наш взгляд, объяснить социальными мотивами (Зубакин, 2015).

Поскольку нет зависимости между величиной кладки и плотностью отдельных колоний, для черноголовой чайки важно установить зависимость между размерами кладки и численностью гнездящейся популяции. Такая зависимость будет составлять один из аспектов соотношения уровней рождаемости и смертности. В настоящее время популяция черноголовой чайки находится в депрессии, численность ее сокращается, и величина кладки по сравнению с 1970-ми и 1990-ми гг. уменьшилась (Руденко, 2013). В случае, если существует корреляционная зависимость между общей численностью популяции данного вида и величиной кладки, то можно говорить о существенных нарушениях в структуре гнездящейся популяции, которые могут вести к необратимым последствиям. Для выяснения данного вопроса мы проанализировали данные 1989–1999 гг. и 2000–2008 гг. Уже в 1990-х гг. у данного вида существовала сильная положительная корреляция между численностью гнездящейся популяции и величиной кладки ( $r = 0,79$ ). В годы с меньшим средним размером кладки на заповедной территории гнездились меньшее число пар черноголовой чайки и наоборот. Мы это объясняем необходимостью для нормального гнездования этого вида сильной взаимной социальной стимуляции, побуждающей птиц к более интенсивному размножению. При низком числе гнездящихся пар такая стимуляция слабеет, и потенциальная плодовитость вида снижается. Это влечет за собой и сокращение общей продуктивности. В 2000-е гг. коэффициент корреляции стал еще большим ( $r = 0,94$ ). Таким образом, ситуация с данным видом стала еще тревожней, так как становится понятным, что для черноголовой чайки существует предел допустимой минимальной численности гнездящихся птиц, переходя который, вид может катастрофически и необратимо снизить свою численность на островах Тендровского залива, а значит и в целом по ареалу, так как

до настоящего времени эти острова оставались базовым местом гнездования популяции.

Для хохотуньи зависимость между общим числом гнездящихся птиц и величиной кладки не обнаружена на протяжении всего периода наблюдений.

У пестроносой крачки, как и у черноголовой чайки, величина кладки положительно коррелирует с общим числом размножающихся пар. Для данного вида также существует зависимость между общей потенциальной плодовитостью и численностью локальной популяции.

Для морского голубка эта зависимость в 1990-е гг. оказалась отрицательной ( $r = -0,68$ ). Величина кладки у него была положительно связана с плотностью отдельных колоний, но с увеличением общего числа гнездящихся пар она начинала снижаться. В условиях общей депрессии численности и нестабильного гнездования у морского голубка, как и у пестроносой крачки, средний размер кладки стал сильно зависеть от общей численности гнездящихся пар ( $r = 0,77$  и  $r = 0,65$  соответственно). Вероятно, тот период, когда появляется такая зависимость, нужно считать критической ситуацией для гнездящихся крупных группировок колониальных видов.

### Заключение

Динамика величины кладки у каждого отдельного вида чайковых птиц в условиях островов Тендровского залива Черного моря имеет свои особенности. У хохотуньи стабильная и высокая величина кладки остается на протяжении длительного периода, она не зависит от плотности колоний и общей численности гнездящихся птиц. На кратковременных этапах (4–5 лет) величина кладки стабильна у черноголовой чайки. У морского голубка она растет, у пестроносой крачки – снижается. У хохотуньи существует статистически достоверная разница между величиной кладки у птиц намывных и материковых (основных) островов, она больше на основных островах. Кладки, отложенные в более поздние сроки, достоверно меньше. Величина кладки у хохотуньи, черноголовой чайки и пестроносой крачки не зависит от плотности отдельных колоний, однако у двух последних видов она сильно положительно коррелирует с численностью локальной гнездовой популяции. У морского голубка плотность колоний играет положительную роль в размерах величины кладки. Чем плотнее колония, тем больше величина кладки. С общей численностью гнездящихся птиц величина кладки этого вида коррелирует отрицательно в стабильный период гнездования и положительно – при депрессии численности.

Таким образом, модельные виды чайковых птиц по размеру кладки как бы подразделяются на три категории. Первая – с относительно стабильной и высокой, не зависящей от плотности колоний и числа гнездящихся птиц, величиной кладки на протяжении длительного периода (хохотунья). Вторая категория, в которую можно отнести черноголовую чайку, имеющую на кратком промежутке времени стабильную величину кладки, а на более длительном отрезке сокращающуюся, сильно зависящую от численности локальной популяций. В третью категорию необходимо отнести морского голубка и пестроносую



крачку – виды с нестабильной величиной кладки как на коротком промежутке времени, так и в течение нескольких десятилетий.

Для изучаемой группы птиц период снижения размера кладок, по сравнению с 1970-ми – серединой 1980-х гг., зафиксирован уже в 1989–1992 гг. В последующие годы тенденция сокращения среднего размера кладок у всех изучаемых видов чайковых птиц усиливается. Наиболее низкой она была в 2004–2008 гг. Величина кладки у массовых видов чайковых птиц островов Тендровского залива в период депрессии численности начинает сильно зависеть от общего количества гнезд локальных популяций и приводит к снижению общего успеха гнездящихся птиц, сокращению общей численности популяций и к трудно возобновляемым потерям.

Полученные данные дают возможность сделать выводы о необходимости применения разработанных мероприятий по усилению охраны колониальных птиц на островах, устранению всех угроз и отрицательных факторов, влияющих на потенциальную и общую плодовитость чайковых птиц (Сабиневский, 1959; Ардамацкая, 1988а; Руденко, Яремченко, 2003; Руденко и др., 2003; Rudenko, 2007; Руденко, 2014).

### Благодарности

Автор выражает искреннюю благодарность д.б.н. Ю.В. Краснову (Мурманский морской биологический институт), к.б.н. В.А. Зубакину (Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН), к.б.н. В.Н. Грищенко (Каневский природный заповедник) за ценные советы при написании статьи и ее редактирование. С теплом и благодарностью вспоминаю к.б.н. Т.Б. Ардамацкую, которая многие годы была моим научным координатором. Невосполнимую потерю чувствую постоянно. Особую благодарность выражаю к.б.н. О.А. Яремченко за совместные работы на островах Тендровского залива, а также всем сотрудникам Черноморского биосферного заповедника, которые помогали при проведении учетов птиц.

### ЛИТЕРАТУРА

- Ардамацкая Т.Б. (1984): Гнездование утиных и ржанкообразных на островах Тендровского залива Черноморского заповедника. - Орнитология. М.: МГУ. 19: 41-49.
- Ардамацкая Т.Б. (1985): Поведение и степень агрессивности черноглазой чайки в моновидовых и смешанных колониях на островах Тендровского залива. - Теоретические аспекты колониальности у птиц. Мат-лы совещ. по теоретическим аспектам колониальности у птиц (16–18 октября 1984 г.). М.: Наука. 8-11.
- Ардамацкая Т.Б. (1988а): Морской голубок. - Колониальные гидрофильные птицы юга Украины. Ржанкообразные. К.: Наук. думка. 50-56.
- Ардамацкая Т.Б. (1988б): Пестроногая крачка. - Колониальные гидрофильные птицы юга Украины. Ржанкообразные. К.: Наук. думка. 71-78.
- Ардамацкая Т.Б. (1988в): Черноглавая чайка. - Колониальные гидрофильные птицы юга Украины. Ржанкообразные. К.: Наук. думка. 43-50.
- Ардамацкая Т.Б. (1992а): Изменение видового состава, численности и размещения островного орнитокомплекса Черноморского заповедника за 60 лет. - Природные комплексы Черноморского государственного биосферного заповедника. К. 110-121.
- Ардамацкая Т.Б. (1992б): Изменения в фауне и населении птиц Черноморского заповедника за время его существования. - Орнитологические исследования в заповедниках. М.: Наука. 44-57.
- Ардамацкая Т.Б. (1992в): Роль чайки хохотуньи в формировании островных орнитокомплексов Черноморского заповедника. - Серебристая чайка: распространение, систематика, экология. Ставрополь. 92-94.
- Быкова Л.П. (1986): Величина кладки, структура поселения и элиминация в период насиживания у сизой чайки в орнитологическом заказнике «Остров Туренец». - Гнездовая жизнь птиц. Пермь. 80-85.
- Войнственский М.А. (1960): Птицы степной полосы Европейской части СССР (современное состояние орнитофауны и ее происхождение). К.: Изд-во АН УССР. 1-292.
- Гаузер М.Е. (1981): Социально обусловленная смертность птенцов в колониях пестронозой крачки *Thalasseus sandvicensis* (Laridae) на островах Краснодарского залива. I. Общая характеристика ювенильной смертности и ее возможные причины. - Зоол. журн. 60 (4): 530-539.
- Гаузер М.Е. (1983): Адаптивная ценность различных типов колониального гнездования у чайковых при отсутствии пресса хищничества. - Колониальность у птиц: структура, функции, эволюция. Куйбышев. 121-143.
- Гаузер М.Е., Зыкова Л.Ю., Панов Е.Н. (2009): Социально обусловленная смертность птенцов у морского голубка (*Larus genei*, Laridae). I. Общий очерк биологии и поведенческие предпосылки массового инфантицида. - Зоол. журн. 88 (5): 564-572.
- Григорьев В.Ф., Пупков В.А. (1977): Донные беспозвоночные Ягорлыцкого и Тендровского заливов Черного моря. - Вестн. зоол. 2: 76-82.
- Деркач М.П. (1963): Элементы статистичної обробки результатів біологічного експерименту. Львів. 1-67.
- Евдокимов В.Д. (1980): О величине кладки и размерах яиц рябинника в разных биотопах. - Гнездовая жизнь птиц. Пермь. 80-82.
- Зенкович В.П. (1958): Берега Черного и Азовского морей. - Приднепровье и Западный Крым. М. 124-163.
- Зубакин В.А. (1976): Сравнительная экология колониального гнездования чайковых птиц. - Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 1-20.
- Зубакин В.А. (1988): Семейство Чайковые. - Птицы СССР. Чайковые. М.: Наука. 51-370.
- Зубакин В.А. (2015): Развитие колониальности в отряде Ржанкообразных. - XIV Междунар. орнитол. конф. Северной Евразии. Доклады. Алматы. 2: 282-303.
- Зыкова Л.Ю. (1983): Роль социальных факторов в репродуктивном поведении серебристой чайки (*Larus argentatus* Pontopp.). - Колониальность у птиц: структура, функции, эволюция. Куйбышев. 143-157.
- Ивантер Э.В. (1979): Основы практической биометрии. Петрозаводск. 1-93.
- Ивантер Э.В., Коросов А.В. (2010): Элементарная биометрия. Петрозаводск: ПетрГУ. 1-98.
- Кістяківський О.Б. (1957): Фауна України. Т. 4. Птахи. К.: АН УРСР. 1-432.
- Клименко М.И. (1950): К экологии чайковых северного Черноморского побережья. - Тр. Черном. гос. зап. К. 1: 2-52.
- Лэк Д. (1957): Численность животных и ее регуляция в природе. М. 1-400.
- Паевский В.А. (1985): Демография птиц. Л.: Наука. 34-65.
- Правоторов И.А. (1967): Геоморфологическая характеристика береговой зоны. - Биология северо-западной части Черного моря. К. 6-13.
- Рошевский Ю.К., Лаухина Л.Н. (1980): Влияние плотности населения на размер кладки у настоящих крачек. - Орнитология. М.: МГУ. 15: 138-141.
- Руденко А.Г. (1992а): Влияние хохотуньи на видовой состав чайковых птиц, гнездящихся в Черноморском заповеднике. - Серебристая чайка: распространение, систематика, экология. Ставрополь. 94-95.
- Руденко А.Г. (1992б): О роли антропогенных факторов в организации социальных отношений колониальных поселений чайковых птиц в Черноморском заповеднике. - Современные проблемы изучения колониальности у птиц. Симферополь–Мелитополь. 124-126.
- Руденко А.Г. (1993): Современное состояние и особенности биологии чайковых птиц в Черноморском заповеднике. - Автореф. дис. ... канд. биол. наук. К. 1-16.
- Руденко А.Г. (2010): Динамика величины кладки черноглавой чайки на островах Черноморского биосферного заповедника. - Орнитология в Северной Евразии. Мат-лы XIII Междунар. орнитол. конф. Северной Евразии (тезисы докл., Оренбург, 30 апреля – 6 мая 2010 г.). Оренбург: Изд-во Оренб. гос. пед. ун-та. 271.
- Руденко А.Г. (2012): Взаимосвязь пространственной структуры и репродуктивных показателей в колониальных поселениях чайковых птиц островов Черноморского биосферного заповедника. - Теоретические аспекты колониальности у птиц. Ростов-на-Дону: Изд-во ЮНЦ РАН. 118-127.



- Руденко А.Г. (2013): Прогнозування ситуації зі станом гніздової популяції середземноморського мартина на півдні України та шляхи її відновлення. - Птици и окружающая среда. Одеса: Апрель. 162-166.
- Руденко А.Г. (2014): Спосіб розширення гніздового ареалу мартина середземноморського (*Larus melanocephalus* Temm.) на острів Джарилгач та прилеглі території. - Активне збереження окремих видів флори і фауни, природних середовищ. Мат-ли наук.-практ. семін. працівників установ прир.-запов. фонду (12–14 серпня 2014 року, Гетьманський нац. прир. парк, Сумська область). Суми: Університетська книга. 177-186.
- Руденко А.Г., Яремченко О.А. (2000): Сроки гніздовання і репродуктивні показателі гніздящихся птахів на островах району Ягорлыцького Кута. - *Летопись природы Черном. биосф. запов.* 37: 82-88.
- Руденко А.Г., Яремченко О.А. (2002): Сроки гніздовання і репродуктивні показателі гніздящихся птахів на островах району Ягорлыцького Кута. - *Летопись природы Черном. биосф. запов.* 39: 104-114.
- Руденко А.Г., Яремченко О.А. (2003): Опыт и перспективы Черноморского биосферного заповедника в охране сообществ колониальных птиц. - Крымский природный заповедник. Состояние природных комплексов Крымского природного заповедника и других заповедных территорий Украины, их изучение и охрана. Алушта. 183-187.
- Руденко А.Г., Яремченко О.А. (2007): Мониторинг состояния островного орнитоконплекса Черноморского биосферного заповедника в 2001–2005 годах. - *Природничий альманах Херсонського державного ун-ту. Сер. Біол. науки.* 9: 115-133.
- Руденко А.Г., Яремченко О.А., Ардамацкая Т.Б. (2003): Мероприяття, необхідні для стабілізації численності чорноголові чайки в Черноморському заповіднику. - Птици Азово-Черноморського регіону. Мониторинг и охрана. Николаев. 98-101.
- Сабиневский Б.В. (1958): Опыт регулирования численности чайки-хохотуньи в Черноморском заповеднике. - *Тр. Черном. гос. запов. Голая Пристань.* 2: 87-90.
- Сабиневский Б.В. (1959): Экология и пути расширения гнездового ареала черноголовой чайки (рукопись). 1-80.
- Сиюхин В.Д. (1980): Экология чайковых птиц северо-западного побережья Азовского моря и Сиваша. - Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Днепрпетровск. 1-24.
- Шураков А.И. (1979): Экологические аспекты изменчивости величины кладки некоторых колониальных птиц. - *Гнездовая жизнь птиц.* Пермь. 12-19.
- Юргенсон П.Б. (1966): Возрастная структура популяций и динамика плодовитости охотничьих животных. - *Зоол. журн.* 45 (2): 161-171.
- Яремченко О.А., Руденко А.Г. (2003): Современная динамика структуры островных орнитоконплексов Черноморского заповедника. - Крымский природный заповедник. Состояние природных комплексов Крымского природного заповедника и других заповедных территорий Украины, их изучение и охрана. Алушта. 187-189.
- Ashole N.P. (1971): Seabird ecology and the marine environment. - *Avian Biology.* London: Academic Press. 1: 223-286.
- Beer C.G. (1965): Clutch size and incubation behavior in Black-billed Gulls (*Larus bulleri*). - *Auk.* 82: 1-18.
- Betleja J., Skorka P., Zielinska M. (2007): Super-normal Clutches and Female-female Pairs in Gulls and Terns Breeding in Poland. - *Waterbirds.* 30 (4): 624-629.
- Blount J.D., Houston D.C., Surai P.F., Møller A.P. (2004): Egg-laying capacity is limited by carotenoid pigment availability in wild gulls *Larus fuscus*. - *Proc. R. Soc. Lond. B (Suppl.)*. 271: 79-81.
- Carnov E.L., Krebs J.R. (1974): On clutch size and fitness. - *Ibis.* 116 (2): 217-219.
- Conover M.R. (1984): Occurrence of supernormal clutches in the Laridae. - *Wilson Bull.* 96 (2): 249-267.
- Coulter M.C. (1973): Clutch size in the Western Gull. - *Ibis.* 115: 474.
- Graves J., Whiten O., Hensli P. (1984): Why does the Herring gull lay three eggs? - *Anim. Behav.* 32 (3): 798-805.
- Harris M.P. (1969): Effect of laying date on chick production in Oystercatchers and Herring Gulls. - *Brit. Birds.* 62 (2): 70-75.
- Haywood S. (1993): Sensory and hormonal control of clutch size in birds. - *The Quarterly Review of Biology.* 68 (1): 33-60.
- Hebert P.N., Barclay R.M.R. (1988): Parental investment in Herring Gull: clutch apportionment and chick survival. - *Condor.* 90 (2): 332-338.
- Hipfner J.M. (2012): Effects of Sea-surface Temperature on Egg Size and Clutch Size in the Glaucous-winged Gull. - *Waterbirds.* 35 (3): 430-436.
- Hořák D., Sedláček O., Tószögyová A., Albrecht T., Ferenc M., Jelínek V., Storch D. (2011): Geographic variation in avian clutch size and nest predation risk along a productivity gradient in South Africa. - *Ostrich.* 82 (3): 175-183.
- Kamaza K., Niizuma Ya., Watanuki Yu. (2010): Experimental study of the effect of clutch size on nest defense intensity in Black-tailed Gulls. - *Ornithol. Sci.* 9: 93-100.
- Kim J.-Y., Hyun P., Eun Ju. Ch., In-Young A., Jeong-Chil Y. (2010): Incubation capacity limits clutch size in South polar skuas. - *Antarctic Science.* 22 (1): 19-24.
- Klomp H. (1970): The determination of clutch-size in birds, a review. - *Ardea.* 58: 1-124.
- Lack D. (1947): The significance of clutch-size. - *Ibis.* 89 (3): 302-352.
- Lack D. (1967): Interrelationships in breeding adaptations as shown by marine birds. - *Proc. 14th Intern. Ornithol. Conf. (Oxford, 1966).* Oxford – Edinburgh: Blackwell Scient. Pubs. 3-42.
- Loman J. (1982): A model of clutch size determination in birds. - *Oecologia.* 52 (2): 253-257.
- Monaghan P., Nager R. (1997): Why don't birds lay more eggs? - *TREE.* 12 (7): 270-274.
- Monaghan P., Nager R.G., Houston D.C. (1998): The price of eggs: increased investment in egg production reduces the offspring rearing capacity of parents. - *Proc. R. Soc. Lond.* 265: 1731-1735.
- Morris R.D., Haymes G.T. (1977): The breeding biology of two Lake Eire Herring Gull colonies. - *Can. J. Zool.* 55 (5): 796-805.
- Niizuma Y., Takagi M., Senda M., Chochi M., Watanuki Y. (2005): Incubation capacity limits maximum clutch size in black-tailed gulls *Larus crassirostris*. - *J. Avian Biol.* 36: 421-427.
- Perrins C.M. (1970): The timing of birds breeding seasons. - *Ibis.* 112 (2): 242-255.
- Price T., Liou L. (1989): Selection on clutch size in birds. - *Amer. Natur.* 134 (6): 950-959.
- Pugesek B.H. (1987): Age-specific survivorship in relation to clutch size and fledging success in California gulls. - *Behav. Ecol. and Sociobiol.* 21 (4): 217-221.
- Pyle P., Spear L.B., Sydeman W.J., Ainley D.G. (1991): The effects of experience and age on breeding performance of Western Gulls. - *Auk.* 108 (1): 25-33.
- Ramirez F., Ramos R., Carrasco J. L., Sanpera C., Jover L., Ruiz X. (2011): Intra-clutch pattern of albumen d13C and d15N in yellow-legged gulls *Larus michahellis*: female dietary shift or resource allocation strategy? - *J. Avian Biol.* 42: 239-246.
- Reid W.V. (1987): Constraints on Clutch Size in the Glaucous-winged Gull. - *Ecol. and Behav. of Gulls. Studies in Avian Biology.* 10: 8-25.
- Reid W.V. (1988): Age-specific patterns of reproduction in Glaucous-winged Gull: increased effort with age? - *Ecology.* 69 (5): 1454-1465.
- Rudenko A.G. (1999): Mediterranean Gull (*Larus melanocephalus*) in the Black Sea Biosphere Reserve: population trends and breeding success. - *Proc. of the 1st Intern. Mediterranean Gull Meeting, EcoNum.* 121-130.
- Rudenko A.G. (2007): The probable reasons of Mediterranean Gull (*Larus melanocephalus*) number decreasing in the northern coasts of the Black Sea. - *Abstract Book of the 2nd Intern. Eurasian Ornithological Congress.* Antalya. 37-38.
- Rudenko A., Yaremchenko O. (2000): Colonial seabird monitoring in the Black Sea Biosphere Reserve (Ukraine). Concept, techniques and census results. - *Monitoring and conservation of birds, mammals and sea turtles of the Med. and Black Seas.* Malta. 213-220.
- Safriel U.N. (1975): On the significance of clutch size in nidifugous birds. - *Ecology.* 56 (3): 703-708.
- Takanashi Ya., Niizuma Ya., Chochi M., Ishikawa K., Watanuki Yu. (1999): Is Clutch Size of Slaty-backed Gulls Determined by Incubation Cost. - *Jap. J. Ornithol.* 48 (2): 127-133.
- Travers M., Clinchy M., Zanette L., Boonstra W.T.D. (2010): Indirect predator effects on clutch size and the cost of egg production. - *Ecology Letters.* 13: 980-988.
- Tuomi Ju. (1990): On clutch size and parental survival. - *Oikos.* 58 (3): 387-389.
- Vermeer K. (1973): Comparison of egg-laying chronology of Herring and Ring-billed gulls at Kawinaw Lake, Manitoba. - *Can. Field-Natur.* 87 (3): 306-308.
- Winkler D.W. (1985): Factors determining a clutch size reduction in California Gulls (*Larus californicus*): a multi-hypothesis approach. - *Evolution.* 39 (3): 667-677.
- Winkler D.W., Walters J.R. (1983): The determination of clutch size in precocial birds. - *Curr. Ornithol.* 1: 33-68.
- Wynne-Edwards V.C. (1962): Animal dispersion in relation in social behavior. Edinburgh – London. 1-653.