

УДК 598.2:630.15(477.75)
DOI: 10.7868/S25000640240414

ДИНАМИКА ЭКОЛОГИЧЕСКИХ НИШ ВИДОВ ЛИМАННО-ОСТРОВНОЙ АВИФАУНИСТИЧЕСКОЙ ГРУППИРОВКИ В РАВНИННОМ КРЫМУ

© 2024 г. С.Ю. Костин¹, Н.А. Багрикова¹

Аннотация. В результате анализа состава, численности колониальных видов чайковых (*Larus cachinnans*, *L. ichthyaetus*, *L. melanocephalus*, *L. genei*, *Gelochelidon nilotica*, *Hydroprogne caspia*, *Thalasseus sandvicensis*, *Sterna hirundo*, *S. albifrons*), а также *Phalacrocorax carbo* и *Pelecanus onocrotalus*, входящих в лиманно-островную фаунистическую группировку в равнинном Крыму, определены особенности их распределения на градиентах факторов-условий и факторов-ресурсов. Выявлена динамика их экологических ниш в зависимости от состояния гнездовых, кормовых биотопов, конкурентных взаимоотношений, влияния разных видов антропогенного воздействия. В XIX веке состав и продуктивность кормовых биотопов в наземных и водных экосистемах отвечали требованиям большинства видов. При оптимальном состоянии факторов-ресурсов между видами практически отсутствует конкуренция. Во второй половине XX и в начале XXI века динамика состава, численности и распределение видов, а также объем их экологических ниш в значительной степени определялись изменением гидрологического режима, состава и продуктивности кормового ресурса, состоянием растительного покрова. Гнездование на относительно небольших по площади островах большого количества видов, имеющих высокую численность, приводит к обострению конкурентных взаимоотношений между видами, так как большинство видов занимает сходные биотопы. Наибольшие изменения численности выявлены у стелотопных видов (*Sterna albifrons*, *Hydroprogne caspia*, *Larus ichthyaetus*), у некоторых видов расширение объема фундаментальной ниши обусловлено изменениями в спектре питания.

Ключевые слова: Laridae, Phalacrocoracidae, Pelecanidae, гнездовые биотопы, пищевая специализация, конкуренция, антропогенная трансформация, Крымский полуостров.

DYNAMICS OF ECOLOGICAL NICHES OF SPECIES OF THE ESTUARY-ISLAND AVIFAUNAL COMPLEX IN THE PLAIN CRIMEA

S.Yu. Kostin¹, N.A. Bagrikova¹

Abstract. As a result of the analysis of the composition and abundance of colonial species *Larus cachinnans*, *L. ichthyaetus*, *L. melanocephalus*, *L. genei*, *Gelochelidon nilotica*, *Hydroprogne caspia*, *Thalasseus sandvicensis*, *Sterna albifrons*, *S. hirundo*, *Phalacrocorax carbo* and *Pelecanus onocrotalus*, included in the estuary-island faunal grouping in the Plain Crimea, the features of their distribution on gradients of factors-conditions and factors-resources are determined. The dynamics of their ecological niches have been revealed depending on the state of nesting and feeding biotopes, competitive relations depending on the influence of different types of anthropogenic impact. In the 19th century the composition and productivity of food resources in terrestrial and aquatic ecosystems met the requirements of most species. With the optimal state of resource factors, there is practically no competition between species. In the second half of the 20th and early 21st century dynamics of composition, abundance and distribution of species, as well as the volume of their ecological

¹ Никитский ботанический сад – Национальный научный центр Российской академии наук (Nikita Botanical Gardens – National Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, Yalta, Russian Federation), Российская Федерация, 298648, г. Ялта, пгт Никита, Никитский спуск, 52, e-mail: serj_kostin@mail.ru, nbagrik@mail.ru

niches were largely determined by changes in the hydrological regime, the composition and productivity of the food resource, and the state of the vegetation cover. Nesting on relatively small islands of a large number of species with high abundance determines to the aggravation of competitive relations between species, since these groups of species occupy similar biotopes. The largest changes in abundance were found in stenotopic species (*Sterna albifrons*, *Hydroprogne caspia*, *Larus ichthyaetus*); in some species, the expansion of the volume of the fundamental niche is due to changes in the nutrition spectrum.

Keywords: Laridae, Phalacrocoracidae, Pelecanidae, nesting habitats, food specialization, competition, anthropogenic transformation, Crimean Peninsula.

ВВЕДЕНИЕ

Протяженность береговой линии вдоль морских заливов, лиманов, Сиваша (более 2,5 тыс. км) и наличие более 50 соленых озер (общей площадью 530 000 га) в равнинном Крыму определяют развитие околководных местообитаний, которые относятся к группе интразональных биотопов. Суммарная площадь наиболее крупных островов Тузла и Русский составляет более 4 км², свыше 40 мелких островов занимают территорию около 1 км² [1]. Эта особенность ландшафтной структуры определила доминирование гидрофильных фаунистических комплексов в равнинной части региона. Анализ процессов трансформации состава и структуры околководных птиц Крыма [2] показал, что смена гидрологического режима привела к кардинальной перестройке лиманно-островной эколого-фаунистической группировки, ядром которой являются чайковые птицы. Вместе с тем отсутствуют публикации с анализом этих процессов с позиции теории экологической ниши. Анализ соответствия объемов фундаментальной (потенциальной) и реализованной ниш позволяет установить механизмы адаптаций видов к различным условиям окружающей среды при разных уровнях антропогенного воздействия, спрогнозировать стратегию их расселения, изменения численности и взаимоотношений в меняющихся условиях. Цель работы – на основании анализа состава и численности видов лиманно-островной группировки рассмотреть динамику их распределения на градиентах факторов-условий и факторов-ресурсов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В основу работы положены материалы, собранные в 1990–2022 гг. при комплексном обследовании авифауны Крыма. Методически оправданно в качестве полигонов рассматривать многочисленные острова в акваториях соленых озер, мелково-

дий Каркинитского залива, Сиваша, на которых проводились многолетние мониторинговые исследования. В анализ включены данные по 9 колониальным видам чайковых (Laridae), а также по одному виду баклановых (Phalacrocoracidae) и пеликановых (Pelecanidae) за период с конца XIX века до 2014 г., так как после прекращения подачи воды в Крым исследования на Сиваше отличались фрагментарностью. Цаплевые (Ardeidae) составляют ядро плавневой группировки, и анализ динамики их экологических ниш целесообразно рассматривать в специальной работе.

При рассмотрении дифференциации видов по пищевой специализации в гнездовой период выделены четыре трофические группы [2; 3]. К добывающим корм главным образом в водных или литоральных экосистемах относятся: ихтиофаги – большой баклан *Phalacrocorax carbo* (Linnaeus, 1758), розовый пеликан *Pelecanus onocrotalus* Linnaeus, 1758, черноголовый хохотун *Larus ichthyaetus* Pallas, 1773, пестроногая крачка *Thalasseus sandvicensis* (Latham, 1787), чеграва *Hydroprogne caspia* (Pallas, 1770); бентософаги – морской голубок *Larus genei* Brème, 1840 и малая крачка *Sterna albifrons* Pallas, 1764. В третью группу объединены питающиеся преимущественно в наземных экосистемах черноголовая чайка *Larus melanocephalus* Temminck, 1820 и чайконогая крачка *Gelochelidon nilotica* (J.F. Gmelin, 1789). В четвертой группе рассматриваются полифаги, добывающие корм в водных и наземных экосистемах – хохотунья *Larus cachinnans* Pallas, 1811 и речная крачка *Sterna hirundo* Linnaeus, 1758.

Теория экологических ниш, положенная в методологическую основу работы, является базовым понятием в экологии сообществ и популяций [4; 5]. При рассмотрении вопроса динамики экологических ниш колониальных лимнофилов на островах мы, беря за основу концепцию многомерной ниши Г.Е. Хатчинсона [5], исходим из того, что фундаментальная ниша – это вся совокупность оптималь-

ных условий, при которых организм может существовать и воспроизводить себя, а реализованная ниша – это постоянно меняющееся подмножество фундаментальной ниши, или пульсирующий гиперобъем многомерного пространства условий [6]. При определении характеристик реализованной ниши [5] учитываются различные лимитирующие факторы, в том числе внутри- и межвидовая конкуренция и хищничество. На современном этапе экологическую нишу определяют не как сумму всего разнообразия ресурсов, используемых популяцией вида, а как спектр использования ресурсов по одному или нескольким из наиболее важных факторов. Разделение ресурсов и расхождение видов по нишам происходит в первую очередь по местобитаниям, затем по пище и в меньшей степени по времени [7].

К основным свойствам ниши относятся характеристики факторов-условий (физической (нами рассматривается соленость, глубина акваторий) и биотической (состав, структура, проективное покрытие растительности) сред), а также факторов-ресурсов (трофической ниши, объем которой определяют состав, массовость и доступность кормов). Общая численность видов в регионе и их соотношение в поселениях, а также напряженность внутри- и межвидовой конкуренции являются интегральными показателями, определяющими параметры реализованной ниши вида.

Анализ распределения видов на градиентах факторов выполнен с использованием программного пакета PAST 3.26 [8]. Номенклатура видов соответствует списку Е.А. Коблика и В.Ю. Архипова [9].

ДИНАМИКА СОСТАВА И СТРУКТУРЫ ЛИМАННО-ОСТРОВНОЙ АВИФАУНИСТИЧЕСКОЙ ГРУППИРОВКИ

Для всех видов-лимнофилов характерны колебания численности по годам, иногда значительные, что может свидетельствовать об изменчивости их реализованной ниши, а соотношение их численности в колониях определяется не только пищевой специализацией и ритмом суточной активности, но и циклическими изменениями физической и биотической среды, а также межвидовой конкуренцией в гнездовых стациях. Несмотря на то, что особенностью всех чайковых птиц, за исключением черноголовой чайки, является гнездование на участках, лишенных растительности, возможность реализации фундаментальной ниши у колониаль-

ных видов островных биоценозов в значительной степени определяет биотическая среда. Динамику характеристик гнездовых биотопов определяют 7–10-летние циклы колебания уровня режима лиманов, в которых благоприятными оказываются 3–4 года [3], а также геоморфологические особенности аккумулятивных отложений, позволяющие атмосферной влаге скапливаться на глубине 1–1,5 м над более тяжелыми слоями соленой воды. Режим «гидропоники» в сочетании с высокой нитрификацией местообитаний, обусловленной жизнедеятельностью колониальных птиц, приводит к формированию разнообразных по составу, структуре, проективному покрытию растительных сообществ, которые могут занимать до 80 % площади островов [10].

В XIX веке значительная часть прибрежных материковых биотопов в подзоне полупустынных степей Крыма использовалась в качестве пастбищных или сенокосных угодий, в которых были оптимальные условия для сусликов, мелких грызунов и разнообразной энтомофауны. Это определяло достаточно высокую численность энтомофагов и миофагов среди представителей чайковых. Мало-численность или спорадичность гнездования, фрагментарность распределения ихтиофагов в регионе была связана с ограниченностью трофического ресурса для видов, питающихся гидробионтами, так как, по свидетельству А.М. Никольского [11: 2–5], большая часть Сиваша была «лишена рыбы» и только «близь Генического пролива в озере водятся камбалы, бычки, сюда же заходят сельди». Факторы-условия (наличие разнообразных аккумулятивных и останцевых образований как гнездовых биотопов) и факторы-ресурсы в XIX веке соответствовали потенциальным требованиям пяти видов лиманно-островной группировки, большинство из которых характеризуется относительной эвритопностью [2].

В смешанных колониях чайконосой и речной крачек в мозаичных, низкорослых мелкозлаковых или галофитных ассоциациях с проективным покрытием до 40 % основателем является первый вид. Формирование плотных колоний позволяет избегать конкуренции со стороны крупных видов чайковых и делает их менее уязвимыми для хищников. Виды дифференцировались по трофическому фактору, который был наиболее благоприятным для многочисленного вида, речной крачки, так как 70 % ее питания составляли наземные насекомые и до 51 % – морская рыба. Спектр питания чайко-

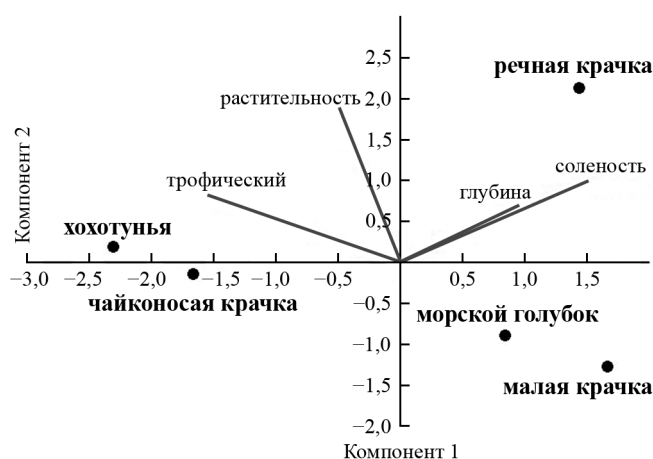


Рис. 1. Пространственная дифференциация видов лиманно-островной группировки на градиентах факторов-условий и фактора-ресурса в XIX веке.

Fig. 1. Spatial differentiation of the estuary-island complex on the gradients of factors-conditions and factor-resource in the 19th century.

носой крачки на 92 % состоял из членистоногих с небольшим участием грызунов (4 %), обитающих в наземных биотопах. К видам с наземным питанием в XIX веке относилась хохотунья, до 90 % ее рациона составляли суслики и мелкие грызуны. Пространственное расхождение экологических ниш хохотуньи и крачек определялось также эвритопностью чайки, так как она наиболее пластичный вид в отношении выбора мест гнездования – от песчаных гривок до участков мелкозлаковых, галофитных, полынных ассоциаций с проективным покрытием до 70 % и высотой травостоя до 25–30 см [2; 3]. Кроме того, в отличие от крачек она может гнездиться одиночными парами, но на островах образует, как правило, моновидовые колонии.

Среди бентософагов в XIX веке малая крачка в Крыму была относительно малочисленным видом. Являясь стенотопом, она образует, как правило, моновидовые, редко смешанные с речной крачкой колонии на незначительных по площади ракушечных участках без растительности в прибрежной части островов. Основу ее питания составляют ракообразные, в том числе креветки, и мелкая рыба. Морской голубок, относившийся ранее к спорадически гнездящимся видам [11], образует как компактные моновидовые колонии в разнообразных местообитаниях – от участков без растительного покрова до стадий с разреженной галофитной, мелкозлаковой, полынной растительностью, – так и смешанные с речной и чайконосой крачками. В отличие от малой крачки значительную долю его рациона составляют

рачок-галофит *Artemia salina* Linnaeus, 1758 и насекомые [3].

Еще одним фактором в расхождении трофических ниш видов являются особенности суточной активности видов. Чайковые ведут преимущественно дневной образ жизни, и в их рационе преобладают объекты с таким же типом активности. Второе место у малой крачки в питании занимают организмы с сумеречным и сумеречно-ночным типом активности, у хохотуньи и чайконосой крачки – с круглосуточным (35 и 23 % соответственно), а у речной крачки эти элементы находятся в равном соотношении (по 17 %) [2; 3].

Результаты ординационного анализа (рис. 1) отражают особенности распределения видов на градиентах факторов среды. На диаграмме каждый из фоновых видов расположен в отдельном секторе, что свидетельствует о существенном расхождении их экологических ниш и минимальной напряженности межвидовой конкуренции у чайковых, гнездившихся на островах у берегов Крыма в XIX веке. Полифаг речная крачка находится в верхней части правого сектора, что указывает на экологическую пластичность вида – питание в наземных и литоральных биоценозах, гнездование на участках с разным проективным покрытием растительности, как в моновидовых, так и в смешанных колониях. В правой нижней части диаграммы объединились морской голубок и малая крачка, в спектре питания которых доминирует зообентос. Однако виды дифференцируются по факторам-условиям и объектам питания, состав которых зависит от глубины и солености водоемов. Положение хохотуньи в левом секторе диаграммы отражает ее эвритопность и узкую пищевую специализацию как миофага. У этой же оси, но в другом секторе расположена чайконосая крачка, но она отличается от хохотуньи меньшим диапазоном на градиенте факторов-условий и преобладанием среди объектов питания разных представителей энтомофауны.

С начала XX века отмечено постепенное увеличение количества видов и численности представителей ихтиофауны у берегов Крыма, и к 1940-м гг. в акватории Сиваша насчитывалось 18 постоянно обитающих видов [10]. Это обусловило появление в 1901 г. колоний чегравы и в 1940-е гг. – пестроносой крачки, спектр питания которых состоит из морской рыбы на 97 и 93 % соответственно. При сходстве трофической ниши и стереотипов кормового поведения эти виды дифференцируются по факторам-условиям. Чеграва – стенотоп, гнездящийся на

возвышенных, лишенных растительности участках островов и образующий моновидовые колонии, поэтому на ординационной диаграмме (рис. 2) она находится в самой нижней отрицательной части правого сектора. Пестроносая крачка гнездится на участках с разреженной галофитной растительностью в поливидовых колониях вместе с другими видами крачек. Этим можно объяснить ее положение в нижней части правого верхнего сектора вместе с речной крачкой. Характеристики экологических ниш малой крачки и морского голубка не поменялись, поэтому на ординационной схеме (рис. 2) эти виды занимают тот же сектор, что и на рисунке 1.

Уменьшение площади пригодных для гнездования биотопов определяет обострение конкуренции в смешанных колониях. Расхождению экологических ниш видов в них способствует разница во времени начала гнездования. Морской голубок и чайконосная крачка, являющиеся «основателями» поливидовых колоний, приступают к размножению во второй половине апреля, и только в первой декаде мая формируются колонии с участием пестроносой крачки, которая, будучи более агрессивным видом, вытесняет речную и чайконосную крачек [3].

Черноголовый хохотун, вероятно, появился в Крыму в начале XX века в результате его расселения (спонтанный фауногенез) от побережий Каспийского моря, так как первые колонии были зарегистрированы в 1934 г. Будучи стенотопом, занимал возвышенные участки островов без растительности, по пищевой специализации относился к видам с наземным питанием, так как в рационе преобладали насекомые, ящерицы и грызуны, а на долю рыбы приходилось от 18 до 24 % [12]. Его трофическая ниша отчасти совпадала с нишей хохотуны, так как второе место в питании хохотуна занимали организмы с сумеречным и сумеречно-ночным типом активности [3].

Положение черноголового хохотуна в нижней части ординационной диаграммы (рис. 2) вместе с видами, занимающими голые участки островов (чеграва, малая крачка) или станции с разреженной низкорослой растительностью (морской голубок), определяет сходство их гнездовых биотопов. Но обособленное положение хохотуна от этих видов в левом нижнем секторе обусловлено отличиями по трофическому фактору, так как в спектре его питания преобладали организмы, обитающие на суше. Объединение хохотуны и чайконосой крачки в одном секторе (рис. 2) объясняется сходными требованиями к гнездовым биотопам.



Рис. 2. Пространственная дифференциация видов лиманно-островной группировки на градиентах факторов-условий и фактора-ресурса до 1970 г.

Fig. 2. Spatial differentiation of the estuary-island complex on the gradients of factors-conditions and factor-resource before 1970.

В результате введения в 1965 г. в строй Северо-Крымского канала в 1970-х гг. произошли коренные преобразования наземных биотопов, островных систем, акваторий лиманов. Значительно увеличились площади пахотных земель, занятых зерновыми, пропашными культурами, рисовым севооборотом, создавались рыбопродуктивные хозяйства, а под пастбища стали использовать галофитные местообитания. Общее уменьшение солености прибрежной акватории Сиваша (с 80 до 20 г/л) и Каркинитского залива в результате гидромелиорации (1965–2000 гг.) способствовало кратному увеличению продуктивности водоемов. В 4 раза вырос флористический состав макрофитобентоса, плотность зообентоса к 2000-м гг. достигла 7318 экз./м². Если к 1964 г. ихтиофауна Сиваша составляли 22 постоянных обитателя, то в 2000-х гг. – 30 видов и до 30 случайно заходящих через Генический пролив, а доленое участие пресноводных видов рыб увеличилось с 5–20 % в 1940–1964 гг. до 30 % в 2003–2004 гг. Кроме того, в ирригационной сети Северо-Крымского канала ихтиофауна насчитывала 19 видов, в поливных прудах – 13 [10]. Увеличение видового разнообразия ихтиофауны и доступности кормов за счет пресноводных видов отразилось на пищевой специализации черноголового хохотуна. Если в 1950–60-е гг. до 80 % его трофического ресурса составляли наземные животные, то в последующие десятилетия доля рыбы, в том числе карповых, увеличилась до 95 %. С 1970-х гг. карповые рыбы стали составлять 40 % в питании чегравы [3; 12].

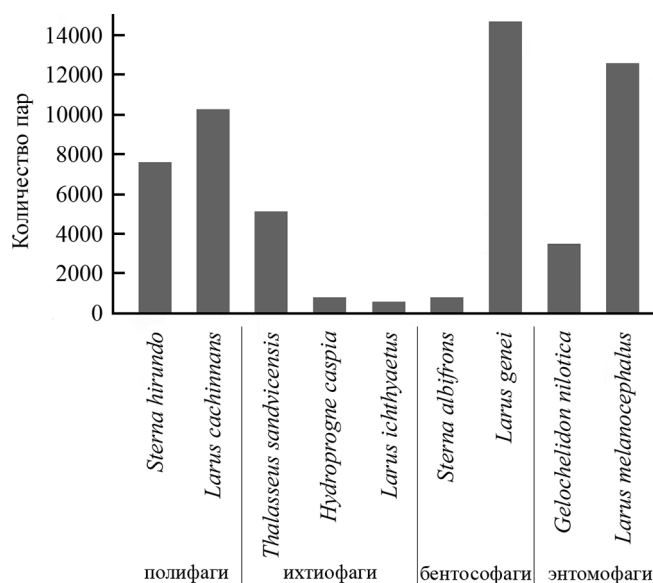


Рис. 3. Соотношение общей численности различных трофических групп чайковых птиц в Крыму в акваториях Каркинитского залива и Сиваша в 1990–2000-е гг.

Fig. 3. Ratio of the total number of different trophic groups of gulls in the Karkinitzkiy Bay and Sivash (Crimea) in 1990–2000.

В 1973 г. в Крыму были учтены первые колонии черноголовой чайки, спектр питания которой на 98 % состоит из членистоногих, до 1 % из грызунов [3; 12]. Появление вида совпало с увеличением площади пахотных, в том числе орошаемых, земель в прибрежной полосе лиманов, а в питании этой чайки до 40 % составляют насекомые, попадающие на поверхность почвы при вспашке, бороновании и особенно при поливе. Увеличение численности вида к 2000-м гг. (рис. 3) обусловлено также уменьшением солености воды в акватории и формированием биотопов с высокой растительностью с проективным покрытием до 70 %.

Относительное уменьшение численности речной крачки определялось не только конкуренцией с пестроносой, о чем упоминалось выше, но и хищничеством со стороны черноголовой чайки и хохотуни. Увеличение численности морского голубка в Крыму в 2000-е гг. (рис. 3) связано с расширением объема его трофической ниши за счет пресноводных гидробионтов (личинки насекомых) в рисовых чеках и сбросных каналах в мае, а также его основного корма – артемии – на мелководьях Сиваша в апреле, июне.

Изменения структуры землепользования, гидрологического режима акваторий и расширение трофической ниши ихтиофагов обусловили появление на гнездовании в 1975 г. большого баклана

и в 1999 г. розового пеликана, которые дополнили лиманно-островную группировку Крыма до 11 видов. Численность большого баклана на Лебяжьих островах после появления на гнездовании стабильно росла со 154 гнезд в 1976 г. до 1307 в 1982 г., а число колоний в Крыму выросло с 3 в 1983 г. до 17 в 2006 г. с общей численностью 31 780 гнезд [2; 12].

Перекрытие экологических ниш чегравы, черноголового хохотуна, большого баклана и обострение конкурентных взаимоотношений между ними за факторы-условия привело к значительному сокращению в начале 2000-х гг. численности этих видов чайковых на Лебяжьих островах, которые являются основным местом их гнездования в Крыму (рис. 3), так как баклан строит гнезда-«тумбы» в наиболее безопасных в волноприбойном отношении гнездовых стациях, на которых растительность часто отсутствует. Большой баклан оказывает влияние на объем реализованных ниш и других чайковых. В полынных разреженных ассоциациях, в которых формирует моновидовые колонии хохотуни, баклан является более конкурентоспособным, так как использует кусты полыни в качестве каркаса для строительства гнезд-«тумб». Интенсивное использование бакланом тростника и других высокорослых видов растений для строительства гнезд ведет к уменьшению задернованности субстрата и усилению эрозионных процессов, уменьшению волнобойной устойчивости берегов. Это способствует сокращению как общей площади островов, так и гнездовых стаций малой крачки. Розовый пеликан также может быть конкурентом стенотопных чайковых за факторы-условия, но на Лебяжьих островах он гнезился только в 1999–2002 гг. с минимальной численностью [2].

Из результатов ординационного анализа (рис. 4) следует, что основным фактором положения большого баклана, розового пеликана, черноголового хохотуна, чегравы, малой крачки в левой нижней части диаграммы являлось сходство пригодных для гнездования стаций. В нижней правой части объединились черноголовая чайка и чайконосная крачка, но, будучи энтомофагами, они отличаются по характеру сезонных изменений в спектре питания [3]. Положение морского голубка в одном секторе с чайконосной крачкой и черноголовой чайкой обусловлено сходством их гнездовых биотопов, а близкое расположение к малой крачке определяется сходством их трофических ниш, так как основу их питания составляет зообентос. Пестроногая крачка занимает особое положение в левой верхней части

диаграммы, так как объем ее трофической ниши выгодно отличается от таковых других ихтиофагов тем, что объекты ее рациона – бычки (79 %), хамса, молодь кефали, атерина, морские иглы – обитают в широком диапазоне глубин и солености. Будучи агрессивным видом, она имеет конкурентное преимущество в поливидовых колониях перед другими крачками за факторы-условия, поэтому у вида была высокая численность в 1990–2000-е гг. (рис. 3).

Речная крачка и хохотунья на ординационной диаграмме (рис. 4) находятся в верхней правой части и объединились по трофическому фактору, тогда как в XIX веке и до 1970-х гг. к полифагам относилась только речная крачка (рис. 1, 2). В 1970-е гг. характер трофической ниши речной крачки не изменился, но в спектре питания уменьшилась доля рыбы (до 8 %), увеличилось количество членистоногих и ракообразных (до 90 и 37 % соответственно) [3]. У хохотуни с середины 1970-х гг. в Крыму наметилась стойкая тенденция к кардинальному изменению пищевой специализации. Переход к полифагии у хохотуни привел к смене стереотипа кормового поведения и дальности суточных кочевок [12]. Выделяется несколько этапов развития хищничества у хохотуни: сначала некрофагия, потом добывание и поедание сначала неполноценных особей, а затем и здоровых птиц [13]. В колониях чайковых и голенастых на Лебяжьих островах хохотунья поедает как погибших птиц, так и слетков [12]. Агрессивное поведение хохотуни отмечается в разных частях ареала вида, особенно в Западной Европе, при этом она употребляет разнообразные корма в природе или пищу, ставшую доступной благодаря деятельности человека [14]. Увеличение количества пищевых отходов на свалках и в населенных пунктах привели к еще более выраженной полифагии у хохотуни, а также к формированию синантропных популяций и к росту ее численности.

Полученные нами данные о конкуренции между представителями чайковых и других видов подтверждают вывод о том, что мерность ниши оказывает влияние на возможности проявления «диффузной» конкуренции, которая представляет собой результат суммарной конкуренции группы видов. Если со стороны одного вида из группы конкурентов давление может быть сравнительно небольшим, то суммарное влияние многих видов становится таким же сильным или даже сильнее, чем гораздо более интенсивное удаленное конкурентное давление меньшего числа конкурирующих видов [6].

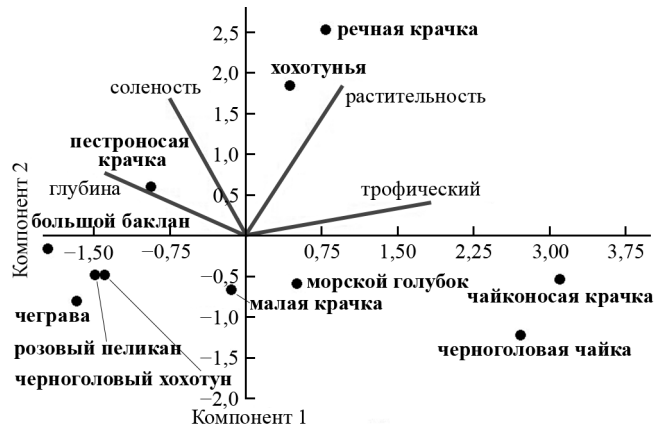


Рис. 4. Пространственная дифференциация лиманно-островной группировки на градиентах факторов-условий и фактора-ресурса после 1970 г.

Fig. 4. Spatial differentiation of the estuary-island complex on the gradients of factors-conditions and factor-resource after 1970.

По результатам многолетних исследований на Лебяжьих островах нами установлено, что после прекращения подачи воды в 2014 г. по Северо-Крымскому каналу к 2018 г. значительно сократилась численность и, соответственно, мерность экологических ниш большого баклана, черноголового хохотуна, пестроносой, речной и малой крачек. Это обусловлено в основном изменением гидрологического режима водоемов, уменьшением объема их реализованных трофических ниш за счет отсутствия пресноводных видов гидробионтов. В настоящее время более многочисленными видами являются морской голубок, черноголовая чайка и хохотунья.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенный анализ показал, что при оптимальном состоянии факторов-ресурсов между видами практически отсутствует конкуренция. В XIX веке состав и продуктивность кормовых биотопов в наземных и водных экосистемах отвечали требованиям большинства совместно обитающих видов. Во второй половине XX и в начале XXI века динамика состава, численности и распределения видов, а также объем их экологических ниш в значительной степени определялись влиянием антропогенного воздействия, которое приводило к изменению гидрологического режима, состава, численности трофического ресурса, сукцессионным сменам растительности, а также к обострению межвидовой конкуренции видов за факторы-условия. Трансфор-

мирующее влияние гидромелиорации на динамику состава, численности видов лиманно-островной группировки проявилось главным образом в появлении новых и перераспределении старых гнездовых колоний, а также традиционных кормовых биотопов, в расширении или изменении в спектре питания соотношения разных групп видов животных, которых потребляют птицы, в повышении межвидовой конкуренции за гнездовые территории. Результаты сопоставления численности таких видов, как малая крачка, чеграва, черноголовый хохотун, подтверждают теоретическое положение [6] о том,

что виды, предъявляющие весьма специфические требования к местообитанию, являющиеся стенотопами, не могут быть многочисленными. Изучение экологических ниш, распределения видов на градиентах разных факторов, в том числе взаимоотношений чайковых птиц и других видов в колониальных поселениях, показало, что гнездование на относительно небольших по площади островах большого количества видов, имеющих высокую численность, определяет обострение конкурентных взаимоотношений за места гнездования между видами, так как группы видов занимают сходные биотопы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Список островов Крыма. *WIKI 2*. URL: https://wiki2.org/ru/%D0%A1%D0%BF%D0%B8%D1%81%D0%BE%D0%BA_%D0%BE%D1%81%D1%82%D1%80%D0%BE%D0%B2%D0%BE%D0%B2_%D0%9A%D1%80%D1%8B%D0%BC%D0%B0?ysclid=lwokx7ctff492282314 (дата обращения: 27.04.2024).
2. Костин С.Ю. 2019. Динамика населения птиц Крыма под влиянием гидромелиорации. Сообщение 1. Лиманно-островной комплекс. *Наука Юга России*. 15(3): 89–99. doi: 10.7868/S25000640190310
3. Сихохин В.Д., Черничко И.И., Ардамацкая Т.Б., Лысенко В.И., Костин С.Ю., Гринченко А.Б., Корзюков А.И., Жмуд М.Е., Стойловский В.П., Молодан Г.Н., Щёголев И.В., Греков В.С., Степанковская Л.Д., Маликова М.В., Соломко Р.М., Нехороших З.Н., Смогоржевская Л.А., Корнюшин В.В., Искова Н.И. 1988. *Колониальные гидрофильные птицы юга Украины*. Киев, Наукова думка: 176 с.
4. Soberón J. 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters*. 10(12): 1115–1123. doi: 10.1111/j.1461-0248.2007.01107.x
5. Hutchinson G.E. 1978. *An introduction to population ecology*. New Haven, Yale University Press: 256 p.
6. Пианка Э. 1981. *Эволюционная экология*. М., Мир: 400 с.
7. Schoener T.W. 1989. The ecological niche. In: *Ecological concepts: the contribution of ecology to an understanding of the natural world*. Oxford, Blackwell Scientific Publications: 79–113.
8. Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*. 4.1.4A: 1–9.
9. Коблик Е.А., Архипов В.Ю. 2014. *Фауна птиц стран Северной Евразии в границах бывшего СССР: списки видов*. М.: Товарищество научных изданий КМК: 171 с.
10. Костюшин В.А., Багрикова Н.А., Костин С.Ю., Карпенко С.А., Маслов И.И., Товпинец Н.Н., Демченко В.А., Митяй И.С., Антоновский А.Г., Загородняя Ю.А., Черевко С.П., Котенко Т.И., Котенко А.Г., Черничко Р.Н., Черничко И.И., Андрищенко Ю.А., Попенко В.М., Гринченко А.Б., Хоменко С.В., Фесенко Г.В. 2005. *Ирригационное земледелие и проблемы сохранения биологического разнообразия Джанкойского района Автономной Республики*

Крым. Киев, Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины: 116 с.

11. Никольский А.М. 1891. Позвоночные животные Крыма. В кн.: *Приложение к LXVIII^{му} тому Записок Императорской Академии наук*. № 4. СПб., Типография Императорской Академии наук: 1–484.
12. Костин Ю.В. 1983. *Птицы Крыма*. М., Наука: 240 с.
13. Бузун В.А. 2014. Некрофагия, хищничество, клептопаразитизм: развитие и взаимосвязь трофических стратегий у серебристой чайки *Larus argentatus*. *Русский орнитологический журнал*. 23(1071): 3642–3655.
14. McInerney C.J. 2010. Scottish Birds Records Committee criteria for identification of Caspian gull *Larus cachinnans*. *Scottish Birds*. 30(1): 21–25.

REFERENCES

1. [List of islands of Crimea]. *WIKI 2*. Available at: https://wiki2.org/ru/%D0%A1%D0%BF%D0%B8%D1%81%D0%BE%D0%BA_%D0%BE%D1%81%D1%82%D1%80%D0%BE%D0%B2%D0%BE%D0%B2_%D0%9A%D1%80%D1%8B%D0%BC%D0%B0?ysclid=lwokx7ctff492282314 (accessed 27 April 2024).
2. Kostin S.Yu. 2019. [Dynamics of bird population of Crimea under the influence of irrigation. Report 1. Estuary-island complex]. *Nauka Yuga Rossii*. 15(3): 89–99. (In Russian). doi: 10.7868/S25000640190310
3. Siokhin V.D., Chernichko I.I., Ardamskaya T.B., Lysenko V.I., Kostin S.Yu., Grinchenko A.B., Korzyukov A.I., Zhmud M.E., Stoylovskiy V.P., Molodan G.N., Schegolev I.V., Grekov V.S., Stepankovskaya L.D., Malikova M.V., Solomko R.M., Nekhoroshikh Z.N., Smogorzhevskaya L.A., Korniyushin V.V., Iskova N.I. 1988. *Kolonial'nye gidrofil'nye ptitsy yuga Ukrainy*. [Colonial hydrophilic birds of south of Ukraine]. Kiev, Naukova dumka: 176 p. (In Russian).
4. Soberón J. 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters*. 10(12): 1115–1123. doi: 10.1111/j.1461-0248.2007.01107.x
5. Hutchinson G.E. 1978. *An introduction to population ecology*. New Haven, Yale University Press: 256 p.
6. Pianka E. 1981. *Evolutsionnaya ekologiya*. [Evolutionary ecology]. Moscow, Mir: 400 p. (In Russian).

7. Schoener T.W. 1989. The ecological niche. In: *Ecological concepts: the contribution of ecology to an understanding of the natural world*. Oxford, Blackwell Scientific Publications: 79–113.
8. Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*. 4.1.4A: 1–9.
9. Koblik A.E., Arkhipov V.Yu. 2014. *Fauna ptits stran Severnoy Evrazii v granitsakh byvshego SSSR: spiski vidov*. [Avifauna of the states of Northern Eurasia (former USSR): Checklists]. Moscow, KMK Scientific Press Ltd.: 171 p. (In Russian).
10. Kostyushin V.A., Bagrikova N.A., Kostin S.Yu., Karpenko S.A., Maslov I.I., Tovpinets N.N., Demchenko V.A., Mityay I.S., Antonovskiy A.G., Zagorodnyaya Yu.A., Cherevko S.P., Kotenko T.I., Kotenko A.G., Chernichko R.N., Chernichko I.I., Andryushchenko Yu.A., Popenko V.M., Grinchenko A.B., Khomenko S.V., Fesenko H.V. 2005. *Irrigatsionnoe zemledelie i problemy sokhraneniya biologicheskogo raznoobraziya Dzhankoyского rayona Avtonomnoy Respubliki Krym*. [Irrigational agriculture and conservation of biodiversity in Dzhankoy District of the Autonomous Republic of Crimea]. Kiev, I.I. Schmalhausen Institute of Zoology of National Academy of Sciences of Ukraine: 116 p. (In Russian).
11. Nikolskiy A.M. 1891. [Vertebrates animals of Crimea]. In: *Prilozhenie k LXVIII^{mu} tomu Zapisok Imperatorskoy Akademii nauk. № 4*. [Supplement to the LXVIIIth volume of the Notes of the Imperial Academy of Sciences. No. 4]. St Petersburg, Typography of the Imperial Academy of Sciences: 1–484. (In Russian).
12. Kostin Yu.V. 1983. *Ptitsy Kryma*. [Birds of Crimea]. Moscow, Nauka: 240 p. (In Russian).
13. Buzun V.A. 2014. [Necrophagia, predation, kleptoparasitism: development and relationship of trophic strategies of herring gull *Larus argentatus*]. *Russkiy ornitologicheskiy zhurnal*. 23(1071): 3642–3655. (In Russian).
14. McNerny C.J. 2010. Scottish Birds Records Committee criteria for identification of Caspian gull *Larus cachinnans*. *Scottish Birds*. 30(1): 21–25.

Поступила 07.06.2024