

## Поведение хохотуни (*Larus argentatus cachinnans*)<sup>1</sup> на поздних стадиях репродуктивного цикла<sup>2</sup>

Е. Н. Панов, Л. Ю. Зыкова

Описано социальное поведение взрослых хохотуний на оз. Тенгиз (Казахстан) в позднегнездовой период. В это время не наблюдаются длительные организованные ансамбли поведения, а характерны неожиданные короткие вспышки агрессивности и изолированные, мало связанные с внешним контекстом, действия из репертуара брачного, гнездостроительного и родительского поведения. Птенцы хохотуний могут объединяться в «ясли» численностью от 4 до 17 особей. Состав яслей непостоянен. Рядом с яслями держатся один-два опекуна и несколько претендентов, между которыми возникают агрессивные столкновения из-за опеки. Одна из причин конкуренции из-за опеки птенцов — присутствие в колонии птиц, утративших собственные кладки и выводки. Птенцы могут стать жертвой взрослых птиц, у которых родительское поведение переходит во вспышку агрессивности. Позитивная роль яслей в увеличении выживаемости птенцов не очевидна.

При обсуждении адаптивности колониального гнездования исследователи опираются в основном на данные, относящиеся к начальным стадиям репродуктивного цикла (становление и роль территориальных отношений, сохранность и гибель яиц в период насиживания, суммарный успех размножения на стадии вылупления птенцов). Что касается дальнейшей судьбы колонии после оставления птенцами гнезд, то здесь основное внимание направлено на чисто количественные оценки выживаемости птенцов до момента поднятия на крыло. Соответственно при изобилии этологических исследований ранних стадий гнездования почти отсутствуют даже чисто описательные работы по социальному поведению чаек в период воспитания выводков. Ставший уже привычным факт высокой гибели птенцов в первые недели их жизни еще не получил развернутого объяснения. Адекватный причинный анализ явлений детоубийства и каннибализма у чайковых требует кропотливого исследования структуры индивидуального поведения взрослых особей и птенцов, а также всей системы взаимоотношений в колонии в период завершения репродуктивного цикла.

Настоящая статья представляет собой попытку описания ситуации, обнаруженной нами в одном из колониальных поселений чайки хохотуни (*Larus argentatus cachinnans* Pall.), в Северном Казахстане.

Основные наблюдения проведены с 21 мая по 10 июня 1978 г. на о-ве Смеха, расположенном в пересыхающем заливе юго-западной части оз. Тенгиз. Наблюдения вели из палатки, начиная через час после прихода наблюдателя в колонию, каждый раз не

---

<sup>1</sup> Позже было показано, что это самостоятельный вид *Larus cachinnans*.

<sup>2</sup> Зоол. журн. 1981, 60(11): 1658-1669.

менее 2 ч (всего 31 ч на протяжении 8 дней). Часть сведений получена путем прослеживания индивидуально опознаваемых взрослых птиц с испачканными кровью участками оперения. За время работы на острове проведено несколько абсолютных учетов гнезд, яиц и птенцов. В статье использованы материалы и протоколы наблюдений Н. Н. Андрусенко, М. В. Галиченко и Н. Р. Богатырева, которым авторы выражают искреннюю признательность.

### **Особенности исследованной колонии**

Озеро Тенгиз отличается весьма высокой соленостью и отсутствием собственной ихтиофауны. Ближайший пресноводный водоем расположен в 70 км. Хотя хохотуны – не строгие ихтиофаги, географическое положение о-ва Смеха, несомненно, отрицательно влияет на обеспеченность их колонии пищей. Центр острова занят поселением черноголовых хохотунов *L. ichthyaetus*, а хохотуны гнездятся по периферии острова, непосредственно переходящего в мокрые солончаки, периодически затопляемые при нагонных ветрах. Места гнездования хохотуний – ровный открытый берег, поросший низкой и редкой травой. Лишь в отдельных участках (ближе к центру острова) имеются разреженные кустарниковые заросли, большая же часть колонии хорошо просматривается во всех направлениях и лишена каких-либо укрытий.

Это обстоятельство, как мы полагаем, может иметь серьезные последствия для судьбы птенцов. У номинативной формы серебристой чайки *L. a. argentatus* и у тех пар хохотуний, на гнездовых участках которых имеются кусты, птенцы после оставления гнезд перебираются в основания кустарника и остаются близ этого укрытия много дней спустя. Такое убежище, вероятно (подобно гнезду в более ранний период), – важнейшее условие сохранения единства семьи. Самец и самка сменяют здесь друг друга после поочередных отлучек за кормом, а при совместных отлетах легко находят своих птенцов в одном и том же привычном месте.

При отсутствии убежищ на гнездовом участке ни у птенцов, покинувших гнездо, ни у их родителей нет необходимости оставаться на однажды избранном месте. Выводки вскоре перемещаются на самый край острова и оказываются на ровном и гладком солончаке. В условиях неизбежного недокорма (см. выше) двигательная активность птенцов повышается (Hunt, McLoon, 1975). Птенцы из соседних выводков находятся в сфере взаимной видимости. В случае временного отсутствия обоих родителей (например, во время ложной паники) птенцы начинают перемещаться, двигаясь в

---

сторону ближайших к ним чужих птенцов. Таковы, вероятно, естественные предпосылки образования так называемых «яслей» в исследованной нами колонии хохотуний.

### **Первичный процесс формирования яслей**

Если, ранее не описанные у хохотуни, являются, как мы полагаем, результатом потери персональных связей между родителями и их птенцами. По-видимому, объединение птенцов в большие группы (до 17 особей) можно рассматривать как артефакт, обязанный своим возникновением интенсивным внешним воздействиям тревожащего характера. Мы наблюдали случай, когда при появлении низко над островом вертолета множество птенцов, оставленных поднявшимися в воздух чайками, покинули травянистую часть острова и мгновенно оказались на солончаке, где сразу же объединились в несколько больших групп. Аналогичный эффект должно производить появление на острове крупного хищника и, конечно, наблюдателя. Дополнительное и необходимое условие высокой подвижности птенцов в ответ на общую тревогу в колонии – отсутствие у них постоянных убежищ. Поскольку лишённые кустарниковой растительности острова и голые солончаки – это вполне обычное местообитание хохотуни, то формирование у нее яслей может быть хотя и не обязательным, но вполне обычным явлением.

Отдавая себе отчет в том, что первоначальным стимулом для образования яслей могло быть наше присутствие на острове, мы тем не менее решили более подробно описать и изучить это явление. Это своего рода естественный эксперимент, который позволяет уяснить себе многие стороны взаимоотношений чаек с птенцами (возможность и необходимость взаимного индивидуального узнавания, конкуренция взрослых птиц за возможность опекать ясли, соотношение в этих ситуациях агрессивного и родительского поведения и т. д.).

### **Общая характеристика яслей**

Говоря о яслях, мы имеем в виду объединения птенцов, происходящих более чем из одного выводка. Это могут быть компактные и относительно постоянные группы из небольшого числа пуховиков (два-четыре) с очень значительной разницей в возрасте или же рыхлые скопления из 10 птенцов и более. В последнем случае внутри скопления (яслей) выделяются более мелкие группы, численность и состав которых постоянно меняются, так как птенцы то и дело переходят из одной группы в другую. Например, в одних яслях из 11 птенцов, державшихся в течение 2-часового периода наблюдений на постоянном участке радиусом около 10 м, величина групп менялась следующим

образом: 7–1–1–2, 6–1–2–2, 3–4–2–2, 3–3–3–2, 1–10, 1–8–1–1, 7–2–2. Характер перераспределения 27—30 птенцов на более обширном участке солончака показан в **табл. 1**.

Таблица 1. Изменение численности птенцовых групп из 1—17 особей на протяжении 1 ч (22.V. 1978)

Время наблюдений		Число птенцов в группе											
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	17	Σ
Число групп	15 ч 30 мин	3	-	-	-	-	-	1	-	-	2	-	30
	16 ч 00 мин			2	1							1	27
	16 ч 30 мин	5		1			1		2				30

В пределах участка пребывания яслей держатся обычно не более одной-двух взрослых чаек – «опекунов», лишь кратковременно их может быть больше – до трех-четырех. Вокруг яслей постоянно находится несколько других чаек – «претендентов» (два-четыре, иногда до 11-15), которых опекуны стараются не подпускать к птенцам. Чем больше величина яслей и чем активнее опекуны, тем меньше взрослых птиц может одновременно опекать ясли. На этой почве между чайками возникает конкуренция, выливающаяся в частые агрессивные столкновения между ними. В общей сложности зарегистрировано свыше 140 нападений взрослых птиц друг на друга, в том числе 18 драк. Не менее, чем в половине случаев достоверно зафиксировано нападение опекунов на претендентов.

Как правило, активность претендентов не приводит к насильственному вытеснению ими опекунов. Претендент сменяет опекуна в тот момент, когда последний покидает ясли по собственному почину – обычно без всякой видимой причины. Отмечено 11 случаев неспровоцированного ухода опекунов от яслей. Возможно, что такие птицы отлучаются на кормежку. Однако ввиду высокой текучести контингента птенцов в яслях и в силу того, что последние могут широко перемещаться, кажется весьма мало вероятным, чтобы опекун всегда мог вернуться к тем же самым птенцам, которых он охранял прежде. Имеется много других свидетельств в пользу отсутствия длительных персональных связей между взрослыми чайками и птенцами в яслях.

### **Причины изменений величины и состава яслей**

Величина птенцовых групп может возрастать за счет прихода в них птенцов со стороны и уменьшаться в результате ухода части птенцов из яслей. В обоих случаях наблюдается большое разнообразие в поведении птиц-опекунов. Иногда они сами пытаются

увеличить опекаемые ими группы, активно присоединяя к ним новых одиночных птенцов (четыре случая). Чаще взрослые чайки нападают на пришлых пуховиков, отгоняя их прочь (8 нападений при 15 подходах птенцов к яслям). Создается впечатление, что чем больше птенцов в группе, тем проще войти в ее состав пришлым птенцам. Можно полагать, что птицы, отгоняющие пришлых птенцов от опекаемых птенцов-одиночек или небольших групп в два-три птенца, – это родители со своим собственным выводком. С другой стороны, нам известно два случая, когда родители тратили много усилий на заманивание чужих птенцов, которых они пытались присоединить к собственному выводку. В одной такой ситуации первоначальный выводок из двух пуховиков был увеличен до пяти (Кара-Богаз-Гол, май 1979 г.).

Птицы, нападающие на пришлых птенцов, как правило, делают это лишь в момент первого приближения птенцов-чужаков к опекаемой группе (пять случаев). Если эта группа велика, третируемый птенец позже остается в ней наравне с птенцами-«старожилами». Если группа мала (выводок?), пришлый птенец может подвергнуться нападению и в дальнейшем, так что он бывает вынужден оставить эту группу (два случая). Таким образом, не исключено индивидуальное опознавание взрослыми собственных или чужих птенцов, однако этот механизм, как мы видели, действует далеко не всегда. Претендент, сменяющий опекуна, присоединяется к группе, состоящей из любого числа птенцов. Более того, создается впечатление, что чем больше группа, тем притягательнее она для претендента. Отсюда следует, что чайка «считает своими» всех птенцов в уже сложившейся группе (даже если число пуховиков превышает нормальную величину выводка в 4—5 раз), а «чужими» — новых птенцов, подходящих со стороны. Но и это не является общим правилом.

Крупные ясли могут образовываться за счет слияния двух более мелких. Так, описана ситуация, когда перемещающаяся группа из семи птенцов (с двумя опекунами) подошла к группе из 10 птенцов (один-два опекуна) и слилась с ней. Позже из четырех взрослых птиц здесь остались две, а затем – одна, которая перевела всех птенцов на новое место. В другом случае чайка с двумя птенцами привела их в группу из семи птенцов с одним опекуном. Пришедшая взрослая временно изгнала этого опекуна, но вскоре улетела, оставив с ним всех девять птенцов.

Еще один способ увеличения размеров яслей – это активный захват опекуном чужих птенцов. Например, птица, контролирующая две соседние группы из двух и пяти птенцов, внезапно нападает на проходящую мимо чайку с ее собственным выводком из двух маленьких птенцов и, отогнав ее, пытается увести пуховиков. Несколько попыток

матери приблизиться встречают противодействие узурпатора. Позже этот конфликт заканчивается короткой дракой, в результате которой птенцы вновь переходят к своей матери.

Птенцы постоянно перемещаются из одной группы в другую, а иногда вообще покидают данные ясли. Довольно часто можно видеть одного птенца (22 наблюдения) или двух пуховиков (пять наблюдений) явно разного возраста, широко перемещающихся по солончаку без сопровождения взрослых птиц. Причина ухода птенцов из яслей кроется, как мы полагаем, в их недокорме, стимулирующем поисковое поведение. Опекуны могут оставаться равнодушными к уходу птенцов или же пытаются вернуть их в ясли (15 и 10 случаев соответственно).

Один и тот же опекун в разное время может вести себя по-разному. Важно заметить, что при попытке остановить уходящего пуховика у опекунов иногда наблюдается трансформация элементов родительского поведения в зачаточные формы агрессивности. Эти действия представляют собой полный континуум: мяукающий крик – прикосновение к птенцу клювом – щипок птенца за шею. Первые два действия типичны при позитивных контактах родителей с птенцами (хотя и не всегда), третий – при нападении взрослых на птенцов (см. ниже). Короткий щипок птенца за шею наблюдался при шести попытках опекунов вернуть уходящего птенца в группу (всего отмечено 10 таких попыток). Увод птенцов из яслей претендентами зарегистрирован лишь дважды.

### **Общая характеристика поведения взрослых хохотуний в позднегнездовой период**

Для поведения хохотуний на поздней стадии гнездового цикла характерно, во-первых, обилие действий, не относящихся к собственно родительскому поведению, а причисляемых обычно к категориям агрессивного, брачного и гнездостроительного поведения и, во-вторых, довольно непредсказуемое чередование поведенческих актов из всех четырех перечисленных типов активностей. Здесь мы коротко коснемся пяти традиционно выделяемых элементов поведения (рис. 1).

1. Долгий крик. Постоянное звено агрессивных и сексуальных взаимодействий в период становления территориальных отношений в колонии и при образовании пар. Иногда наблюдается при смене партнеров на гнезде и в сопутствующих ситуациях. У хохотуни существуют три варианта этой демонстрации, которые, вероятно, отвечают разным уровням общего возбуждения: низкому, умеренному и высокому (рис. 1, *б*, *в*, *г*).

В период наших наблюдений долгий крик оказался одним из самых типичных элементов поведения. Он отмечен более 200 раз в самых различных ситуациях. Обычно

этому акту не предшествуют какие-либо активные действия (192 случая) и за ним не следует никаких действий (181 случай). 13 раз он сочетался с попытками нападения на взрослую птицу и 22 раза — с истинным нападением (5 раз – на взрослых, 17 раз – на птенцов). Особенно учащаются долгие крики в ситуации временного скопления большого числа претендентов вокруг яслей, если эти птицы оказываются на близком расстоянии друг от друга и более активно, чем обычно, пытаются войти в контакт с птенцами. В эти моменты резко возрастает число беспорядочных столкновений между несколькими птицами сразу (и опекунами и претендентами), причем угрозы и стычки сопровождаются множеством долгих криков, издаваемых одновременно тремя-пятью птицами. Все эти факты свидетельствуют о тесной связи долгого крика с агрессивными тенденциями.

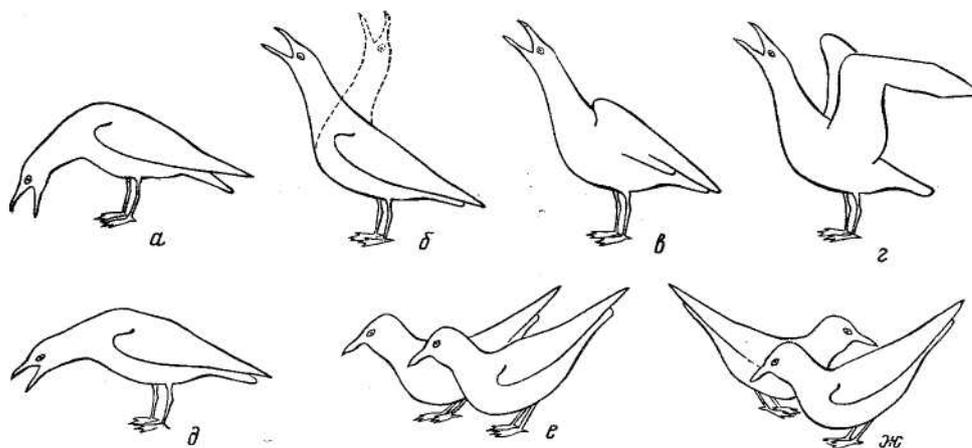


Рис. 1. Некоторые моторные реакции хохотуны: *а* – первая фаза долгого крика; *б*, *в*, *г* – вторая фаза долгого крика, различающаяся по интенсивности проявления (см. текст); *г* – поза при мяукающем крике; *д* – кашлянье в параллельных позициях; *ж* – кашлянье во встречной позиции

Вместе с тем эта реакция обычна и в ситуациях, не содержащих в себе явных признаков межиндивидуального антагонизма. Часто долгий крик издается чайкой подле птенцов, не производя на них отпугивающего действия. В 20 случаях птенцы подходили к взрослой чайке, издающей долгий крик, и за этим не следовало никаких агрессивных действий.

2. Мяукающий крик. По моторике сходен с первой фазой долгого крика (рис. 1, *д*), так что между этими двумя демонстрациями существует множество постепенных переходов. Типичная поза при мяукающем крике исходно связана, вероятно, с движением отрывивания пищи. Эта демонстрация характерна для поведения половых партнеров при кормлении самцом самки, а также служит главным элементом взаимодействий родителей с птенцами.

В период наших наблюдений мяукающий крик отмечался примерно вчетверо реже долгого крика. Как правило, он выступал в качестве элемента типичного родительского поведения, например, когда взрослая птица переводила птенцов с места на место. Однако в трех случаях мяукающий крик сопровождал нападение на птенца и 1 раз сочетался с нападением одной взрослой чайки, на другую; 9 раз мы наблюдали параллельный синхронный проход двух взрослых чаек в позе мяукающего крика, и в этих ситуациях данная реакция кажется связанной с агрессивными тенденциями (см. Beer, 1975).

3. Кашлянье. Типичный элемент гнездостроительного ритуала. Наблюдается также при территориальных конфликтах. Совместные демонстрации кашлянья наблюдались 4 раза с участием двух и один раз – с участием трех птиц. В тех случаях, когда во взаимодействие были включены две особи, они обычно демонстрировали в параллельных позициях и только однажды — во встречном положении (рис. 1 *е, ж*). Ритмичные движения головы в позе кашлянья часто сочетаются с дерганьем травы. Дважды один или оба участника взаимодействия выдергивали травинки из-под партнера. В трех случаях эти совместные демонстрации сопровождалось угрожающими выпадами в сторону партнера, причем один раз все это привело к короткой драке между участниками взаимодействия.

Помимо описанного здесь дерганья травы, в одном взаимодействии самка подбирала травинки с земли (как при гнездостроении) и тут же бросала их. В двух других случаях наблюдалось выдергивание травы из-под другой близко стоящей чайки, и 0 раз – взятие строительного материала вне сочетания с позой кашлянья. Кратковременная поза кашлянья у одиночных птиц отмечена 5 раз, из них дважды – около птенцов. Всего кашлянье зафиксировано у 15 птиц, из которых три определенно и три предположительно были опекунами. Остальные девять особей, вероятно, относились к числу претендентов. По окончании совместных демонстраций кашлянья опекуны трижды направлялись к ближайшим птенцам, принимая около них различные варианты позы мяукающего крика (однажды в этой ситуации опекун коротко продемонстрировал позу кашлянья).

4. Ритмичный крик, при котором чайка быстро вибрирует приоткрытыми челюстями. Обычен в ситуациях тревоги около гнезда. По Тинбергену (1974), свидетельствует о стремлении особи к бегству.

Ритмичный крик зарегистрирован 19 раз. Однако поскольку эта реакция с трудом фиксируется с далекого расстояния (звук очень тихий), эта цифра, вероятно, сильно занижена. Этот сигнал 8 раз отмечен у опекунов и 11 раз – у претендентов. В случаях

использования ритмичного крика претендентами он однажды сменился долгим криком и нападением на птенца, а в другой раз ритмичный крик последовал за нападением взрослой чайки на птенца.

5. Прикосновение клювом к субстрату, клевание земли, дергание травы – это континуально связанные элементы поведения, исходно относящиеся к гнездостроению, но часто выступающие в качестве смещенных действий во всевозможных конфликтных ситуациях. Зачаточное проявление всех этих актов – это, вероятно, реакция «взгляд под ноги», которая предшествует позе мяукающего крика, также тоже весьма изменчивой по интенсивности. Как мы видели, дерганье травы иногда включается в демонстрацию кашлянья. Обилие всевозможных мозаичных и промежуточных вариантов, связывающих движения наклона головы, прикосновения клювом к субстрату, позы мяукающего крика и кашлянья, – все это крайне затрудняет классификацию, количественный и функциональный анализ этой категории моторных реакций, неоднократно отмечавшихся в период наших наблюдений.

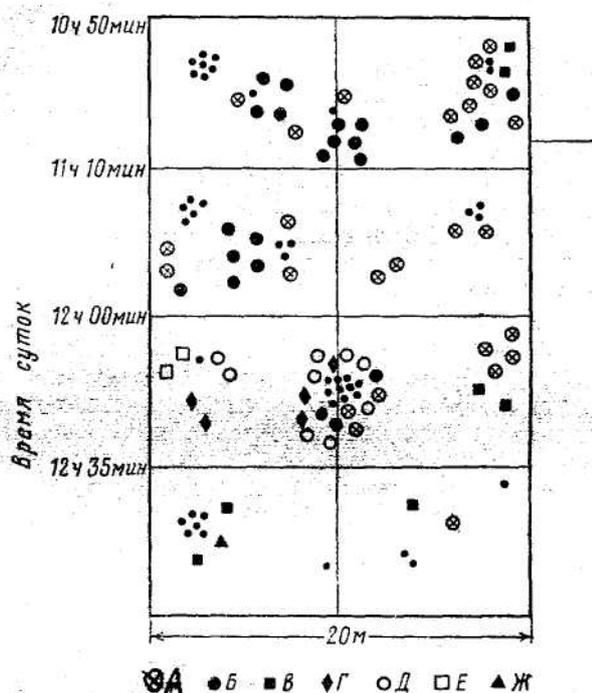


Рис. 2. Динамика перекомбинации птенцов (точки) в яслях и характер смены опекунов А - Ж – взрослые особи

В целом можно сказать, что в этот период почти не приходится наблюдать длительных организованных ансамблей поведения. В частности, для взрослых чаек характерны неожиданные короткие вспышки агрессивности, кажущиеся внешне неспровоцированными, а также изолированные, мало связанные с внешним контекстом

действия из репертуара брачного, гнездостроительного и родительского поведения. Пожалуй, единственный тип взаимодействий между взрослыми особями, достаточно протяженный во времени, – это демонстрация кашляния, когда она совместно выполняется двумя или тремя особями.

### Поведение опекунов

Проанализируем более подробно поведение двух чаек-опекунов, за которыми удалось проследить достаточно длительное время. 29 мая особь *A* (предположительно самец) держалась около яслей из 11 птенцов от начала и до конца периода наблюдений (10 ч 45 мин – 13 ч 10 мин, т. е. 2 ч 25 мин). Особь *B* (предположительно самка) находилась здесь же с момента начала наблюдений до 12 ч 05 мин (1 ч 20 мин). Характер перемещения этих двух птиц в районе пребывания яслей показан на рис. 2, который иллюстрирует также динамику перекомбинации птенцов и характер смены опекунов. Основные характеристики поведения особей *A* и *B* приведены в **табл. 2**<sup>3</sup>.

Таблица 2. Поведение двух особей, опекающих одни и те же ясли

Поведенческие акты	Особь <i>A</i>	Особь <i>B</i>
Неспровоцированные нападения на претендентов	2	5
Нападения на претендентов, когда те оказываются рядом с птенцами	2	5
Нападение на другого опекуна	-	1
Отсутствие агрессивной реакции на претендента, находящегося в непосредственной близости	7	8
Долгий крик	13	7
Мяукающий крик	9	1
Взгляды вниз, прикосновения клювом к субстрату	12	4

В поведении этих двух птиц есть черты сходства, общие для всех опекунов, например, непредсказуемость агрессивных реакций на претендентов. Мы видим, что половина нападений на них не спровоцирована: опекун внезапно нападает на чайку, находящуюся на периферии яслей, даже если та не пытается приблизиться к птенцам. С другой стороны, во многих случаях (число которых в таблице занижено), опекун не нападает на претендента, оказавшегося от него всего в 0,5-1,5 м. В ситуации, когда часть

<sup>3</sup> Чистое время наблюдений за особью *A* – 48 мин, за особью *B* – 45 мин.

претендентов находится на периферии яслей, а некоторые – ближе к их центру, рядом с опекуном, последний во многих случаях нападает на дальнюю, а не на ближайшую к нему чайку.

В целом поведение *Б* характеризуется открытой агрессивностью и почти полным отсутствием элементов родительского поведения. Поведение *А* отличается умеренной агрессивностью и в гораздо большей степени, чем у *Б*, ориентировано на птенцов. Для подтверждения этой мысли рассмотрим данные табл. 2 более подробно.

Из общего числа нападений *Б* на других чаек (11) заслуживают внимания три. Дважды особь *Б* нападала на проходящую мимо чайку с ее собственным выводком, присваивала чужих птенцов и активно не допускала к ним мать. Один раз *Б* напала на *А*, которая не ответила ей тем же. Особь *Б* нападала на других чаек почти в 3 раза чаще, чем особь *А*.

В отличие от особи *Б*, особь *А* в присутствии претендента часто не переходила к прямому нападению, а вместо этого издавала один или несколько долгих криков; 13 ее долгих криков сравнительно равномерно распределяются по всему времени наблюдений. У особи *Б* шесть долгих криков из семи воспроизведены в короткий отрезок времени (2-3 мин), во время внезапного и одновременного вторжения в самый центр яслей четырех чаек-претендентов.

Элементы из комплекса моторных реакций категории 5 (взгляд вниз, прикосновение клювом к земле) плюс мяукающий крик наблюдались в сумме 21 раз у *А* и в 5 раз реже – у *Б*. Эти движения сопровождали шесть непосредственных контактов особи *А* с птенцами, тогда как *Б* только отгоняла от птенцов других чаек, но сама практически с птенцами не контактировала.

У обеих особей (*А* и *Б*) были периоды потери интереса к яслям, когда птицы держались в стороне от птенцов. У *А* этот период был немного короче (7 мин), чем у *Б* (около 10 мин). Все приведенные данные могут свидетельствовать о более слабой и менее устойчивой мотивации родительского поведения у особи *Б* по сравнению с *А*. О том же говорит и факт ухода *Б* от яслей после однократного нападения на нее нового претендента на роль опекуна.

К сожалению, нам не известна ни история, ни последующая судьба особей *А* и *Б*. Однако можно предполагать, что *А* относится к числу постоянных опекунов, а *Б* – к числу временных. Постоянными мы называем таких опекунов, которые изначально не

---

утратили полностью собственного выводка, так что естественное развитие родительского поведения не было прервано на полпути. Стремление опекать чужих птенцов в этом случае – как бы продолжение заботы о собственных птенцах, даже если последние при постоянных перемещениях птенцов в яслях теряют связь с родителем и замещаются чужими птенцами. У временных опекунов с потерей собственного выводка естественный ход взаимодействий с птенцами нарушается, и истинное родительское поведение проявляется отныне периодически или же сменяется нетипичными формами псевдородительского поведения. Одним из признаков последнего может служить гипертрофированная агрессивность, направленная на захват чрезмерно большого числа чужих птенцов, которых опекун только «охраняет» от других чаек, не заботясь о них в истинном смысле слова.

В пользу предположения, что особь *A* – постоянный опекун, свидетельствует факт ее явного тяготения к небольшой группе птенцов в правой части яслей (см. рис. 2). Однако предположение о наличии категорий постоянных и временных опекунов нуждается в дальнейшей эмпирической проверке.

За все время наблюдений за этими яслями ни *A*, ни *B* (как и другие опекуны) не кормили птенцов. Отмечено лишь одно выпрашивание корма птенцами правой группы у особи *A*. Наряду с отсутствием истинного родительского поведения, у особи *A* (и в меньшей степени – у *B*) отмечались элементы гнездостроительного поведения в форме кашляния. Как *A*, так и *B* по одному разу участвовали в парных демонстрациях кашляния, причем партнерами обеих птиц при этом были пришлые особи (видимо, из числа претендентов). В эпизоде с участием особи *A* ее партнер во время такой совместной демонстрации (с одновременным выдергиванием травинок) трижды пытался ударить особь *A* клювом. Взаимодействие закончилось дракой, после которой вторая птица вскоре исчезла из поля зрения.

Хотя, как указывалось выше, отношения *A* и *B* внешне оставались мирными (за исключением единственного нападения *B* на *A*), в двух случаях можно было предполагать скрытый антагонизм. В обеих ситуациях особь *A* приближалась к птенцам (к 1 и к 10), находившимся в центральном участке яслей (а не справа, где *A* пребывала большую часть времени). В эти моменты *B* шла следом за *A*, и их сближение заканчивалось короткими параллельными проходами в слабо выраженных позах мяукающего крика.

В целом в тех случаях, когда два опекуна одновременно присутствуют в яслях, их

поведение нейтрально по отношению друг к другу. Акты агрессии в таких ситуациях отмечены только трижды. Если в момент стычки опекунов в район яслей вторгаются претенденты, опекуны могут совместно отогнать их (один случай). Контакты опекунов с птенцами сводятся в основном к тому, что они собирают пуховиков в единую группу (хотя делают это далеко не все опекуны) или переводят их с места на место. Во время дождя птенцы укрываются под опекунами, причем в том случае, если группа пуховиков велика, только части их удается спрятаться под взрослой птицей. Вместе с тем описано девять случаев нападений опекунов на птенцов из охраняемых ими яслей.

### **Поведение претендентов**

Претенденты в основном ожидают, стоя вокруг яслей в обычных позах или лежа на земле, иногда при этом спят. Как правило, они индифферентны по отношению друг к другу, хотя изредка между ними возможны короткие стычки, возникающие внешне совершенно беспричинно. При нападениях опекунов претенденты слегка отступают или отлетают на 1-2 м, но затем постепенно вновь приближаются к яслям. Иногда претенденту удается приблизиться к маленькой изолированной группе птенцов на периферии яслей, около которой он остается несколько минут — до очередного нападения на него опекуна. Так могут возникать довольно устойчивые связи претендента с периферическими птенцами. Иногда это заканчивается тем, что претендент уводит одного-двух птенцов за пределы яслей, вне сферы постоянной активности опекунов. Чаще же претендент, установивший временную связь с периферической группой птенцов, позже сменяется другим претендентом.

Возможна и другая ситуация, когда претендент, первоначально тяготеющий к периферической группе птенцов, постепенно переходит в роль опекуна. Так, особь *B* (см. рис. 2) около 11 ч 00 мин «освоила» правую периферическую группу из трех птенцов, сменив другую птицу, дежурившую здесь ранее, но дважды изгонявшуюся особью *A*. Затем *B* была также вытеснена особью *A*, но около 12 ч 00 мин *B* вновь оказалась примерно в том же месте — теперь уже с четырьмя птенцами.

*B* переместилась в левую часть яслей, где она держалась около пяти (других!) птенцов. И, наконец, к 12 ч 20 мин особь *B* контролировала уже всю центральную часть яслей (семь птенцов), активно нападая на всех прочих претендентов. Фактически в это время особь *B* заняла место прежних опекунов (*B* и сменивших ее *Г* и *Д*).

Птицы, относимые нами к категории претендентов, в периоды, когда они не проявляют интереса к птенцам, могут вступать во взаимные демонстрации вздергивания

головой или кашляния как друг с другом, так и с опекунами. Взаимодействия претендентов с птенцами, к которым им удается приблизиться, носят обычно мирный или нейтральный характер. Вместе с тем было зарегистрировано семь нападений пришедших птиц на птенцов в яслях.

Нам предстоит обсудить три вопроса: причины конкуренции между взрослыми за опеку выводков, явление детоубийства (в его связях с нормальным родительским поведением) и влияние яслей на выживаемость птенцов.

Вероятно, одна из причин повышенной конкуренции за опеку птенцов — присутствие в колонии птиц, утративших собственные кладки и выводки. Такая ситуация описана, в частности, для императорского пингвина *Aptenodytes forsteri*. У этого вида впервые размножающиеся неопытные птицы часто теряют кладки, а затем пытаются отбивать птенцов у других пар. Однако, не обладая устойчивым родительским поведением, они вскоре бросают чужих птенцов, обрекая их на гибель. Этим псевдородительским поведением обусловлено до 6% ювенильной смертности (Jouventin, 1975). О числе взрослых, утративших потомство в изученной нами колонии, можно судить по данным **табл. 3**.

Таблица 3. Результаты учета гнезд и птенцов на о-ве Смеха (6.V – 2.VI)

Объекты учета	6.V	8-9.V	14.V	21.V	2.VI
Гнезда с кладками	424	338	200	33	0
Пустые гнезда	22	0	0	0	0
Полноценные яйца	1190	899	369	57	0
Расклеванные яйца	20	11	4	0	0
Птенцы	0	22	235	185	99
Общая сумма яиц и птенцов (в скобках — в % к начальному числу яиц)	1210 (100)	932 (77)	608 (50)	242 (20)	99 (8)

Таким образом, успех размножения у хохотуний составляет 8% (от числа отложенных яиц) при среднем количестве выжившего потомства 0,2 птенца на размножающуюся пару. По данным Н. Н. Андрусенко, в 1976 и 1977 гг. успех размножения хохотуний на о-ве Смеха не превышал 25-29%, а средний выход птенцов на пару равнялся 0,8. Минимальный успех в 1978 г. может быть связан с

катастрофически поздней и холодной весной. Так или иначе, не менее 200 пар утратили гнезда и выводки к началу наших наблюдений за поведением птиц в яслях.

Объединение птенцов в ясли, причины которого были рассмотрены выше (открытый ландшафт, голодание, фактор беспокойства) создают еще большую диспропорцию между числом потенциальных и реальных опекунов, стремящихся реализовать свои потенции родительского поведения. Конкуренция такого типа описана у гаги *Somateria mollissima* (Munro, Bedard, 1977). У хохотуний антагонизм между опекунами и претендентами выливается в постоянные столкновения, что приводит к общему повышению агрессивных мотиваций и к дезорганизации их индивидуального и социального поведения.

В условиях крайней бедности кормовой базы опекун, разумеется, не в состоянии прокормить даже часть птенцов в крупных яслях. За 20 ч наблюдений мы отметили 14 случаев выпрашивания птенцами корма, но лишь дважды за этим последовало кормление пуховика (один раз чайка кормила явно чужого одиночного птенца). Опекуны не только не склонны кормить птенцов сами, но и не подпускают к ним других потенциальных поставщиков корма. Не получая пищи, птенцы покидают ясли и пытаются присоединиться к одиночным взрослым птицам или к другим птенцовым группам.

Бродячие птенцы-одиночки или небольшие группы из двух-трех разновозрастных пуховиков вполне обычны в исследованной нами популяции. Эти бродяги, пересекающие открытый солончак, вовлекаются в контакты с взрослыми чайками несколькими различными способами: 1) птенец сам сближается со взрослой чайкой (одиночной или опекающей группу птенцов) и подвергается нападению, после чего следует далее (три случая); 2) птенец привлекает внимание взрослых чаек, которые нападают на него поодиночке или в паре (три случая); убегая от агрессора, птенец может спастись, присоединившись к ближайшим яслям, если не встречает здесь отпора со стороны опекуна (два случая); 3) взрослая чайка — потенциальный опекун принимает, иногда даже кормит его, но затем бросает (10 случаев).

При анализе поведения взрослых птиц в этой третьей ситуации удается выделить несколько вариантов, которые можно выстроить в постепенный ряд, отвечающий силе и устойчивости родительских мотиваций: а) птица подсаживается к одиночному птенцу, но почти сразу же улетает; б) птица садится к птенцу, ведет его некоторое время, приняв позу мяукающего крика, но вскоре покидает приемыша. И в первом и во втором случаях возможна короткая вспышка агрессивности по отношению к птенцу (три случая), а если

последний начинает убегать, взрослая птица может перейти к его преследованию и избиению. Эти агрессивные действия привлекают внимание других чаек, которые или присоединяются к побоищу (обычно в этих случаях птенца бьют две птицы) или же отгоняют агрессора, отвлекая его внимание на себя.

При более устойчивом уровне родительской мотивации контакт бродячего птенца (или птенцов) с садящейся к нему взрослой птицей может перерасти в устойчивую связь. При этом формируется основа новой птенцовой группы (*с*), которая при достаточной активности опекуна может перерасти в крупные ясли (*з*). При спаде родительской мотивации (*д*) опекун оставляет ясли, уступая свое место одному из претендентов.

Коль скоро было сказано, что преследуемые одиночные птенцы спасаются от избиения, присоединяясь к яслям, возникает вопрос, увеличивает ли пребывание в яслях выживание молодняка. Ответ не может быть окончательным в силу неполноты имеющихся данных, однако позитивная роль яслей не кажется очевидной. Мы отметили 13 нападений на одиночных птенцов и 15 нападений на птенцов в яслях (девять — со стороны опекунов, семь — со стороны пришлых птиц). При этих нападениях жестоким избиением подверглись три одиночки и три птенца из состава яслей. В одном из трех последних случаев птенец был унесен за пределы яслей, убит и вскоре съеден.

Среди хохотуний иногда выделяются особи, особенно склонные к нападению на птенцов. К сожалению, пока не удалось выяснить, составляют ли такие особи специализированную категорию «убийц» или же они в другое время могут оказаться в роли опекунов и претендентов.

#### ЛИТЕРАТУРА

Тинберген Н. 1974. Мир серебристой чайки. М.: Мир, 243 с.

Beer C.G. 1975. Multiple function and gull displays. Pp. 16-64 in: Function and evolution of behaviour. Oxford: Clarendon Press.

Hunt G.L., McLoon S.C. 1975. Activity of gull chicks in relation to feeding by parents: their potential significance for density-dependent mortality. *Auk* 92(3): 523-527.

Jouventin P. 1975. Mortality parameters in Emperor penguins *Aptenodytes forsteri*. Pp. 435-446 in: The biology of penguins (ed. B. Stonehouse). Macmillan Press.

Munro J., Bedart J. 1977. Creche formation in the common eider. *Auk* 94(4): 759-771.