

К ПРОБЛЕМЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ КОЛОНИЙ У ПТИЦ – НОВЫЙ МЕТОД КОМПЬЮТЕРНОГО АНАЛИЗА

А.В. Друзяка, Д.А. Вайнер

Towards a problem of spatial structure investigation of bird colonies – a new method of computer analysis. - A.V. Drouziaka, D.A. Vayner. - Berkut. 13 (2). 2004. - Spatial structure of the bird's colonies is being formed under the influence of a number of internal and external, in relation to colony, factors. However, in the studies of colonial birds' breeding biology the analysis of participation of territorial behaviour in colony structure formation is required. A method enabling to estimate the nest territory dimensions, on the basis of comparatively simple data – nest allocation scheme, is presented in this paper. Territory dimension of each nest is estimated using position of its nearest neighbors, which presumably are contiguous by their territories. To select these "contiguous neighbors" we use their regular position, to compare with to those neighboring nests, whose position is determined by inhabitant heterogeneity and does not carry information on nest territory dimensions. The method is recorded as a computer program "Nest" and is tested on different objects. These are Black-headed Gull and White-winged Tern colonies and also 5 computer models, imitating colonies, formed on habitats of different heterogeneity. At these imitations, mean nest territory dimension is pre-postulated by the user. Models are processed by "Nest" program and several traditional methods, followed by comparative analysis of precision of their estimates (Table 1). We have no any data on nest territory dimensions for the real colonies, but we compared the precision of estimations of mean nest territory dimension and its dispersion for each colony calculated by "Nest" and by traditional methods, using standardized coefficient of variation (Table 2). It is shown, that "Nest" program estimates nest territory dimensions more precisely than other considered methods, in the most homogeneous habitats. Comparative analysis of the spatial structure of the real colonies disposed that "Nest" program gives the most consistent and unbiased estimate. The last versions of the "Nest" program and programs-imitators, modeling colony structures, are accessible at <http://ecoclub.nsu.ru/nest>. [Russian].

Key words: colony, spatial structure, nest, habitat, method.

Address:

Пространственная структура колоний является предметом изучения при исследовании биологии размножения колониальных птиц. Анализ пространственной структуры колонии позволяет судить об эффективности использования видом гнездового местообитания, о напряженности антагонистических территориальных взаимоотношений, о степени привлечения птиц друг другом и других процессах, происходящих при гнездовании птиц в колонии.

Существующие методы анализа пространственной структуры скоплений организмов

Для описания пространственной структуры колоний используют или плотность (количество гнезд, приходящееся на едини-

цу площади), или расстояние до ближайшего соседа каждого гнезда. Плотность гнезд используют как характеристику отдельных участков или колонии в целом (Панов, 1983б; Butler, Trivel-Piece, 1981; Pierotti, 1982; Becker, 1986).

Оценка расстояния до ближайшего соседа позволяет, в отличие от оценки плотности, охарактеризовать отдельные гнезда, поэтому именно оно чаще всего используется при исследованиях размножения колониальных птиц. Этот показатель обычно используют для оценки напряженности территориальных конфликтов в колонии (Hötger, 2000), или уровня агрессивности обитателей гнезда (Butler et al., 1982; Гаузер, 1983).

Более сложные методы анализа пространственной структуры популяций применяются при математическом моделиро-



вании горизонтальной структуры древостоя. В частности, решетка Вороного (1952) успешно применяется для анализа конкурентных взаимоотношений деревьев (Галицкий, 1981). Получающиеся многоугольники дают представления о зонах влияния деревьев, вокруг которых эти многоугольники построены. Структура древостоя на начальных стадиях заселения деревьями нового биотопа, т. е. тот случай, когда процесс находится под влиянием большого количества факторов, независимых друг от друга, с высокой точностью описываются распределением Пуассона (Грабарник, Комаров, 1981), т. е., случайным размещением точек на плоскости.

Для выявления агрегаций гнезд у колониальных птиц и оценки регулярности их распределения используют т. н. метод ближайшего соседа (Clark, Evans, 1954; Thompson, 1956; Плюснин, 1983). По степени регулярности распределения гнезд судят о величине территориального антагонизма между их обитателями. При этом тип распределения гнезд определяют путем сравнения средней по колонии величины расстояния до ближайшего соседа, имеющего определенный порядковый номер, с величиной этого расстояния, полученного для случайного распределения гнезд.

Все рассмотренные методы применяют к наиболее простому исходному материалу – схеме расположения гнезд друг относительно друга.

Кроме того, существует тривиальный и, на наш взгляд, наиболее корректный методически способ анализа структуры колонии птиц как результата их территориального поведения, – это анализ результатов непосредственных наблюдений за птицами. Однако получение этих данных крайне трудоемко, как правило, требует мечения птиц и проведения других специальных процедур, и поэтому невыполнимо для больших количеств гнезд.

Другие рассмотренные выше методы также имеют ряд ограничений.

Так, расчет плотности не дает возмож-

ности судить об отдельных гнездах, поскольку расчет плотности всегда представляет собой усреднение размера территории, приходящейся на одно гнездо. Кроме того, при попытке судить по распределению плотности гнезд о наличии антагонистических взаимодействий или агрегаций в колонии, результат в большой степени зависит от характера разбиения территории колонии (Панов, 1983б). Наконец, для объективной оценки плотности гнездования необходимо точно знать площадь, занятую колонией, а, следовательно, границу этой области. С.П. Харитонов (Kharitonov, 1998) предложил границей колонии считать окружающую ее линию, отстоящую от каждого из краевых гнезд на расстояние, равное расстоянию до первого ближайшего соседа этого гнезда. Эта оценка, на наш взгляд, сохраняет объективность во всех случаях, кроме тех, когда мы имеем дело с небольшой по количеству гнезд колонией, а краевые гнезда могут значительно отстоять от основной группы, в силу, например, неоднородности местообитания.

Расчет расстояния до ближайшего соседа исключает большую часть этих недостатков и позволяет охарактеризовать отдельные гнезда, поэтому именно расстояние до ближайшего соседа чаще всего применяется в качестве характеристики гнезда при исследовании размножения колониальных птиц. Однако, так же как и плотность расположения гнезд, этот показатель отражает влияние всех факторов, имевших место при формировании структуры колонии, что затрудняет его использование для анализа действия одного из них.

Построение решетки Вороного, эффективное для анализа конкурентных взаимодействий между деревьями, на наш взгляд, неприменимо для анализа колоний птиц, т. к. птицы обычно выбирают место для гнезда с учетом стремления гнездиться на определенной дистанции (Плуснин, 1983), а деревья вступают в конкурентные взаимоотношения уже после того, как окажутся в определенном месте.



Применение метода ближайшего соседа позволяет делать заключения о характере взаимодействий внутри группы гнезд в целом, но не дает возможности судить об обитателях отдельных гнезд.

Поэтому мы поставили целью разработать метод анализа пространственной структуры колоний птиц на основе наиболее простого исходного материала – схемы расположения гнезд друг относительно друга, который позволит оценивать размер территории, и судить об уровне взаимного антагонизма обитателей отдельных гнезд.

Биологические явления, определяющие пространственную структуру колонии и их математическое представление

Для того чтобы исследовать действие отдельного фактора на расположение гнезд, нужно иметь представление обо всех факторах, которые могут определять это. Анализ литературы показывает, что положение гнезда в колонии определяется: 1) стремлением к совместному гнездованию, что выражается в образовании небольших групп гнезд и собственно колонии (Зубакин, 1983; Панов, 1983а, 1983б; Плюснин, 1983); 2) территориальным антагонизмом – стремлением каждой пары сохранять вокруг себя определенную территорию (Тинберген, 1974; Плюснин, 1983; Kharitonov, Siegel-Causey, 1988; Kharitonov, 1998); 3) неоднородностью местообитания, в котором встречаются участки, обладающие различной привлекательностью для птиц, и области, вообще непригодные для устройства гнезд (Зубакин, 1988; Kharitonov, 1998).

У колониальных видов различают следующие области вокруг гнезда: 1) собственно территория – охраняемая область вокруг гнезда или места, где оно будет построено (Tinbergen, 1956); 2) “домашнее пространство” (home range) – область вокруг гнезда, где птица может передвигаться (Odum, Kuenzber, 1955); 3) сердцевинная

зона (core area) – область вокруг гнезда, в которую не допускаются посторонние особи, за исключением доминантных (см. выше), наличие и размеры которой могут быть установлены только с помощью специальных экспериментов с перемещением гнезд (Kharitonov, 1998). По мнению данного автора, именно сердцевинная зона определяет предельную плотность поселений у озерной чайки (*Larus ridibundus*). Первые две области не идентичны, но во многом сходны и часто рассматриваются как одно целое с разнообразным набором биологических функций (Hinde, 1956). Окологнездовая территория имеет сложную форму и варьирует в процессе формирования колонии (Харитонов, Зубакин, 1984), в противоположность сердцевинной зоне, размер которой мало зависит от структуры местообитания и мало меняется в течение сезона (Харитонов, 1982). Сердцевинная зона жестко связана с расстоянием до ближайшего соседа только в гомогенном местообитании и в сформированной колонии.

Неоднородное распределение участков, пригодных для постройки гнезд, как правило, уменьшает плотность и регулярность распределения последних (Butler, 1981; Penland, 1981; Pierrotti, 1982; Vidal et al., 2001 и мн. др.). В колониях озерной чайки наличие визуальных препятствий между гнездящимися птицами может способствовать снижению дистанции между их гнездами (Зубакин, 1988).

На наш взгляд, имея схему расположения гнезд на колонии в качестве исходной информации, и исключив влияние неоднородности местообитания, мы имеем возможность оценить некоторый средний поперечный размер окологнездовой территории. В том случае, если мы имеем дело со сформированной колонией (т. е. на схеме даны все гнезда колонии), по-видимому, можно оценить размер сердцевинной зоны.

Усреднение всех размеров окологнездовой территории до одного поперечного размера соответствует представлению границы территории в виде окружности с радиу-

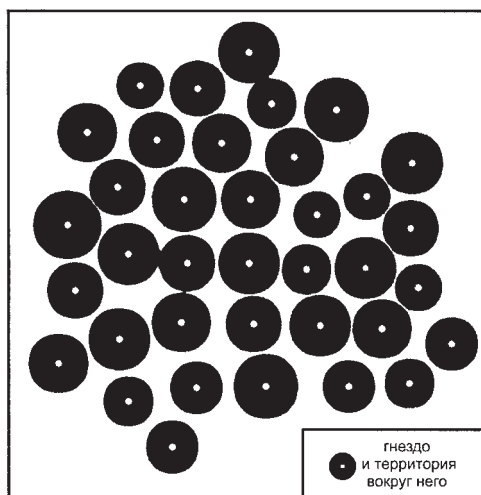


Рис. 1. Территория колонии как наложение круглых окологнездовых территорий на неоднородное местообитание.

Fig. 1. Colony territory as superposition of round nest territories on heterogeneous habitat.

сом, равным половине этого размера. Тогда пространственная структура колонии представляется как набор максимально плотно расположенных окружностей с гнездами в их центрах. Гнезда могут быть сближены друг с другом на расстояние не

меньшее суммы радиусов их окологнездовых территорий, случаи деформации этих окружностей при взаимодействии птиц мы считаем редкими и не рассматриваем. Гнездо может быть устроено только в подходящем для этого участке. Распределение таких участков определяется структурой местообитания. Таким образом, территория колонии будет состоять из участков, покрытых гнездовыми территориями и промежутков между ними (рис. 1).

Пригодность участка для строительства гнезда, за редким исключением, зависит от большого количества независимых причин, поэтому, по аналогии с деревьями на начальных стадиях заселения биотопа, можно принять, что распределение мест, пригодных для устройства гнезд, случайно. Т. е., если $N(S)$ – число таких мест (точек), находящихся в некоторой ограниченной области площади S , то выполнены следующие условия: 1) вероятность того, что в некоторую область A с площадью S_A попадет ровно n точек, зависит от S_A и n , но не зависит от положения A на плоскости и от ее формы; 2) количества точек, попавших в непересекающиеся области, являются независимыми случайными величинами; 3) вероятность того, что в бесконечно малую область

A с площадью ΔS_A попадет больше одной точки, есть величина большего порядка малости, чем ΔS_A (при $\Delta S_A \rightarrow 0$ эта величина равна $o(\Delta S_A)$). В этом случае случайная величина $N(S)$ подчиняется распределению Пуассона с параметром λS :

$$P[N(S) = n] = (\lambda S/n!) * \exp(-\lambda S)$$

Параметр λ здесь соответствует средней плотности точек.

Для параметра λ , выражающего расстояние от любой произвольно взятой точки до ближай-

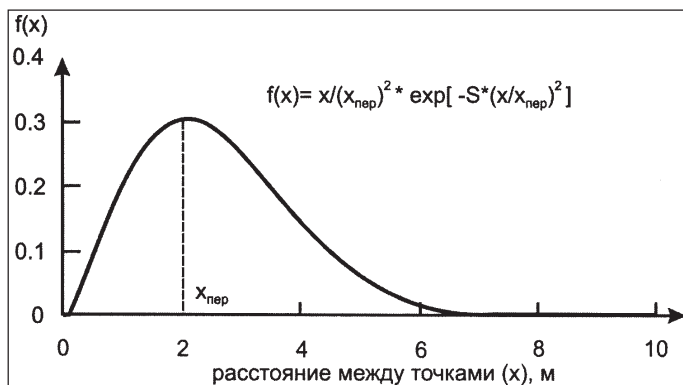


Рис. 2. Плотность распределения расстояний между точками, случайно размещенными на плоскости.

Fig. 2. Frequency function of distances between randomly allocated points.

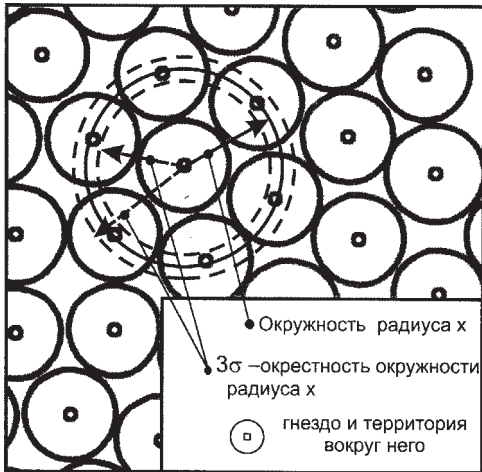


Рис. 3. 3σ -окрестность окружности радиуса x_0 на колонии с регулярным размещением гнезд.

Fig. 3. 3σ -neighborhood of the circumference with x_0 radius on the colony with regularly located nests.

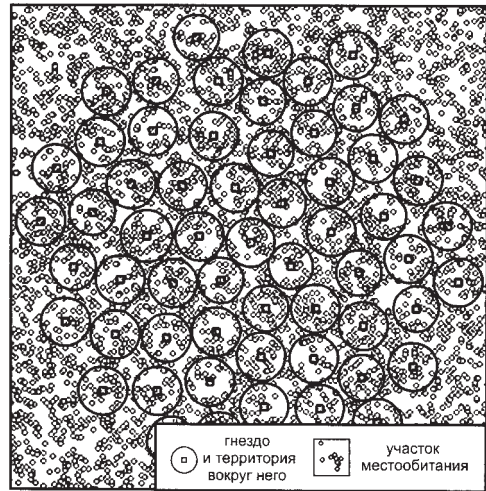


Рис. 4. Размещение гнезд и околосредовых территорий на гомогенном местообитании.

Fig. 4. Allocation of nests and nest territories at homogenous habitat.

шей соседней точки, в пуассоновском поле плотность распределения расстояний будет иметь следующий вид:

$$(1) f(x) = [2\lambda x/\pi] * \exp[-(\lambda/\pi) * x^2].$$

Эта функция плавно возрастает до некоторой точки перегиба $x_{пер}$ (рис. 2), затем резко падает, т. е. с наибольшей вероятностью ближайшая точка будет находиться в окрестности $x_{пер}$. При этом, $x_{пер} = (\pi/2\lambda)^{1/2}$ т. е., чем больше средняя плотность точек, тем меньше величина $x_{пер}$. Тогда равенство (1) можно записать следующим образом:

$$(2) f(x) = x/(x_{пер})^2 * \exp[-1/2(x/x_{пер})^2].$$

Теперь определим, как будут распределяться гнезда, если они будут находиться под влиянием только одного фактора – антагонистических территориальных взаимодействий. Это случай так называемого регулярного распределения точек на плоскости, характерный для популяций многих одиночно-территориальных видов (Панов, 1983б). Величина индивидуальной дистанции от каждого i -го гнезда до его ближайшего соседа x_i будет близкой к некоторой x_0 , характерной для данного вида. Откло-

нения $\Delta x_i = x_0 - x_i$ независимы и находятся в пределах внутривидовой нормы реакции на этот признак. Тогда, согласно определению Винеровского вероятностного процесса (Чистяков, 1987) распределение x будет описываться нормальным законом:

$$(3) f(x) = [1/(\sigma\sqrt{2\pi})] * \exp(-(x-x_0)^2/2\sigma^2);$$

где σ^2 – величина дисперсии x . То есть согласно данному распределению наиболее вероятным ($p = 97,9\%$) местом встречи ближайшего соседа будет 3σ -окрестность величины x_0 (рис. 3). Предельно регулярное распределение точек на плоскости представляет собой правильную гексагональную решетку, в узлах которой расположены точки, т. е. ближайшие соседи некоторой точки находятся в вершинах правильного шестиугольника, центром которого является эта точка. При низких значениях дисперсии x распределение гнезд на плоскости будет иметь вид, близкий к такой решетке.

Поэтому, если рассматривать пространственную структуру колонии как наложение регулярного распределения гнезд на

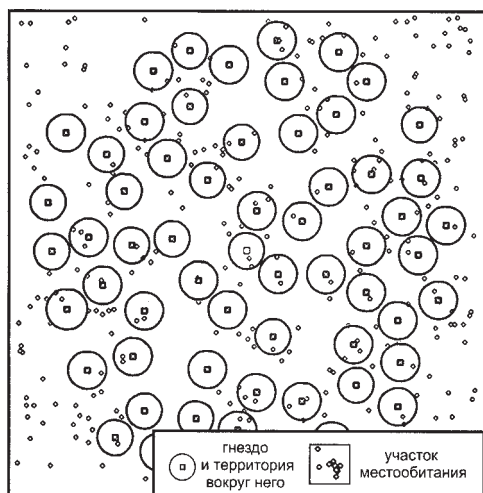


Рис. 5. Размещение гнезд и околוגнездовых территорий на гетерогенном местообитании.

Fig. 5. Allocation of nests and nest territories at heterogeneous habitat.

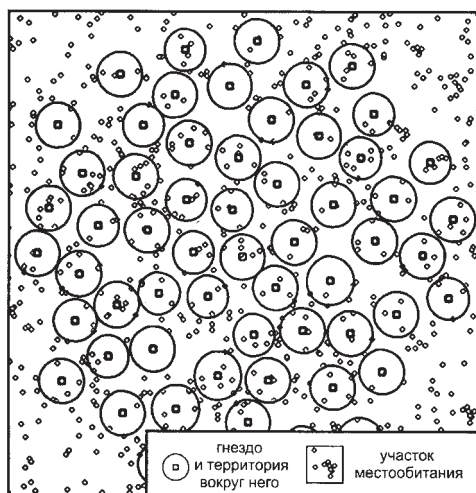


Рис. 6. Размещение гнезд и околוגнездовых территорий на местообитании промежуточной гетерогенности.

Fig. 6. Allocation of nests and nest territories at intermediate habitat.

случайное распределение мест, пригодных для устройства гнезд, то вид этой структуры будет определяться величиной дисперсии x , и соотношением между параметрами $x_{\text{пер}}$ и x_0 . То есть, 1) если $x_{\text{пер}} \ll x_0$ (гомогенное местообитание), то местообитание будет близким к абсолютно пригодному для гнездования и расстояние между ближайшими соседними гнездами будет соответствовать размеру околוגнездовой территории (рис. 4). 2) Если $x_{\text{пер}} \gg x_0$ (гетерогенное местообитание), то случаи соприкосновения территорий между собой будут редки, и в этом случае возможность оценить размер территории около каждого гнезда по расположению соседних с ним гнезд будет небольшой (рис. 5). В этом случае местообитание будет вносить значительный вклад в дисперсию, уменьшая регулярность расположения гнезд. 3) Если $x_{\text{пер}} \approx x_0$ (т. н. промежуточное местообитание), то среди шести ближайших соседей некоторого гнезда будут как соприкасающиеся с ним территории, так и не соприкасающиеся (рис. 6).

Предлагаемый способ оценки размеров околугнездовой территории – программа *Nest*

Если случаи соприкосновения территорий между собой часты, размер территории около гнезда можно оценить, выделив такие территории рядом с ним и рассчитать среднее расстояние до этих “соприкасающихся соседей” (далее – территориальных соседей). Для определения территориальных соседей и оценки размера территории мы разработали следующий алгоритм, который был записан в виде компьютерной программы, получившей название *Nest*, на языке программирования Delphi 5.0.

Программа перебирает поочередно все гнезда колонии и выполняет ряд шагов.

На периферии колоний часто встречаются гнезда, относительно далеко отстоящие от прочих в силу гетерогенности местообитания и вследствие этого вообще не имеющие территориальных соседей. Размер околугнездовой территории у них, очевидно, нельзя определить по расположению

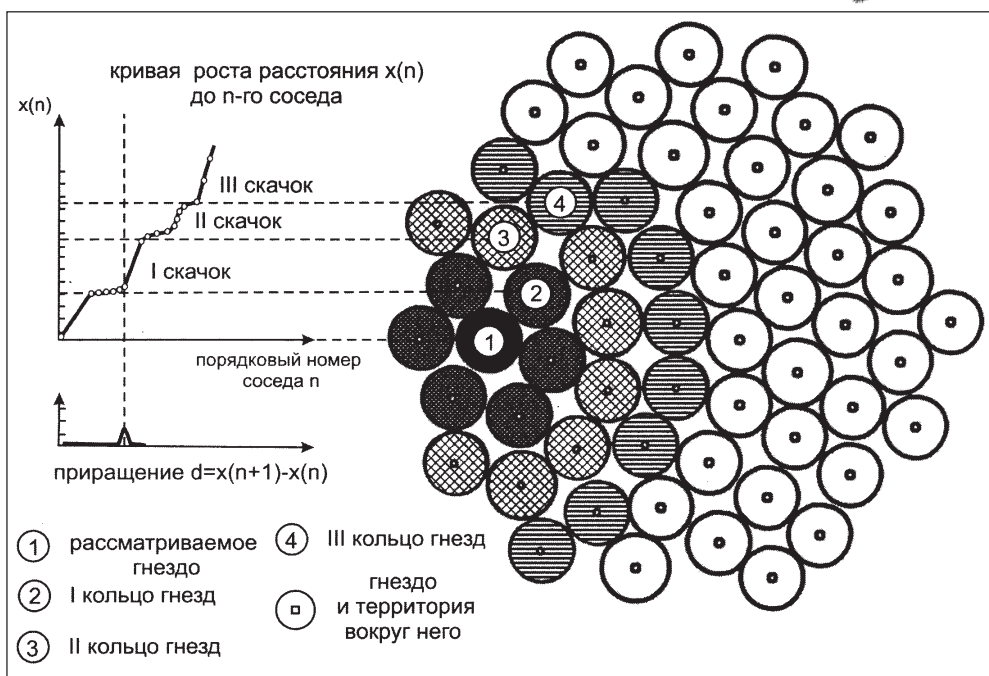


Рис. 7. “Кольцевое” размещение соседей рассматриваемого гнезда и рост расстояния до них на идеальном местообитании.

Fig. 7. “Circular” allocation of neighbors of the given nest and distance growth to the second neighbor at ideal habitat.

соседних гнезд, поэтому, прежде всего, следует выявить эти гнезда и исключить из дальнейшего рассмотрения. Для этого программа делает расчет среднего по колонии расстояния до 1-го ближайшего соседа и исключает все гнезда, для которых эта величина превышает среднюю по колонии более, чем в 3 раза.

После этого программа перебирает оставшиеся гнезда и для каждого вычисляется последовательность x_n расстояний до соседних гнезд. С увеличением n x_n возрастает, но не плавно, а скачкообразно. Наличие скачков объясняется тем, что в плотно заселенной колонии соседние гнезда образуют кольца гнезд, одинаково удаленных от рассматриваемого гнезда (рис. 7).

Первый скачок соответствует кольцу из 6 территориальных соседей, второй – кольцу из следующих 12 гнезд и так далее. Приращение $d = x_{n+1} - x_n$ будет отличным от нуля

только в точке, соответствующей скачку (рис. 7). В случае разреженно расположенных гнезд скачок выражен менее четко, поскольку соседи, не соприкасающиеся территориями, “размывают” кольцо, но приращение d в точке, соответствующей скачку, превышает значения d в соседних точках более чем в 20 раз (рис. 8).

Наличие скачка приращения x_n в точке n служит критерием для определения территориальных соседей гнезда программой *Nest* – это будет набор из n ближайших соседей, где n принимает свое значение, от 1 до 6 для каждого гнезда. Затем программа рассчитывает и усредняет расстояния до них. Полученный в результате параметр $x = (\sum x_n)/n$ служит оценкой размера окологнездовой территории, а параметр $r = x/2$ служит оценкой среднего радиуса этого участка.

Наиболее близким к алгоритму *Nest*

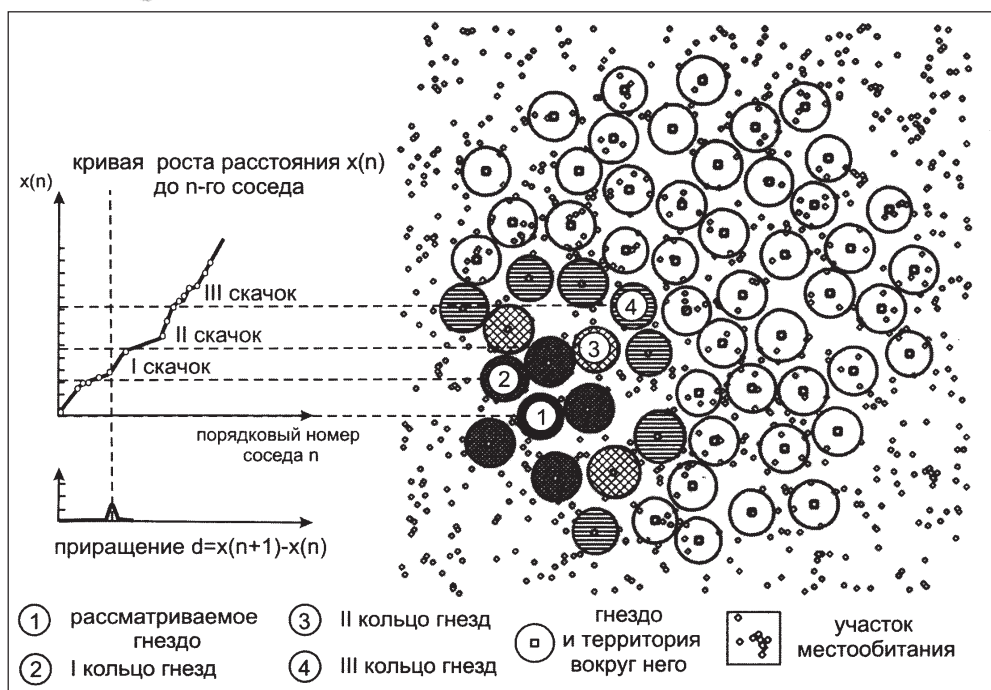


Рис. 8. “Кольцевое” размещение соседей рассматриваемого гнезда и рост расстояния до них на местообитании промежуточной гетерогенности.

Fig. 8. “Circular” allocation of the neighbors of the given nest and distance growth to the second neighbor at intermediate habitat.

традиционным методом анализа пространственной структуры колоний является расчет расстояния до заданного числа ближайших соседей гнезда. Основным отличием алгоритма *Nest* является “индивидуальный” (т. е. для каждого гнезда) выбор числа соседей, расстояние до которых несет информацию о размере территории.

Исходными данными для программы служат декартовы координаты гнезд. Пользователь создает таблицу координат в Microsoft Excel, затем копирует их в рабочее окно программы с помощью буфера обмена. Программа производит расчет, после которого в буфер обмена записываются значения оценки радиуса околосредовой территории r и количество территориальных соседей n для каждого гнезда. Полученная выборка может быть вставлена в окно Microsoft Excell в виде таблицы данных.

Насколько программа Nest точнее традиционных методов?

Для оценки адекватности предложенного метода выполнено тестирование программы на различных объектах. Объекты представляют собой 5 моделей колоний, и две схемы расположения гнезд на реально существовавших колониях озерной чайки и белокрылой крачки (*Chlidonias leucopterus*). Модельный объект – это набор координат гнезд, полученный в результате наложения регулярного распределения гнезд (параметры распределения размеров территорий r_0 , σ^2) на случайное распределение мест, пригодных для устройства гнезд (параметр x_{nep}). Созданы объекты, имитирующие размещение гнезд на местообитании с различной гетерогенностью, степень которой определяется отношением $\alpha = x_{nep} / r_0$

Таблица 1

Относительная погрешность (Δr) определения r_0 и дисперсия (Dr), для различных способов оценки размеров околгнездовой территории*

Ratio error (Δr) of nest territory radius (r_0) calculation and its dispersion (Dr), calculated by different estimation methods of nest territory radius*

| Качество местообитания Habitat quality | $\alpha = x_{\text{пер}}/2r_0$ | Способы оценки размера околгнездовой территории Estimation methods of nest territory dimension | | | | | | | |
|---|--------------------------------|---|-------------|--|------|---|------|---|------|
| | | Программа "Nest" Program "Nest" | | $\frac{1}{2}$ расстояния до 1 соседа $\frac{1}{2}$ distance to 1 nearest neighbor | | $\frac{1}{2}$ среднего расстояния до 3 соседей $\frac{1}{2}$ of mean distance to 3 nearest neighbors | | $\frac{1}{2}$ среднего расстояния до 6 соседей $\frac{1}{2}$ of mean distance to 6 nearest neighbors | |
| | | Δr , % | Dr | Δr , % | Dr | Δr , % | Dr | Δr , % | Dr |
| идеальное (гнездо можно разместить в любой точке) ideal (the nest can be allocated everywhere) | — | –4,73 | 0,01 | –52,12 | 1,63 | –22,42 | 1,89 | 22,81 | 0,97 |
| гомогенное homogenous | 0,35 | –0,67 | 0,04 | –37,73 | 1,32 | –11,17 | 0,98 | 24,08 | 0,79 |
| промежуточное intermediate | 1,00 | 6,92 | 0,15 | –35,57 | 1,66 | –3,49 | 1,29 | 36,45 | 0,81 |
| гетерогенное heterogeneous | 1,57 | 7,67 | 0,18 | –30,50 | 1,62 | 3,83 | 0,95 | 39,59 | 0,99 |
| крайне гетерогенное highly heterogeneous | 2,22 | 21,40 | 0,42 | –38,81 | 1,67 | –9,83 | 1,43 | 23,35 | 1,27 |

* Жирным шрифтом выделены значения, иллюстрирующие наиболее точный способ оценки x_0 в данном местообитании.

* Values, illustrating the most precise method for given habitat, are in bold.

при фиксированных значениях $r_0 = 4$; $\sigma^2 = 0,01$ ($n = 80$).

Если величина $\alpha < 1$, то местообитание гомогенное, если $\alpha > 1$, то гетерогенное. При $\alpha = 1$ местообитание названо промежуточным. Также создан объект, где гнезда размещены на т. н. "идеальном" – полностью однородном местообитании ($\alpha \rightarrow 0$). Тестирование программы *Nest* на модельном объекте заключается в оценке величины r_0 , заданной при создании объекта, с помощью программы. Координаты гнезд смоделированных колоний обрабатываются программой, и вычисляется средний по колонии оценочный радиус территории Mr , который является оценкой величины r_0 .

Точность оценки r_0 в целом по колонии показывает относительное отклонение Mr от r_0 :

$$\Delta r = (Mr - r_0) / r_0.$$

Дисперсия Dr размеров околгнездовых территорий, рассчитанных в программе *Nest*, является оценкой параметра σ^2 и показывает точность оценки радиусов территорий отдельных гнезд.

Для сравнения мы также оценили средний радиус околгнездовой территории на модельных объектах другими методами расчета – как расстояние до 1-го ближайшего соседа, среднее расстояние до 3х и до 6 ближайших соседей. Результаты расчетов представлены в таблице 1.

Таблица 2

Оценка среднего по колонии размера околонебздовой территории M_r , его дисперсии D_r , нормированный коэффициент вариации C_s для колоний двух видов чайковых птиц
 Estimation of mean nest territory dimensions M_r , its dispersion D_r and standardized coefficient of variation C_s for two real colonies of larids.

| Вид Species | Кол-во гнезд, шт. Nest number, ex. | Способы оценки размера околонебздовой территории Estimation methods of nest territory | | | | | | | | |
|-------------------------------|---|--|-------|-----------|---|-------|-----------|---|--------|-----------|
| | | Программа "Nest" Program "Nest" | | | ½ расстояния до 1 ближайшего соседа ½ distance to 1 nearest neighbor | | | ½ среднего расстояния до 3 соседей ½ of mean distance to 3 nearest neighbors | | |
| | | M_r , м | D_r | C_s , % | M_r , м | D_r | C_s , % | M_r , м | D_r | C_s , % |
| <i>Larus ridibundus</i> | 98 | 0,52 | 0,042 | 3,99 | 0,50 | 0,063 | 5,03 | 2,18 | 62,430 | 36,58 |
| <i>Chlidonias leucopterus</i> | 24 | 0,88 | 0,150 | 8,94 | 0,66 | 1,106 | 32,31 | 1,00 | 1,181 | 22,13 |

Не располагая сведениями о размерах территорий на реальных колониях, невозможно проверить точность какого-либо метода их расчета. Однако, сравнивая результаты применения различных методов, можно сделать заключение о том, какой из них лучше. Для этого мы рассчитали средний по колонии оценочный радиус территории M_r и его дисперсию D_r на колониях озерной чайки и белокрылой крачки различными способами, а также оценили точность определения средней через соответствующий показатель C_s (Лакин, 1980). Результаты расчетов представлены в таблице 2.

Материалы, приведенные в таблице 1, показывают, что применение программы *Nest* позволяет оценить средний по колонии радиус околонебздовой территории точнее, чем это позволяет расчет расстояния до заданного количества ближайших соседей в гомогенных местообитаниях. В промежуточном и гетерогенном местообитаниях точность оценки разными методами различается незначительно. В крайне гетерогенном местообитании относительная погрешность оценки r_0 программой *Nest* превышает 20 %, т. е. величина отклонения сопоставима с измеряемой величиной, в этом случае применение программы *Nest*

будет неэффективным. Точность оценки радиусов территорий отдельных гнезд выражается также точностью оценки заданной дисперсии σ^2 через дисперсию результатов расчета D_r . Во всех случаях расчет с применением программы *Nest* позволил оценить σ^2 точнее, чем другие методы. Среди методов оценки размера околонебздовой территории через расстояние до заданного числа ближайших соседей наиболее точным оказался расчет среднего расстояния до 3 соседних гнезд. По сравнению с программой *Nest* этот способ является более точным в местообитании с высокой гетерогенностью.

Сравнение параметров M_r , D_r и C_s , рассчитанных на выборках r полученных различными способами при обработке схем реальных колоний, показывает, что при использовании программы *Nest* наблюдаются наименьшие величины дисперсии, а средняя величина M_r наиболее приближена к генеральной средней (табл. 2).

На основании приведенных в таблицах результатов можно заключить следующее:

1. Среди рассмотренных методов программа *Nest* дает возможность получить наиболее состоятельную и приближенную к генеральной средней оценку размера околонебздовой территории.



2. В том случае, если распределение гнезд по колонии описывается наложением регулярного распределения гнезд на случайное распределение мест, пригодных для устройства гнезда, программа *Nest* дает возможность оценить размер околосредовой территории с погрешностью менее 8 %, за исключением местообитаний с высокой гетерогенностью.

3. Среди более традиционных методов анализа пространственной структуры колоний, таких как расчет среднего расстояния до заданного количества соседних гнезд, наиболее точным является расчет расстояния до 3 ближайших соседей, в том числе в условиях высокой гетерогенности местообитания (т. е. в случае, когда наиболее вероятное расстояние между участками, пригодными для устройства гнезд более, чем в 2 раза превышает средний радиус околосредовой территории).

Приведенные заключения о пригодности программы *Nest* для оценки околосредовой территории колониальных птиц носят вероятностный характер, поскольку основная проверка применимости данного метода выполнена на модельных объектах. Для дальнейшей проверки подобных методов необходимо сравнение результатов их применения с фактическим размером околосредовой территории отдельных особей, измеренных путем наблюдения за поведением птиц.

Последнюю версию программы *Nest* и вспомогательные программы-симуляторы, позволяющие создавать модельные колонии, можно скачать в Интернет по адресу <http://ecoclub.nsu.ru/nest>.

Авторы статьи выражают благодарность м. н. с. Т.В. Ронжиной, к. б. н. А.К. Юрлову, к. б. н. М.А. Потапову, д. т. н. Н.Г. Загоруйко за полезные советы и бескорыстную помощь в выполнении этой работы.

ЛИТЕРАТУРА

Вороной Г.Ф. (1952): Избранные труды. Киев: Изд-во АН УССР. 239-368.

- Галицкий В.В. (1981): О моделировании продукционного процесса в растительном сообществе. - Моделирование биогеоценотических процессов. М.: Наука. 104-118.
- 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.
- Грабарник П.Я., Комаров А.С. (1981): Статистический анализ горизонтальной структуры древостоя. - Моделирование биогеоценотических процессов. М.: Наука. 119-136.
- Зубакин В.А. (1983): Роль различных факторов в возникновении и развитии колониальности у чайковых птиц. - Колониальность у птиц: структура, функции, эволюция. Куйбышев: Изд-во Куйбышевского гос. университета. 37-64.
- Зубакин В.А. (1988): Озерная чайка – *Larus ridibundus* Linnaeus, 1766. - Птицы СССР. Чайковые. М.: Наука. 85-98.
- Лакин Г.Ф. (1980): Биометрия. М.: Высшая школа. 1-293.
- Панов Е.Н. (1983а): Колониальное гнездование у птиц: общий обзор. - Колониальность у птиц: структура, функции, эволюция. Куйбышев: Изд-во Куйбышевского гос. ун-та. 7-37.
- Панов Е.Н. (1983б): Поведение животных и этологическая структура популяций. М.: Наука. 1-417.
- Плюснин Ю.М. (1983): Распределение пар, территориальность и формирование колоний у серебристой чайки. - Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 5 (1): 89-94.
- Тинберген Н. (1974): Мир серебристой чайки. М.: Мир. 1-243.
- Харитонов С.П. (1982): Регуляция плотности гнездования в колонии озерной чайки. Биол. науки. 10: 28-34.
- Харитонов С.П., Зубакин В.А. (1984): Процесс формирования пар у озерных чаек. - Зоол. ж. 63 (1): 95-104.
- Чистяков В.П. (1987): Курс теории вероятностей. М.: Наука.
- Becker P.H., Erdelen M. (1986): Egg size in Herring Gulls (*Larus argentatus*) on Mellum Island North Sea, West Germany: the influence of nest vegetation, nest density, and colony development. - Colon. Waterbirds. 9 (1): 68-80.
- Butler R.G., Janes-Butler S. (1982): Territoriality and behavioral correlates of reproductive success of great black-backed gulls. - Auk. 99 (1): 58-66.
- Butler R.G., Trivel-Piece W. (1981): Nest spacing, reproductive success, and behavior of the great black-backed gull (*Larus marinus*). - Auk. 98 (1): 99-107.
- Clark P.J., Evans P.C. (1954): Distance to the nearest neighbor as a measure of spatial relationships in population. - Ecology. 35.
- Hinde R.A. (1956): The biological significance of territories of birds. - Ibis. 98: 340-369.



- Hötter H. (2000): Intraspecific variation in size and density of Avosett colonies: effects of nest-distances on hatching and breeding success. - J. Avian Biol. 31: 387-398.
- Kharitonov S.P. (1998): Waterbird colony structure: system approach. - Ornitologia. Moscow: Moscow State University. 28: 26-37.
- Kharitonov S.P., Siegel-Causey D. (1988): Colony formation in seabirds. - Cur. Ornithol. New-York, London: Plenum Press. 5: 223-272.
- Odum E.P. Kuenzler E.J. (1955): Measurement of territory size and home range size in birds. - Auk. 72: 128-137.
- Penland S. (1981): Natural history of the Caspian Tern in Grays Harbor, Washington. - Murrelet. 62 (3): 66-72.
- Pierotti R. (1982): Habitat selection and its effect on reproductive output in the herring gull in Newfoundland. - Ecology. 63 (3): 854-868.
- Thompson H.R. (1956): Distribution of distance to Nth neighbor in a population of randomly distributed individuals. - Ecology. 37 (2).
- Tinbergen N. (1956): On the function of the territory of Gulls. - Ibis. 98: 401-411.
- Vidal E., Roche Ph., Bonnet V., Tatoni Th. (2001): Nest-density distribution patterns in a yellow-legged gull archipelago colony. - Acta Oecol. 22: 245-251.

Адрес

*г. Новосибирск,
Россия (Russia).*