

УДК 598.422

СОЦИАЛЬНО ОБУСЛОВЛЕННАЯ СМЕРТНОСТЬ ПТЕНЦОВ У МОРСКОГО ГОЛУБКА (*LARUS GENEI*, LARIDAE). 2. ПРИЧИНЫ И РАЗМАХ ЮВЕНИЛЬНОЙ СМЕРТНОСТИ В ГНЕЗДОВЫХ КОЛОНИЯХ РАЗЛИЧНОЙ ЧИСЛЕННОСТИ И ПЛОТНОСТИ

© 2009 г. **М. Е. Гаузер**, **Л. Ю. Зыкова**, **Е. Н. Панов**

Институт проблем экологии и эволюции РАН, Москва, Россия

e-mail: Larus3@yandex.ru

Поступила в редакцию 19.05.2008 г.

Гнездовые поселения морского голубка состоят из отдельных групп гнезд (колоний, субколоний, число гнезд в которых может быть различным, а плотность составлять: от 1.7 до 5.5 гнезд на 1 кв. м). Средний размер кладки и число погибших яиц не зависят от числа гнезд в субколонии. Потери репродуктивного потенциала являются следствием инфантицида, обусловленного скоплением большого числа выводков на ограниченной площади. Высокая плотность птенцов наблюдается только в крупных субколониях с асинхронным вылуплением. Скопление птенцов увеличивает дезорганизацию вследствие движения выводков внутри субколонии. Субколонии, в которых вылупление происходит синхронно, выводки покидают одновременно и накопления птенцов здесь не происходит. Независимо от того, все ли птенцы вылупились и готовы ли они к активному передвижению, родители стремятся покинуть субколонию и увести выводок через 3–5 дней после вылупления первого птенца. В результате некоторые, как правило, более слабые птенцы отстают от выводка. Отставшие птенцы стараются вернуться в крупную субколонию, но здесь они подвергаются нападению взрослых птиц. Смертность младших (третьих в данном выводке) пуховиков максимальна (до 80% всех погибших птенцов). Ювенильная смертность не связана с трофическими факторами и является следствием асинхронного вылупления птенцов.

Район исследования, материал и методы, пространственная структура колоний морского голубка, особенности экологии этого вида и причины ювенильной смертности описаны нами в первом сообщении (Гаузер и др., 2009). В данной статье рассматриваются социо-демографические процессы, репродуктивный успех и дифференцированная смертность птенцов в гнездовых группировках с различной пространственно-демографической структурой.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Формирование поселений морского голубка и их численность. Локальная популяция морского голубка на о-ве Большой Осушной в 1981 г. состояла из пяти поселений. В качестве объекта для изучения пространственной организации гнездовых группировок и динамики социо-демографических процессов было выбрано самое крупное поселение I. Некоторые дополнительные данные были получены в ближайшем к нему небольшом поселении II. Оба поселения сформировались практически одновременно, в течение недели.

Поселение I (435 гнезд) имело протяженность около 100 м при максимальной ширине 15 м. Оно

состояло из девяти колоний (17 субколоний) и одного гнезда, пространственно изолированного от прочих. В разных колониях было от 3 до 96 гнезд, в субколониях – от 3 до 8 (рис. 1). В двух наиболее крупных монолитных колониях, не распадавшихся на субколонии, было сосредоточено 40% всех гнезд: колония I.3 включала 96 гнезд, колония I.6 – 78. Все крупные группировки располагались на дюнах, практически лишенных растительности. В отличие от них более мелкие группировки были локализованы в зарослях турнефорции или вблизи них.

Образование поселения I началось из двух эпицентров (термин предложен в работе: Burgtr, Shisler, 1980), отстоящих друг от друга на 65 м. Этими эпицентрами были колонии I.1 и I.2. Основная часть поселения формировалась между ними. Центробежно по отношению к эпицентрам возникла лишь одна поздно сформировавшаяся колония I.9, состоявшая из двух субколоний. Период формирования субколонии I.9.A был очень сильно растянут и продолжался 25 дней, тогда как наиболее поздняя субколония I.9 образовалась всего за 3–4 дня. Следует отметить, что число гнездящихся пар в колониях и субколониях не зависит от длительности их формирования.

Поселение II (34 гнезда) находилось в 194 м юго-восточнее поселения I и состояло из колоний II.1 и II.2. Колония II.1 включала в себя 5 субколоний, четыре из которых находились в зарослях турнефорции и имели по 2–4 гнезда в каждой, а расположенная на открытом месте субколония II.1.Д состояла из 14 гнезд. Минимальное расстояние между гнездами в субколонии II.1.Д было почти вдвое меньше, чем во всех прочих субколониях данной колонии (17.0 и 31.0, соответственно). Таким образом, присутствие растительности не только препятствует росту гнездовой группировки, но и влияет на ее пространственную структуру, способствуя большей изоляции гнезд друг от друга. Все это, как мы увидим ниже, улучшает жизненные перспективы потомства тех пар, которые занимают мало привлекательные для вида участки с густой растительностью. Колония II.2 была расположена на краю поселения пестроносой крачки (*Thalassius sandvicensis*) и занимала площадь около 55 кв. м. Она состояла из 5 гнезд, располагавшихся между гнездами пестроносых крачек (расстояние между гнездами этих двух видов 40–87 см).

Пространственная структура группировок. Элементарной гнездовой группировкой в поселении морского голубка является субколония, которая может состоять из одного гнезда или включать в себя около 100 гнезд (в нашем случае максимально 96 гнезд). Мелкие субколонии, состоящие менее чем из 10 гнезд, относятся к категории линейных однорядных (Панов и др., 1980). Здесь нет “центра” и “периферии”, а перемещение взрослых птиц и птенцов происходит фактически за пределами участка, занятого гнездами.

В субколонии с числом гнезд более 10 обычно удается выделить краевые и центральные гнезда. Это так называемые многорядные субколонии. В них собственники центральных гнезд, покидая субколонию и возвращаясь в нее, вынуждены передвигаться между гнездами, расположенными на периферии. В условиях весьма высокой плотности гнездования это обстоятельство служит важным источником конфликтов между соседями и, следовательно, существенным фактором дезорганизации. Чем крупнее субколония, тем более значим этот фактор для повышения вероятности гибели птенцов, особенно тех, которые вылупились в центральных гнездах.

Плотность расположения гнезд в субколониях не зависит от числа пар, слагающих ее (см. сообщение 1, рис. 2). Лишь в отношении немногих субколоний, расположенных в зарослях турнефорции, можно сказать, что они характеризуются и меньшей численностью, и меньшей плотностью по сравнению с субколониями, локализованными

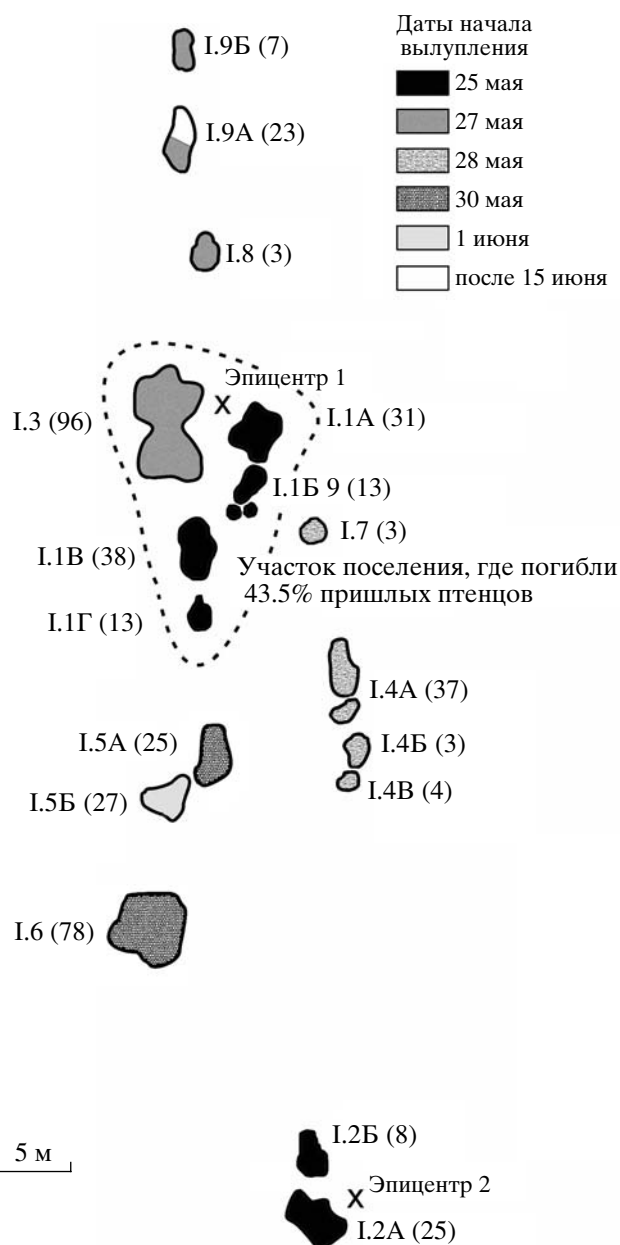


Рис. 1. Формирование поселения I морского голубка на о-ве Шинкаренко (1981 г.). В скобках – число гнезд в субколониях.

на открытых участках. В 20 субколониях поселений I и II плотность составила 1.7–5.5 гнезд на 1 кв. м (в среднем 3.3 ± 0.22), причем в 14 субколониях плотность не выходила за пределы 2.2–3.6 гнезда на 1 кв. м.

Величина кладки и успех насиживания в субколониях с различной пространственно-демографической структурой. Мы не обнаружили достоверных различий в средних величинах кладки у морских голубков в мелких и крупных субколониях (2.71 ± 0.09 и 2.78 ± 0.05 , соответственно, $t = 0/27$). Наименьшей средняя величина кладки оказалась

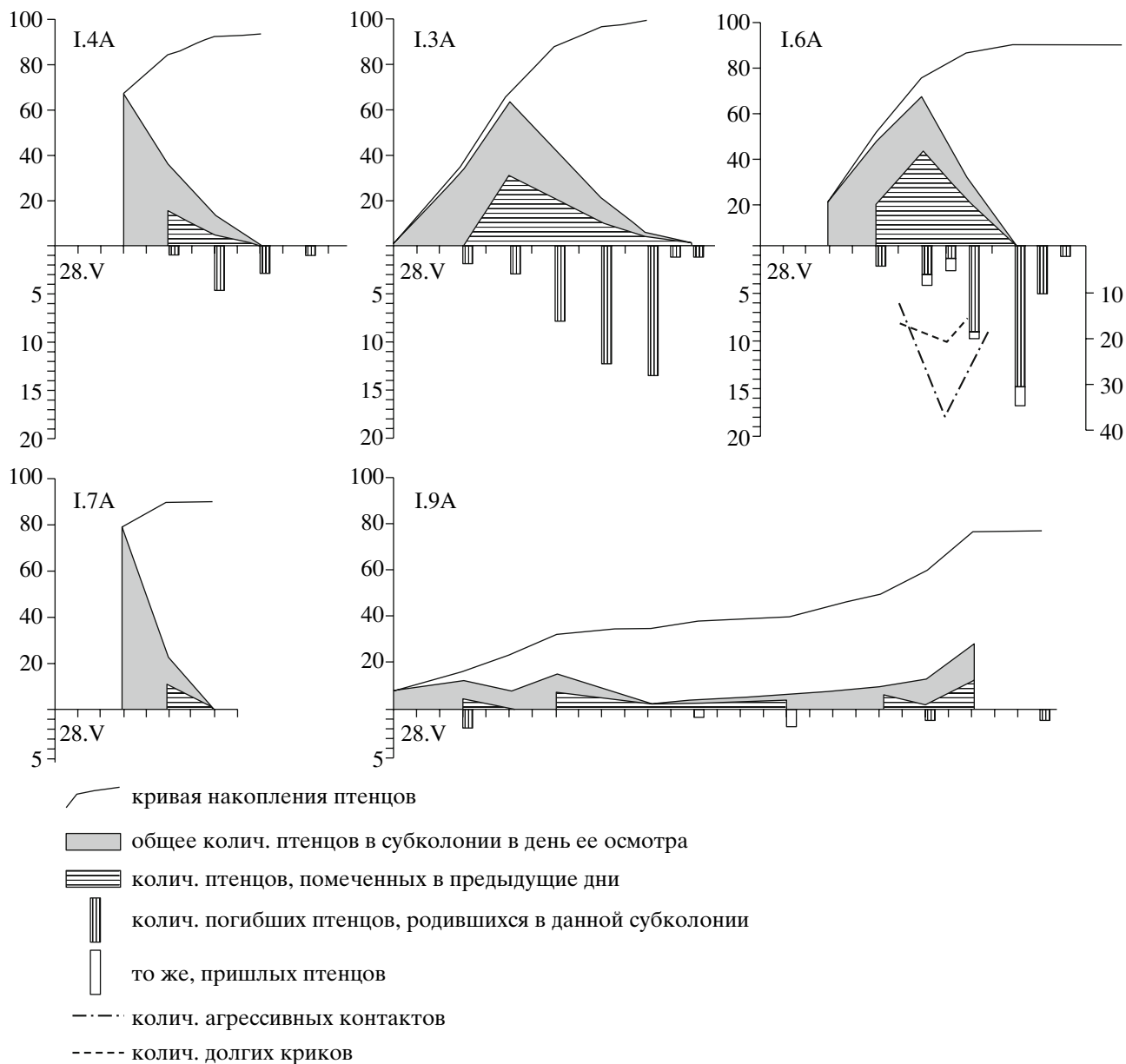


Рис. 2. Ход вылупления, процесс накопления птенцов (ось ординат кверху, %), количество погибших пуховиков (n , ось ординат вниз слева), количество агрессивных контактов и долгих криков в течение 1 ч (ось ординат вниз справа) в субколониях морского голубка. Начало наблюдений 27 мая, цена деления на оси абсцисс 2 сут.

в обеих субколониях наиболее поздно образовавшейся колонии I.9. Эти субколонии состояли из 23 и 7 гнезд (53 и 16 яиц), средний размер кладки в них был равен, соответственно, 2.30 ± 0.48 и 2.28 ± 0.60 . Здесь мы наблюдаем хорошо известный эффект снижения плодовитости к концу сезона размножения.

Не удалось также обнаружить влияния величины субколонии на вероятность появления неоплодотворенных яиц. Наименьшее число таких яиц было найдено в десяти из 11 крупных субколоний поселения I, и только в одной из семи мел-

ких (в наиболее поздно образовавшейся субколонии I.9.Б – два неоплодотворенных яйца из 16 отложенных). В поселении II неоплодотворенные яйца (по одному) были найдены в двух из шести субколоний, состоящих из 4 и 14 гнезд (соответственно, 18.2 и 7.9%). В среднем, по обоим поселениям доля неоплодотворенных яиц была низка – 2.4%. При объеме выборки 1225 яиц столь малое число неоплодотворенных яиц должно быть отнесено к классу случайных событий и подчиняться распределению Пуассона, что не дает возможности говорить о наличии какой-либо зависимости.

Таблица 1. Уровень общей возбудимости и агрессивности взрослых морских голубков в зависимости от числа птенцов в колонии

№ субколонии	Дата	Колич. вылупившихся птенцов		Колич. долгих криков (за 30 мин)	Колич. агонистических контактов (за 30 мин)
		<i>n</i>	% от числа отложенных яиц		
I.5.Б (27)	2.06	8	11.43	0.41	0.15
	5.06	51	72.86	3.20	1.43
	7.06	88	40.00	1.44	1.13
I.6 (78)	1.06	107	52.97	1.10	1.50
	3.06	151	74.75	3.60	1.80
	5.06	66	32.67	2.40	1.30

Примечание. В скобках – количество гнезд.

Степень синхронизации размножения. Темп вылупления птенцов может отличаться в разных субколониях. По степени синхронности вылупления мы разделили субколонии на два типа: “синхронные” и “асинхронные”. В синхронных не менее 50% птенцов вылупляются в первые два дня после начала вылупления. В асинхронных субколониях вылуплению 50% птенцов растягивается более чем на два дня. В некоторых случаях этот процесс занимает до 21 дня (рис. 2).

Из 23 субколоний, находившихся под наблюдением, асинхронными оказались только шесть: субколонии I.3, I.5.Б, I.6 и I.9.А в поселении I и субколонии II.2.В и II.2.Г в поселении II. Среди них субколонии I.3 (96 гнезд) и I.6 (78 гнезд) – были самыми крупными. Естественно, что процесс формирования крупных гнездовых агрегаций был растянут. Субколонии I.5.Б (27 гнезд) и I.9.А (23 гнезда) – наиболее поздно образовавшиеся. Что касается мелких субколоний – II.1.В (6 гнезд) и II.1.Г (4 гнезда), то в них гнезда были разобщены кустиками турнефорции, что, вероятно, сильно уменьшает социальные связи между их владельцами, и их можно рассматривать скорее как “одиночные”, чем в качестве настоящих социальных группировок.

Синхронные и асинхронные субколонии различаются по динамике процесса “накопления” птенцов. Из синхронных субколоний родители, как правило, уводят своих птенцов через 1–2 дня после вылупления последнего. Численность птенцов в такой колонии остается более или менее постоянной: место уведенных птенцов занимают вновь вылупляющиеся. В асинхронных субколониях (I.3, I.6 и I.5.Б) срок пребывания выводков на 1–2 дня больше, чем в синхронных (рис. 2). В результате в асинхронных колониях происходит накопление птенцов, что, как мы полагаем, усиливает дезорганизацию и отрицательно сказывается на их выживаемости. В этих субколониях через

6–7 дней после начала вылупления находилось не менее 35% птенцов (от общего числа птенцов, вылупившихся в каждой из этих субколоний). В абсолютных цифрах это составляет 108, 66 и 27 птенцов, соответственно. Столь значительное число пуховиков, сконцентрированных на ограниченной площади, уже само по себе указывает на высокую частоту межиндивидуальных контактов. За счет самых различных причин дезорганизующего характера (взаимная агрессивность взрослых птиц, временное отсутствие родителей и т.д.) приводит иногда к смешиванию выводков. В таких смешанных выводках, обнаруженных в крупных асинхронных колониях, судьба пришлых птенцов может сложиться неблагоприятно для них.

Как в синхронных, так и в асинхронных колониях действуют различные факторы, приводящие к сходным результатам. Одновременное вылупление и затем массовый увод птенцов из синхронных субколоний вызывает повышение агрессивности взрослых, переадресуемой птенцам и приводящей к их гибели. В асинхронных колониях длительное накопление своих птенцов делает их привлекательными для других выводков, покинувших свои колонии, что также приводит к дезорганизации и гибели пуховиков вследствие нарастающей агрессивности взрослых птиц.

У других видов чаек, в частности у клуш (*Larus fuscus*), синхронизация вылупления положительно влияет на репродуктивный успех, сокращая инфантицид (Mats, 1992).

Агрессивность взрослых птиц. Данные 24-часовых наблюдений за поведением взрослых птиц в колониях показывает, что степень их агрессивности напрямую связана с количеством птенцов, присутствующих в гнездовой группировке. Взаимная агрессивность минимальна на стадии насиживания. В мелких субколониях она остается на низком уровне и в период вылупления птенцов. Иная картина наблюдается в крупных субколони-

Таблица 2. Смертность птенцов из двух поселений морского голубка

Место гибели птенцов	Поселение I (435 гнезд, 1139 птенцов)	Поселение II (34 гнезда, 81 птенец)	Всего (469 гнезд, 1220 птенцов)
В родной субколонии	131 (55.74)	7 (100)	138 (57.02)
В чужой субколонии внутри поселения	41 (17.45)	–	41 (16.94)
По пути в ясли	63* (26.81)	–	63 (26.03)
Всего	235 (100)	7 (100)	242 (100)
Доля погибших птенцов от числа вылупившихся, %	20.63	8.64	19.83

Примечание. В скобках – доля от общего числа птенцов, вылупившихся в каждом поселении, %.

* Среди них 20 птенцов без меток.

ях, где численность птенцов сначала нарастает, а затем, вследствие ухода части выводков, начинает уменьшаться. Табл. 1 показывает, что число конфликтов между взрослыми птицами максимально в период наибольшей численности птенцов в субколонии.

Агрессивность взрослых, проявляющаяся в форме открытых антагонистических столкновений, является одним из следствий повышения общего уровня возбудимости птиц. Удобным показателем такого состояния является число долгих криков, издаваемых особью в единицу времени. В мелких субколониях долгие крики наблюдаются редко на всех стадиях гнездового цикла: как правило, особь их воспроизводит в момент прилета других взрослых птиц в субколонию. Аналогичная ситуация имеет место и в крупных субколониях в период насиживания, но она резко меняется в период вылупления птенцов. Число долгих криков достигает максимума в тот период, когда численность птенцов в субколонии наибольшая (табл. 1).

Дифференцированная смертность птенцов в период миграций выводков. Пока выводок находится в родном гнезде или в его ближайших окрестностях, птенцы лишь эпизодически подвергаются нападению со стороны взрослых птиц. Шансы птенца выжить резко уменьшаются в тот период, когда его родители начинают инициировать перемещение выводка. Птенцы (особенно младшие) подвержены риску на всех этапах перехода выводка из своей субколонии в другие субколонии или ясли (см. Гаузер и др., 2009). Птенец может погибнуть, если он сразу же отстанет от выводка и останется в субколонии, в которой родился. Он может стать жертвой и позже – на пути в другую группировку или после того, как он оказался в составе такой группировки. Учитывая все сказанное, мы выделили три категории погибших птенцов. Это, во-первых, птенцы, погибшие в родных колониях; во-вторых, птенцы, погибшие в чужих субколониях; в третьих, птенцы, най-

денные убитыми за пределами поселений (их мы условно называем погибшими на пути в ясли).

Гипотетически, соотношение в числе трех выделенных категорий должно быть различно в крупных и мелких субколониях. В крупных субколониях среди погибших птенцов должны преобладать особи, отставшие в момент ухода выводка из родной субколонии. Прямые наблюдения показывают, что птенцы морских голубков тяготеют к большим компактным скоплениям особей своего вида. Поэтому родители в крупных субколониях вынуждены многократно совершать попытки увести выводок оттуда. Эти попытки долгое время остаются безуспешными, так как птенцы вновь и вновь возвращаются назад в субколонию. Особенно упорствуют в этом младшие птенцы. Очевидно, что родители зачастую уходят с одним или двумя старшими птенцами, бросая младшего, которого затем заклевают взрослые птицы или он гибнет от голода или переохлаждения.

То же самое тяготение птенцов (и взрослых особей) к крупным скоплениям птиц своего вида обуславливает ускоренную и беспрепятственную эмиграцию выводков из мелких субколоний в крупные гнездовые группировки или в ясли, состоящие из большого числа выводков. Ранняя эмиграция выводков из мелких субколоний должна приводить к повышенной гибели младших птенцов из этих выводков во время миграции и (или) в тех крупных группировках, в которых в дальнейшем оказывается выводок.

Табл. 2 иллюстрирует дифференцированную смертность птенцов из крупного поселения I и поселения II, состоящего из нескольких мелких колоний. В поселении I более 50% погибших птенцов были найдены в родных субколониях. В поселении II среди семи птенцов, погибших в родных субколониях, пять были найдены в наибольшей субколонии II.1.Д. Очевидный негативный эффект высокой численности демонстрирует учет

птенцов-мигрантов, погибших в чужих субколониях. Мертвые птенцы-иммигранты были найдены в большинстве субколоний крупного поселения I (максимальное число – в самой крупной субколонии I.3, см. рис. 3). Но таких мы не обнаружили ни в одной из субколоний поселения II. Это обстоятельство еще раз подтверждает большую привлекательность крупных кластеров для птенцов, как своих, так и чужих.

Высокая смертность птенцов на пути в ясли из поселения I может быть обусловлена травмами, полученными во время эмиграции из родных субколоний. Следует заметить, что мы не находили травмированных птенцов, вылупившихся в поселении II. Общая смертность птенцов значительно выше в поселении I, чем в относительно более мелком поселении II (различия достоверны $p < 0.005$). Отсутствие данных по птенцам, погибшим после ухода из поселения II, может быть следствием неполного учета: среди относительно небольшого числа птенцов, вылупившихся в данном поселении, погибших за его пределами, мы просто могли не найти в обширных зарослях травянистой растительности, среди которых было локализовано это поселение. Кроме того, сравнение смертности птенцов внутри поселения (без учета погибших птенцов, найденных за его пределами) также обнаруживает четкую тенденцию увеличения ювенильной смертности в более крупных колониях.

Линейная зависимость смертности пришедших птенцов от величины субколонии нарушается вмешательством двух факторов. Это, во-первых, местоположение субколонии относительно других субколоний, и, во-вторых, степень завершенности гнездового цикла в той или иной субколонии. Небольшая субколония I.1.Б (13 гнезд) находилась между двумя крупными субколониями I.1.А и I.1.В недалеко от самой крупной колонии I.3 и входила в состав центральной части поселения, где в общей сложности погибло 43.4% всех пришедших птенцов.

Неожиданно высокий процент смертности чужих птенцов в мелких субколониях I.9.В, I.9.А и I.5.Б объясняется поздними сроками существования этих группировок. Они представляли собой компактные скопления выводков в тот период, когда все другие более крупные, но рано образовавшиеся колонии уже перестали существовать.

Дифференцированная смертность птенцов в выводке в зависимости от порядка вылупления. Все сказанное ранее делает понятным факт более высокой смертности младших птенцов (тех, которые вылупляются последними в своих выводках). Их гибель более чем в три раза превышает гибель старших и средних птенцов, вместе взятых. В табл. 3 приведены данные по дифференциро-

Таблица 3. Дифференциальная смертность птенцов морского голубка, родившихся в поселении I (в период до формирования яслей)

Относительный возраст птенцов в выводке	Колич. погибших птенцов		
	В родной субколонии	В чужой субколонии того же поселения	По пути в ясли
Старшие	14 (10.66)	5 (12.19)	6 (13.96)
Средние	11 (8.39)	3 (7.32)	5 (11.62)
Младшие	106 (80.91)	33 (80.49)	32 (74.42)
Всего	131	41	43

Примечания. В скобках – доля погибших птенцов, %. Помимо 215 помеченных птенцов, по пути в ясли были найдены трупы еще 20 птенцов. Судя по их размерам, это были младшие птенцы из выводков. Если включить их в расчеты, то соотношение числа погибших птенцов в зависимости от порядка их вылупления будет следующим: 10.64 : 8.09 : 81.28.

ванной смертности птенцов, оставленных родителями в родной субколонии и на дальнейших этапах миграций выводка.

В то время как различия в смертности старших и средних птенцов не достоверны ($t = 0.71$), младшие птенцы гибнут достоверно чаще старших и средних ($t = 12.2$, $p < 0.001$). Поскольку средние птенцы лишь на два-три дня старше младших в выводке, гибель последних могла бы быть снижена примерно в 7 раз, если бы родители уводили выводок из гнезда хотя бы на три дня позже, чем они делают это обычно. Младшие птенцы к этому времени набрали бы достаточный вес, окрепли и смогли бы следовать в составе выводка не отставая. Ниже мы рассмотрим причины столь странного несоответствия между кажущимися выгодами более позднего увода птенцов и реально наблюдаемыми ранними сроками начала эмиграции выводков из субколоний.

ОБСУЖДЕНИЕ

В 1981 г. в двух исследованных поселениях морских голубков общей численностью 469 пар за 14 дней после начала вылупления погибло 19.8% от числа вылупившихся птенцов. Мы постарались показать в нашем предыдущем сообщении (Гаузер и др., 2009) и в настоящей статье, что в основном (а возможно только в этом) причиной ювенильной смертности является агрессивность взрослых птиц, адресуемая птенцам. Почти все отставшие птенцы (за исключением тех немногих, которых усыновили другие пары) гибнут именно по этой причине. Птенцы подвергаются прямому физическому уничтожению или же, получив более или менее серьезные травмы, теря-

ют ориентировку: уходят из поселения, могут погибнуть и гибнут истощения. Уже вне поселения травмированные птенцы могут вновь подвергаться нападениям со стороны взрослых. Но мы никогда не наблюдали, чтобы взрослые морские голубки поедали убитых птенцов.

Многие авторы (например, Alexander, 1974; O'Connor, 1978) утверждают, что различные формы инфантицида являются адаптивными механизмами оптимизации размера выводка для увеличения возможности выживания старших его членов и улучшения будущего репродуктивного успеха самих родителей. Эта точка зрения была подвергнута убедительной критике (см. Clark, Wilson, 1981; Зыкова и др., 1986). Трудности, с которыми встречаются исследователи, придерживающиеся этой точки зрения, при попытке объяснить массовый инфантицид у изученных нами плотно гнездящихся видов Laridae (*Thalassius sandvicensis*, *L. ichthyaetus*, *L. genei*), подробно рассматриваются в других наших работах (Гаузер, 1981; Зыкова, Панов, 1983; Зыкова и др., 1985, 1986; Костина, Панов, 1982; Панов, Зыкова, 1982, 1987; Панов и др., 1983, 1985). Не останавливаясь подробно на этой аргументации, заметим лишь, что способ кормления птенцов у морского голубка (так же как у черноголового хохотуна) не позволяет объяснить гибель младшего птенца дефицитом корма. Эти чайки отрывают полупереваренную добычу в виде единого куска рыбы (черноголовый хохотун) или компактного комка мелких объектов (морской голубок), на котором все птенцы кормятся одновременно. И, как правило, остаток пищи взрослая птица заглатывает. Это значит, что родители при кормлении птенцов не в состоянии манипулировать родительским вкладом, и количество пищи, съеденное каждым птенцом, зависит только от его собственной активности. Антагонизма между птенцами мы не замечали: они не вступают в прямые конфликты и не мешают кормлению друг друга. Таким образом, в ранний период существования выводка, когда происходит его сокращение за счет потери младшего птенца, пища всегда доступна всем птенцам в равной мере. Наша работа по формированию экспериментальных выводков на огороженной площади также подтвердила отсутствие связи гибели младших птенцов с трофическими факторами (Зыкова и др., 1986; Панов и др., 1985). Предположение, что нехватка корма, не будучи ближайшим детерминантом сокращения выводка за счет потери младшего птенца, является конечным детерминантом в эволюции такого рода отношений, может рассматриваться как чистая спекуляция.

Мы полагаем, что фатальный перелом в судьбе птенцов (особенно младшего) в момент ухода выводка от гнезда – это эпифеномен, обусловленный интерференцией двух разных типов активности – родительского и “миграционного” поведения. Начало миграции трудно объяснить с точки зрения его “полезности” для выводка или его родителей. Покинув свою собственную субколонию, выводок сплошь и рядом направляется в точно такую же субколонию, где перспективы для выживания птенцов не лучше, а возможно и хуже, чем в родной субколонии. Фактически многие выводки иммигрируют в субколонию большего размера и подвергаются агрессивным действиям со стороны хозяев этих субколоний. Кроме того, по пути очень часто теряется младший птенец, который не хочет или не может следовать за родителями. Первоначально мы предполагали, что стимулом для ухода выводка из плотной и крупной субколонии является стремление родителей избежать дискомфорта, порождаемого бесконечными конфликтами с соседями (Гаузер, 1981). Однако тот факт, что большинство выводков направляется в место с еще большей концентрацией птиц, аннулирует правдоподобность высказанного предположения.

Мы думаем, что стремление взрослых птиц к перемещениям с места на место в какой-то степени аналогично так называемому миграционному беспокойству перелетных птиц. Очевидно, подобного рода причины вызывают наблюдаемое иногда дезертирство насиживающих птиц, без всяких видимых поводов бросающих кладки на последних стадиях инкубации, как это мы наблюдали у *L. cachinnans*. Этому предшествует повышение двигательной активности наседки, наступающее за два–три дня до того, как птица бросает гнездо (Зыкова, Панов, 1983). Уменьшение привлекательности гнездовой территории также было первопричиной оставления выводка одним из родителей (обычно самкой), часто наблюдаемое у речной чайки *L. ridibundus*. Самка оставляет своего самца и птенцов за несколько дней до подъема на крыло (Харитонов, Зубакин, 1984).

Вопрос о тонких поведенческих механизмах, ответственных за агрессивность взрослых птиц по отношению к птенцам, требует специального исследования. Наблюдения за мечеными особями в колониях черноголового хохотуна показали, что взрослые птицы нередко травмируют и обрекают на последующую гибель собственных птенцов, при этом самки зачастую бывают агрессивнее птенцов (Костина, Панов, 1982; Гаузер и др., 2009). Очевидно, здесь перед нами вторичное следствие повышения общей возбудимости и агрессивности птиц к концу насиживания, обнаружен-

ное не только у изученных нами чайковых, но и у других видов птиц (Sprig, 1974; Литвиненко, 1980).

По нашему мнению явление массового инфантицида нельзя рассматривать как адаптивное поведение или эволюцию репродуктивной стратегии. При определенных условиях (а именно, агрессивности в условиях высокой численности и плотности гнездования) травмирование птенцов действует против репродуктивного успеха всех взрослых членов поселения. У чайковых птиц, гнездящихся в группах меньшего размера, эффект дезорганизации меньше или совсем отсутствует.

Все сказанное заставляет нас придти к выводу, что явление массового инфантицида в колонии морского голубка является неадаптивным проявлением эффекта “социальной патологии”, обязанного чрезмерно высокой плотности гнездования (Hrdy, 1979). Это своего рода “шум”, присущий любой сложной системе. Приводя к следствиям неадаптивного характера, явления “пренебрежения к потомству” и инфантицида едва ли могут быть устранены индивидуальным отбором, поскольку трудно представить себе механизм эволюции особей, уничтожающих свое потомство. Таким образом, перед нами еще один пример высокой платы, сопутствующей образованию компактных парасоциальных группировок (см. Hoogland, 1979).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гаузер М.Е., 1981. Социально обусловленная смертность птенцов в колониях пестроносы крачки *Thalasseus sandvicensis* Lath. (Laridae) на островах Красноводского залива. 1. Общая характеристика ювенильной смертности и ее возможные причины // Зоол. журн. Т. 60. № 4. С. 530–539.
- Гаузер М.Е., Зыкова Л.Ю., Панов Е.Н., 2009. Социально обусловленная смертность птенцов морского голубка *Larus genei* Vreme. (Aves, Laridae). 1. Общий очерк биологии и предпосылки массового инфантицида // Зоол. журн. Т. 88. № 5.
- Зыкова Л.Ю., Гаузер М.Е., Панов Е.Н., 1986. Асинхронное вылупление как одна из причин ювенильной смертности птенцов морского голубка *Larus genei* Vreme. (Laridae) // Зоол. журн. Т. 65. № 9. С. 1373–1378.
- Зыкова Л.Ю., Панов Е.Н., 1983. Влияние численности и плотности гнездовых поселений на успех размножения у хохотуны *Larus argentatus cachinnans* // Зоол. журн. Т. 62. № 10. С. 1533–1540.
- Зыкова Л.Ю., Панов Е.Н., Гаузер М.Е., 1985. Влияние социальных факторов на рост, развитие и выживаемость птенцов при разных типах колониального гнездования у чайковых птиц // Теоретические аспекты колониальности у птиц. М.: Наука. С. 47–50.
- Костина Г.Н., Панов Е.Н., 1982. Смертность пуховиков и характер персональных связей между птенцами и родителями у черноголового хохотуна *Larus ichthyaetus* // Зоол. журн. Т. 61. № 10. С. 1531–1542.
- Литвиненко Н.М., 1980. Чернохвостая чайка. М.: Наука. 144 с.
- Панов Е.Н., Зыкова Л.Ю., 1982. Социально обусловленная смертность птенцов в колониях черноголового хохотуна *Larus ichthyaetus*. 2. Динамика и различия ювенильной смертности в колониях с различной пространственной структурой // Зоол. журн. Т. 61. № 9. С. 1396–1412. – 1987. Влияние экологических и социальных факторов на репродуктивный успех у черноголового хохотуна *Larus ichthyaetus* // Зоол. журн. Т. 66. № 6. С. 883–894.
- Панов Е.Н., Зыкова Л.Ю., Гаузер М.Е., 1983. Социально обусловленная смертность птенцов у морского голубка *Larus genei* // Поведение животных в сообществе. М.: Наука. С. 123–125. – 1985. Неадаптивный характер асинхронного вылупления у морского голубка *Larus genei* // ДАН СССР. Т. 285. № 2. С. 506–508.
- Панов Е.Н., Зыкова Л.Ю., Костина Г.Н., Андрусенко Н.Н., 1980. Социально обусловленная смертность птенцов и каннибализм в колониях черноголового хохотуна *Larus ichthyaetus*. 1. Масштаб и причины ювенильной смертности // Зоол. журн. Т. 59. № 11. С. 1694–1704.
- Alexander R.D., 1974. The evolution of social behavior // Annu. Rev. Ecol. Syst. V. 5. P. 325–385.
- Burger J., Shisler J., 1980. The process of colony formation among Herring Gulls *Larus argentatus* nesting in New Jersey // Ibis. V. 122. P. 15–26.
- Clark A.B., Wilson D.S., 1981. Avian breeding adaptation: hatching asynchrony, brood reduction and nest failure // Quart. Rev. Biol. 1–36 p.
- Hrdy S., 1979. Infanticide among animals: a review, classification and examination of the implications for the reproductive strategies of females // Behav. Ecol. Sociobiol. V. 1. P. 13–40.
- Hoogland J.L., 1979. Aggression, ectoparasitism, and other possible costs of prairie dog (*Sciuridae*, *Cynomys* spp.) coloniality // Behaviour. V. 69. P. 1–35.
- O'Connor R., 1978. Brood reduction in birds: selection for fratricide, infanticide, and suicide // Anim. Behav. V. 26. P. 79–96.
- Mats L., 1992. Breeding synchrony and reproductive success in lesser Black-backed Gulls (*Larus fuscus*) – an experimental study // 4th Int. Behav. Ecol. Congr. Princeton. N 1. 17–22 Aug. 1992. Abstract. P. 6.
- Sparr E.B., 1974. Individual differences in aggressiveness of Adeliae penguins // Anim. Behav. V. 22. P. 66–70.

**SOCIAL INDUCED MORTALITY OF THE SLENDER-BILLED GULL
(*LARUS GENEI*, AVES, LARIDAE). 2. CAUSES AND RANGE OF JUVENILE
MORTALITY IN BREEDING COLONIES
OF DIFFERENT NUMBER AND DENSITY**

M. E. Gauzer, L. Yu. Zykova, E. N. Panov

*Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow 119071, Russia
e-mail: Larus3@yandex.ru*

Nesting settlements formed by slender-billed gulls are characterized by a distinct clamping pattern of the nest distribution. Local groups (subcolonies) differ in the number of nests but the very high density of nests is their peculiar feature (1.7–5.5 nests per m). The mean size of a clutch and the number of lost eggs do not depend on the nest number in a subcolony. The main loss of the reproductive potential is due to the juvenile mortality resulting from infanticide because of the high density of broods within a limited space. Such a high density of chicks is observed only in the largest subcolonies with asynchronous breeding. Subcolonies with synchronous breeding are characterized by the simultaneous migration of the brood resulted in a quick rarefaction of the clusters. The accumulation of chicks along with an enhanced disorganization due to active interference of numerous families is peculiar to the asynchronous subcolonies. In 3–5 days after the hatching began, the adults tend to leave the vicinity of their nests, no matter whether the hatching has been completed or not and whether all the chicks are ready to move. As a result, some chicks hatch when the parents have left the nests and some fall behind either in natal subcolonies or in the course of moving to neighboring subcolonies. The chicks lagged behind try to return to a large subcolony but there, they are attacked by adults. The mortality of the youngest (“third”) chicks is maximal (up to 80% of the total number of the perished chicks). The mortality of chicks is not related to trophic factors but it is considered to be due to maladaptive asynchronous hatching.