

УДК 598.422.1 : 591.526

**СМЕРТНОСТЬ ПУХОВИКОВ И ХАРАКТЕР ПЕРСОНАЛЬНЫХ  
СВЯЗЕЙ МЕЖДУ ПТЕНЦАМИ И РОДИТЕЛЯМИ  
У ЧЕРНОГОЛОВОГО ХОХОТУНА *LARUS ICHTHYAETUS***

Г. Н. КОСТИНА, Е. Н. ПАНОВ

В поселении черноголового хохотуна, состоявшем из двух небольших колоний (24 и 16 гнезд), исследовали взаимоотношения птенцов и родителей. Детально прослежена судьба 26 выводков. Взрослые птицы в некоторых случаях проявляют агрессивность по отношению к собственным птенцам, чаще всего — к младшим в выводке, что обычно кончается смертью птенцов или их изгнанием во время ухода выводков из колонии. Поведение родителей в подобных случаях принципиально не отличается от их поведения по отношению к проникшим в выводок чужим птенцам. Агрессивность родителей служила одной из основных причин различной выживаемости старших и младших птенцов. Выживаемость первых птенцов за первые 20 дней жизни составила 88,0%, вторых — 23,5%, третьих — 0%. Обсуждается ряд гипотез относительно причинной обусловленности явления детоубийства в колониях чайковых птиц с облигатно-колониальным типом гнездования.

Среди факторов, оказывающих отрицательное влияние на успех размножения у колониально гнездящихся птиц, внимание исследователей неизменно привлекает уничтожение взрослыми особями яиц и птенцов собственного вида, имеющее место, в частности, у многих чайковых (обзор литературы см. Гаузер, 1980). Неоднократно предпринимались попытки объяснить это явление с точки зрения его «полезности» для отдельных особей или для популяции и вида в целом. Такой подход представляется несколько односторонним, поскольку он игнорирует саму возможность существования дисфункциональных и нефункциональных форм поведения, выявление и анализ которых составляют самостоятельную научную проблему (Hinde, 1975).

Представляется вполне вероятным, что различные «сбои» в поведении особей будут происходить тем чаще и регулярнее, чем сложнее социальная среда и чем многочисленнее контакты между ними. Именно такая ситуация имеет место в переуплотненных колониях облигатно-колониальных видов чайковых, к числу которых относится и черноголовый хохотун (*Larus ichthyaetus* Pall.). У этого вида процесс выращивания потомства идет на фоне постоянных антагонистических контактов между взрослыми членами поселения, что может оказывать существенное влияние на характер взаимоотношений между участвующими в размножении особями и птенцами. Не исключено, что в этих условиях детоубийство представляет собой побочный эффект гипертрофированной агрессивности взрослых птиц (Панов и др., 1980).

Возникает вопрос, направлена ли агрессивность взрослых только на чужих птенцов или распространяется также на собственных? Казалось бы, агрессия по отношению к собственным птенцам, ведущая к их калечению и уничтожению, возможна лишь в том случае, если родители не способны отличить свое потомство от потомства других пар. Эта традиционная точка зрения базируется на чисто априорном допущении о необходимости прямой корреляции между способностью особи узнавать

близких родственников и степенью проявляемой ею заботы об их благополучии (Hamilton, 1972; Bertram, 1976 и др.). Однако во многих случаях было показано, что родительская забота может быть адресована чужим птенцам (Анзигитова, Зубакин, 1975). В этой работе мы попытаемся показать, что возможна и противоположная ситуация — активная агрессивность со стороны взрослых птиц к собственным птенцам в тот период, когда последние могут индивидуально опознаваться своими родителями.

Наблюдения проведены с 1 по 27 мая 1979 г. в заливе Кара-Богаз-Гёл (северо-западная Туркмения), на острове, где в общей сложности гнездилось 628 пар хохотунов. Всего проведено 95 ч наблюдений, из них 45 — в поселении IV, состоявшем из двух небольших колоний 4.1 и 4.2<sup>1</sup>, находившихся на расстоянии 25 м друг от друга и содержавших первоначально 16 гнезд, 43 яйца (первая) и 24 гнезда, 58 яиц (вторая). В 26 гнездах этого поселения благополучно вылупилось 48 птенцов; все выводки получили индивидуальные метки, и судьба птенцов была детально прослежена до момента ухода из колонии; часть выводков находилась под наблюдением и в дальнейшем. 50 ч было посвящено наблюдениям в других колониях и «яслях». При обработке данных были использованы также некоторые сведения, предоставленные Л. Ю. Зыковой и М. В. Галиченко, которым авторы выражают признательность.

### ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ПТЕНЦОВ И РОДИТЕЛЕЙ В ПЕРИОД ОТ ВЫЛУПЛЕНИЯ ПТЕНЦОВ ДО УХОДА ВЫВОДКОВ

Избранное нами поселение к моменту начала постоянных наблюдений было частично разорено лисицей; в первой из колоний осталось 10 жилых гнезд, во второй — 18. В колонии 4.1 в пяти гнездах вылупилось по два птенца и в четырех — по одному; еще пять птенцов были задавлены при вылуплении. В колонии 4.2 в пяти гнездах вылупилось по три птенца, в восьми — по два, в трех — по одному и еще один птенец был задавлен при вылуплении. Общий ход вылупления птенцов и увода выводков представлен на рис. 1.

В период нахождения птиц на гнездах у 22 пар не было зарегистрировано проявлений агрессивности по отношению к птенцам соседей. У четырех пар наблюдалась угрожающие демонстрации в сторону проходивших мимо их гнезд птиц с птенцами, две пары хохотунов нападали на чужих птенцов, когда те удалялись от своих родителей и приближались к их гнездам; оба раза вмешательство родителей этих птенцов останавливало нападение. Рассмотрим эти два случая подробнее. В первом случае птенец являлся старшим в выводке и был в 2-дневном возрасте уведен из колонии особью, которая, по-видимому, потеряла партнера. После многих тщетных попыток получить корм птенец покинул родителя и зашел в другую колонию, где и подвергся нападению птицы, имевшей собственного птенца того же возраста. Во втором случае птенец в возрасте 5 дней был средним в выводке и уже 2-й день подвергался нападениям собственных родителей. В этот день он был избит родителями и целый час неподвижно пролежал между гнездами. Когда к птенцу вернулась способность двигаться и он начал перемещаться по колонии, на него напала одна из насиживающих самок, имевшая собственного 3-дневного птенца, а затем — и ее партнер.

Только у одной пары наблюдалась агрессия по отношению к собственному младшему птенцу. Разница в возрасте между птенцами в этом выводке составляла 4 дня; младший из птенцов подвергался нападению обоих родителей уже в день своего вылупления, а на следующий день он был найден мертвым.

Родители хохотунов, находящиеся вблизи от своих птенцов, всегда защищают их от нападений других птиц; в наших колониях ни разу не отмечено, чтобы птенец был убит чужими птицами в присутствии роди-

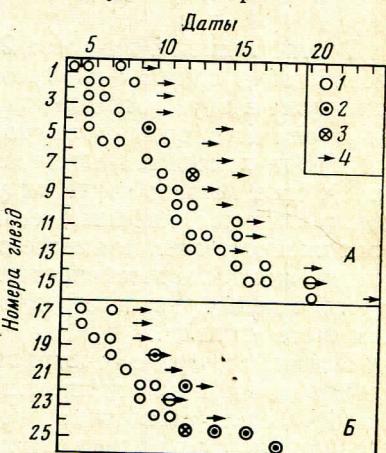
<sup>1</sup> В настоящей работе использована та же классификация и те же обозначения поселений и колоний, что и в статье Панова и Зыковой (1982).

телей<sup>2</sup>. В 1-й и 2-й день жизни птенцы обычно не покидают гнезда без стимуляции со стороны родителей; при опасности они также остаются неподвижно лежать в гнезде. Казалось бы, птенцы этого возраста могут подвергаться агрессии других птиц в основном тогда, когда испуганные родители взлетают с гнезда — например, во время мечения птенцов, произошедшего в этих двух колониях ежедневно (после мечения наблюдатель проходил в укрытие, расположенные в 40 м от ближайших гнезд, и имел полную возможность проследить за возвращением птиц на гнезда). Однако в этой ситуации ни разу не было зафиксировано нападения птиц на чужих птенцов. Более того, убийство птенцов в поселении IV ни разу не произошло во время наблюдений. И тем не менее в колонии 4.1 были найдены убитыми четыре птенца, а в колонии 4.2 — семь. Из них пять (два в первой колонии и три во второй) были убиты в 1-й день жизни, причем два из них — непосредственно в собственных гнездах. В сочетании с тем фактом, что родители оказались способны проявлять агрессивность по отношению к собственным птенцам, это впервые заставило предположить, что к убийству птенцов могут быть причастны их собственные родители. Отметим также, что шесть птенцов, убитых в колонии 4.2, были младшими в своих выводках.

Птенцы старшего возраста при взлете родителей с гнезда (в моменты общей паники) проявляли склонность к объединению в группы, и в больших колониях их неоднократно находили лежащими в чужих гнездах вместе с чужими птенцами; один такой случай отмечен и в нашем поселении. Естественно, возник вопрос, что же происходит дальше с этими птенцами.

В поселении VII было проведено два эксперимента по подмене птенцов. В первом случае у двух пар поменяли их единственных птенцов, имевших возраст 2 и 3 дня. Эти птенцы незначительно различались по размерам и в гораздо большей степени — по окраске. Оба птенца были приняты: приемные родители кормили их в течение 2 последующих дней, а затем увеличили. Во втором случае из гнезда взяли единственного 1-дневного птенца и присоединили его к выводку из трех птенцов, откуда забрали старшего 7-дневного птенца, поместив его к родителям 1-дневного. На новом месте младший из подкидышей сразу же получил несколько легких ударов. На следующий день оба подложенных птенца были живы, и приемные родители их кормили.

В том же поселении в течение недели вели наблюдение за судьбой птенца, брошенного родителями. 20 мая этот птенец в возрасте 3—4 дней был подложен в гнездо с двумя птенцами вместо одного из них. Второй птенец из этого выводка имел примерно такие же размеры, как и подкидыш. Вечером взрослые птицы кормили последнего наравне с собственным птенцом. В середине следующего дня он находился в составе того же выводка, но выглядел мельче другого птенца. Взрослая птица выводила обоих птенцов из гнезда и дважды щипала подкидыша, хотя и не очень энергично. Подкидыш вернулся в гнездо вслед за этой птицей и ее птенцом, низко держа голову, как обычно держат ее подвергающие-



ся агрессии птенцы. 22 мая этого птенца уже не было в составе данного выводка. 23 мая мы видели, как он забирался в другое гнездо под птицу, которая щипала его за голову. Эта птица кормила только двух своих птенцов и не стала кормить чужого; вечером того же дня он был встречен уже в составе группы из четырех птенцов. 24 мая он находился уже в другом выводке, где его кормили и не третировали. Затем он был снова встречен 27 мая во время кольцевания птенцов в колонии 5.1. Таким образом, в течение недели о птенце в той или иной мере заботились минимум четыре пары приемных родителей.

Три брошенных родителями птенца были подложены нами в чужие гнезда в экспериментальном поселении IV. Один птенец в возрасте 3 дней был вечером подложен в гнездо с единственным 5-дневным птенцом. На следующий день подкидыши в колонии обнаружен не был. К вечеру этого дня хозяева гнезда увели из колонии собственного птенца.

Другой 3-дневный птенец был помещен в гнездо с единственным 4-дневным птенцом. Утром следующего дня хозяева этого гнезда находились здесь же, а подкидыши беспризорно бродил в окрестностях колонии.

Третий птенец в возрасте 2 дней был вечером помещен в гнездо с одним яйцом и одним 3-дневным птенцом. Утром подкинутый птенец оказался уже в другом гнезде, находившемся неподалеку. Его новые опекуны имели двух своих птенцов в возрасте 3 и 4 дней. Кроме того, в том же гнезде находился еще один чужой 9-дневный птенец, вскоре ушедший в свое гнездо; когда он уходил, хозяева гнезда, в котором он временно оказался, пытались его ударить. Вечером того же дня самец увел подложенного птенца вместе с двумя своими и всех трех кормил, не проявляя никакой агрессивности по отношению к приемышу, но уже на следующий день приемные родители неоднократно избивали его и в конечном счете изгнали.

Эти опыты продемонстрировали, что у хохотов отсутствует строгое единобразие в их отношении к проникающим в гнезда чужим птенцам. Тем не менее, достаточно очевидно, что результат опытов с подменой птенцов или с их подкладыванием в чужие гнезда может быть оценен не ранее, чем выводок будет уведен с гнезда.

## УВОД ВЫВОДКОВ ИЗ КОЛОННИИ

У разных пар сроки от момента вылупления в гнезде первого птенца до ухода выводка из колонии могли отличаться максимум на 6 дней (рис. 1). Увод птенцов с гнезд в довольно раннем возрасте был характерен не только для данного поселения; так, 19 мая во время наблюдений за уходом из поселения VII девяти выводков было зафиксировано, что три пары вели птенцов, помеченных 18 мая (т. е. вылупившихся не ранее вечера 16 мая, когда производилось предыдущее поголовное мечение), а две пары вели немеченых птенцов, т. е. вылупившихся не ранее 18 мая.

В день ухода выводка весьма отчетливо проявляется неравноценность отношения родителей к собственным старшим и младшим птенцам. Во-первых, оказалось, что возраст младшего из птенцов и его физическое состояние слабо влияют на намерение родителей увести выводок — из 13 пар нашего поселения, имевших в день ухода из колонии более чем по одному птенцу, две пары уводили старших птенцов в день вылупления младших, бросая их в гнезде, а в третьей паре родители просто не обратили внимания на то, что младший из трех птенцов в пути отстал. Во-вторых, в день ухода из колонии еще у четырех пар проявилась агрессивность по отношению к их собственным младшим птенцам. В каждом из этих выводков было по два птенца, разница в возрасте между которыми в двух случаях составляла 2 дня и в двух случа-

ях—1 день. Члены одной из этих пар прямо у гнезда избили младшего птенца до такого состояния, что он не смог за ними следовать. Другие две пары долго избивали птенцов и изгнали их в тот же день, а одна пара избавилась от младшего птенца только на следующий день, уже прия в другую колонию<sup>3</sup>. Более того, был также случай, когда в день ухода из колонии в одном из выводков получил удар от родителей даже их единственный птенец после угрозы в его адрес со стороны одной из соседних птиц.

Сравним историю двух выводков № 6 и № 9, уведенных из колонии в один и тот же день. В первом было три птенца; разница в возрасте между первым и вторым птенцом составляла 1 день, между вторым и третьим—2 дня. Самый младший из птенцов был найден убитым через день после вылупления. По отношению к среднему птенцу слабая агрессивность родителей впервые была отмечена, когда он достиг 4-дневного возраста (один удар за 3 ч). На следующий день было обнаружено, что этот птенец лежит около гнезда без движения, а родители со старшим птенцом стоят в 4 м от гнезда. Когда лежащий птенец обрел способность двигаться, на него напала одна из соседних пар. Эти птицы успели нанести по два удара; затем родители их отогнали и продолжили избиение птенца сами.

Всего в этот день за 5 ч нахождения с родителями третиуемый птенец получил от них 22 удара, но его продолжали кормить наравне со старшим птенцом, как и в предыдущие дни. На следующий день данный птенец получил от родителей 13 ударов в течение часа, после чего его судьба круто переменилась: во время ухода из колонии на этот выводок напала пара хохотунов и после непродолжительной драки отбила себе старшего из птенцов этой пары, которого захватчики тут же начали кормить; средний (до этого третировавшийся) птенец убежал со своими родителями. Сразу же после конфликта он получил от родителей как бы по инерции еще два удара, но в дальнейшем они его больше не трогали.

В другом случае родители благополучно у вели обоих птенцов из колонии, когда младшему из них исполнилось 2, а старшему—3 дня. Через несколько часов после ухода произошло столкновение этого выводка с птицами, отнявшими перед этим птенца у другой пары (см. выше). После четырех взаимных нападений взрослых птиц выводки разошлись, и затем в течение 5 мин родители избавились от своего младшего птенца—он был ими так избит, что не смог идти дальше. Ни разу до этого родители не проявляли агрессивности по отношению к данному птенцу. Некоторые сведения о выводках, в которых агрессивность родителей по отношению к собственным птенцам непосредственно наблюдалась или предполагается, представлены в табл. 1. Хотя данных немного, они, тем не менее, заставляют склоняться к мнению, что ни величина разрыва в возрасте между птенцами внутри выводка, ни абсолютный возраст младшего из птенцов не являются решающими факторами, ответственными за возникновение агрессивности взрослых птиц к своему потомству.

Случай агрессивности взрослых птиц по отношению к младшим птенцам выводка были отмечены и в других колониях. Так, 19 мая из девяти выводков, уведенных из поселения VII, лишь два содержали по два птенца. В одном из них как по дороге в ясли, так и после прихода туда родители кормили (дважды) только старшего из птенцов и систематически избивали младшего: за 1 ч он получил 20 ударов. Возраст птенцов в этом выводке составлял 2 и 1 день.

Интересно, что не только члены различных пар, но и особи из одной пары могут проявлять различную степень привязанности к своим птен-

<sup>3</sup> В день ухода из колонии еще в одном выводке при неизвестных обстоятельствах был убит младший из птенцов.

Некоторые сведения о выводках, в которых родители проявляли агрессивность к собственным птенцам (номера выводков те же, что и на рис. 1)

Возраст птенцов, дни	Птенцы*	Непосредственные наблюдения в выводках №								Предполагаемые случаи в выводках №				
		6	7	9	11	14	15	24	2	3	8	13	19	25
Разница в возрасте между старшим птенцом и младшими	I-II	1	—	1	4	2	2	1	1	1	2	1	1	—
	I-III	3	—	—	—	—	—	—	3	—	—	3	—	—
Возраст птенцов в тот день, когда родители впервые проявили к ним агрессивность	I	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
	II	4	—	2	1	3	2	3	5	7	3	1	2	—
	III	3	—	—	—	—	—	—	1	—	1	—	—	—
Возраст птенцов в день ухода выводка из колонии	I	7	5	3	5	5	4	4	5	5	5	4	4	—
	II	6	—	2	—	3	2	3	4	4	—	3	3	—
	III	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

\* I птенец — самый старший в данном выводке, III — самый младший.

цам и различную агрессивность по отношению к ним. В одном случае самец вечером в отсутствие самки увел птенцов с гнезда и остановился в 50 м от колонии. Вернувшаяся позднее самка улеглась на пустое гнездо, и лишь на следующий день партнеры объединились. В другом случае на этой почве произошел раскол выводка. Птицы вдвоем уводили трех птенцов, имевших возраст 4, 2 и 1 день. Младший из птенцов сильно отставал и, наконец, лег, в то время как остальные продолжали двигаться дальше. Когда оба родителя со старшими птенцами уже сильно удалились от младшего, самец вдруг вернулся к нему; самка же ушла дальше с двумя птенцами. Этого самца с птенцом видели на том же месте в течение еще 3 дней. Он не мог бросить птенца и улететь за кором, так что в конечном счете птенец умер, по-видимому, от голода. Возможно, что у некоторых птиц привязанность к птенцам вообще является довольно слабой — известен случай, когда пара хохотунов бросила своего единственного птенца во время перехода в ясли после приближения наблюдателя.

Что же происходит с выводками после ухода с гнезд? Если это первые выводки в большом поселении и их число достаточно велико, то, скорее всего, из них будут образовываться ясли в непосредственной близости от поселения, если же поселение невелико, а поблизости имеются другие крупные поселения или ясли, то наиболее вероятно, что птицы уведут своих птенцов туда. Относительно части выводков из поселения IV известно их местонахождение в течение нескольких дней после ухода из колонии (см. табл. 2).

Эти данные свидетельствуют о том, что первое время после ухода из колонии хохотуны избегают общества птиц с птенцами намного более старшими, чем их собственные. Вполне очевидно также, что на этом этапе родители не проявляют тенденций к увеличению размеров птенцовых групп, находящихся под их присмотром, за счет чужих или бродячих птенцов; напротив, размеры выводков продолжают сокращаться. В двух случаях после ухода были найдены трупы младших птенцов; еще в трех случаях при повторной встрече выводка оказывалось, что с родителями находится только старший из птенцов, а младший ходит в одиночестве и имеет следы травм на голове и спине. Поскольку эти встречи произошли до того, как выводки пришли в другие колонии или ясли, нельзя исключать возможности того, что и эти птенцы стали жертвами агрессивности собственных родителей. Только относительно трех выводков из всего поселения мы можем предполагать, что в них сохранились и вторые птенцы.

Таблица 2

Сведения о местонахождении и состоянии части выводков после их ухода из поселения

№ выводка	Дата ухода (май)	Число уведенных птенцов	Данные о последующих встречах
1	9	3	Младший птенец отстал в день ухода. 10 и 11.V 2 птенца с родителями держались изолированно от других птиц
17	9	1	11.V — отдельно от других птиц. 12.V — в другой колонии
19	9	2	13.V — родители с 1 птенцом держались изолированно от других птиц
20	10	1	11.V — изолированно от других птиц
2	10	2	11.V — 1 птенец с родителями изолированно от других птиц, 2-й отдельно от выводка
3	10	2	11.V 1 птенец с родителями изолированно от других птиц, 2-й — беспризорный
4	10	1	11.V — изолированно от других птиц
21	11	1	С 14 по 18.V — в другой колонии
23	11	1	12 и 13.V — с одним из родителей, отдельно от других птиц
22	13	2	13.V младший птенец изгнан; старший с 14 по 18.V с родителями в другой колонии
7	14	1	15.V — с родителями в другой колонии
10	14	2	15 и 16.V — птенцы с родителями держались изолированно от других птиц
5	14	1	15.V — изолированно от других птиц
24	14	2	14.V 1 птенец изгнан; 15.V — 1 птенец с родителями отдельно от других птиц
8	15	1	15.V уведен в другую колонию
12	15	2	Птенцы уведены в другую колонию. 18.V найден труп младшего птенца. Старший встречен в другой колонии 23.V
13	16	1	С 16 по 20.V — отдельно от других птиц
11	16	1	С 16 по 18.V — отдельно от других птиц.
14	20	2	21.V найден труп птенца в другой колонии Уведены 20.V в другую колонию, и там младший птенец изгнан; 21.V найден его труп

Наблюдения в других колониях также говорят о том, что в период вождения выводков не происходит увеличения размеров птенцовых групп. Большинство пар водило одного или двух птенцов. Лишь 3 раза были встречены пары, уводившие по три птенца; в одном случае это закончилось расколом выводка, в другом — потерей и в третьем — изгнанием младшего птенца. Только одна пара уводила четырех птенцов, имевших возраст 6, 5, 3 и 1 день. Поскольку кладки из 4 яиц встречаются крайне редко, можно думать, что, по крайней мере, один из птенцов был пришлым из другого выводка. Вскоре самый маленький из них отстал, а 3-дневный был изгнан. После этого двух оставшихся более крупных птенцов изъяли, а на их место подложили двух упомянутых младших птенцов. Птицы их не приняли и в течение получаса продолжали поиски. Когда оба старших птенца были положены в 100 м от того места, откуда их изъяли, взрослые птицы немедленно приняли их и увезли в ясли.

Все это говорит о том, что изгнанные или отбившиеся от своего выводка птенцы имеют довольно мало шансов присоединиться к другим выводкам. Хохотуны, полностью лишившиеся своих птенцов во время нахождения в колонии или в период вождения выводков, в большинстве случаев, видимо, также не склонны к установлению контактов с чужими птенцами. Некоторых птиц можно было довольно уверенно отнести к этой категории. Трижды было отмечено, как птицы пытались мя-

кающими криками подманить к своим пустым гнездам бродячих птенцов. В одном случае птенец не подошел; в двух других — птенцы приблизились к зовущим птицам и подверглись их нападению. Известен также случай, когда пара хохотунов стала подзывать двух бродячих птенцов и провела их примерно 100 м. Когда вся группа оказалась около трупа какого-то птенца (возможно, собственного умершего птенца этой пары), взрослые птицы потеряли интерес к птенцам, и те ушли дальше одни.

О том, что усыновление чужих птенцов происходит довольно редко, отчасти свидетельствует и тот факт, что после ухода большинства выводков в опустевших колониях оставались беспрizорные птенцы, объединявшиеся в группе размером до 5—7 особей и избегавшие взрослых хохотунов. Они кормились, видимо, подбирая остатки пищи у покинутых гнезд и иногда сами уходили в ясли; дважды было зарегистрировано, как такой переход совершали птенцы, державшиеся попарно.

### АГРЕССИВНЫЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ В ПЕРИОД ФОРМИРОВАНИЯ ЯСЛЕЙ И НА ПЕРВЫХ СТАДИЯХ ИХ СУЩЕСТВОВАНИЯ

Уходящие выводки испытывают тяготение друг к другу и часто сближаются без видимых причин, но такое сближение почти всегда сопровождается агрессивным взаимодействием между родительскими парами и их попытками напасть на чужих птенцов. Со временем состав таких групп может несколько стабилизироваться; в частности, около поселения IV в течение 2 дней в относительной близости друг к другу держались четыре выводка, позднее ушедшие в другие колонии и ясли.

Находящиеся за пределами колоний группы взрослых хохотунов с птенцами привлекали внимание посторонних птиц. Последние часто конфликтовали друг с другом, а при случае нападали и на птенцов. Нападавшие на птенцов особи обычно сразу же подвергались атаке кого-нибудь из соседей, зачастую не относящихся к числу родителей; но «защитник» после этого иногда начинал терзать птенца сам<sup>4</sup>. Однако особенно характерным было такое поведение для родителей тех выводков, к которым пытались присоединиться бродячие птенцы. Взаимная агрессивность взрослых птиц вела к тому, что посторонние особи в конечном счете покидали формирующиеся ясли. Динамика численности хохотунов в группе, образовавшейся вокруг вышеупомянутых четырех выводков и одного бродячего птенца, представлена на рис. 2.

Первоначально в составе этой группы находилось два птенца, изгнанных хохотунами из тех выводков, куда мы их подкладывали. Агрессивность родительских пар по отношению к третириумфальным птенцам иногда ослабевала, и последним удавалось включиться в состав какого-нибудь из выводков — даже тех, откуда их однажды уже изгоняли; но через некоторое время птенцов изгоняли вновь, и они предпринимали новые попытки присоединиться к выводкам. Здесь же присутствовали и собственные родители одного из этих птенцов, изгнавшие его днем ранее; эти птицы реагировали практически одинаково и на своего и на чужого птенца, когда те пытались присоединиться к опекаемому ими старшему птенцу. Самец проявлял к обоим птенцам значительно большую терпимость, чем самка.

В конечном счете сначала один, а затем и другой птенец перестали приближаться к другим выводкам и ушли из окрестностей родного поселения. За пределами яслей они также вызывали интерес пролетавших мимо хохотунов, и иногда те садились рядом. Посидев немного, птицы улетали или начинали бить птенцов, но вскоре теряли к ним интерес. Случай с одним из этих птенцов (4-дневным) следует описать

<sup>4</sup> Иногда даже между членами одной пары наблюдалась взаимная агрессивность при избиении ими собственных или чужих птенцов.

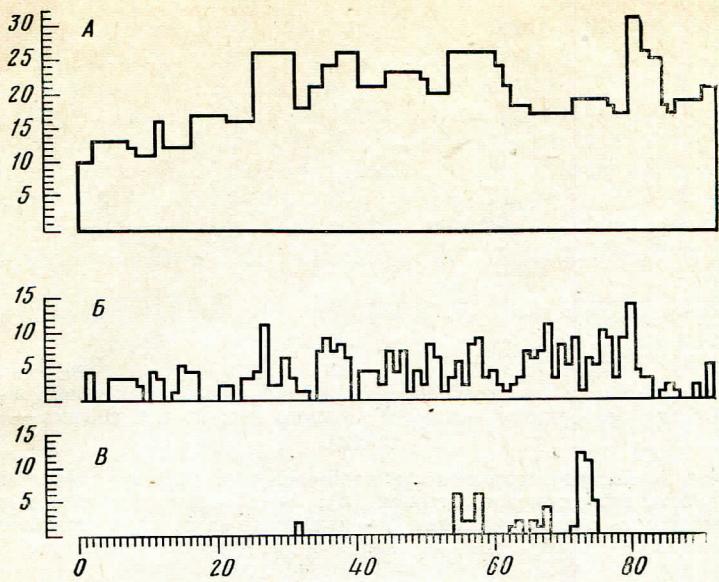


Рис. 2. Динамика событий в группе хохотунов вокруг 4 выводков и 1 бродячего птенца: А — количество взрослых птиц, Б — количество нападений взрослых птиц друг на друга, В — количество агрессивных действий по отношению к птенцам, по оси абсцисс — время, мин

особо: около птенца села пара хохотунов; самец совершил на птенца садку длительностью около минуты, затем отошел, после чего подошла самка и избивала птенца до тех пор, пока он не перестал шевелиться. Оба эти птенца погибли в тот же день.

Первичные, или временные, ясли продолжали существовать в окрестностях крупных колоний и после того, как из самых первых ушедших выводков на мелководных отмелях сформировались основные, более многочисленные ясли. Первичные ясли постоянно пополнялись выводками, лишь недавно уведенными с гнезд, поэтому в них преобладали птенцы младшего возраста даже спустя много дней после начала выпулления птенцов в ближайших колониях (см. рис. 3). Перемещение выводков из одних яслей в другие происходило по мере взросления птенцов. Так, если 16 мая приморские ясли, расположенные на полпути между поселениями и основными яслиями, за 1 ч пополнились четырьмя выводками из птенцов примерно недельного возраста, то 19 мая находившиеся под наблюдением первичные ясли приняли за 4 ч семь выводков, в шести из которых птенцы были в возрасте 3 дней и менее.

Как видно из того же рис. 3, в первичных яслях преобладают выводки из 1—2 птенцов. Слияние выводков и благополучный переход птенцов от одних родителей к другим в этот период не отмечались; не наблюдалось также совместного участия птиц из разных пар в уходе за одной и той же группой птенцов. Более того, в первичных яслях не только бродячие, но и находящиеся с родителями птенцы вызывали агрессивное отношение других родительских пар. В частности, было отмечено, что два птенца недельного возраста, как только от них отошли родители, подверглись нападению соседей. Приморские ясли имели несколько другую структуру. Удалось установить, например, что состав одной относительно изолированной части этих яслей был следующим: вокруг четырех групп птенцов, самая большая из которых насчитывала семь особей, располагалась восемь взрослых хохотунов. Однако характер отношений между этими птицами и птенцами выяснить не удалось.

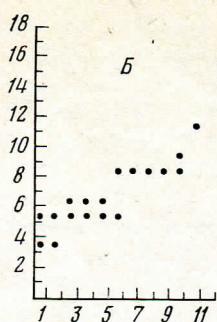
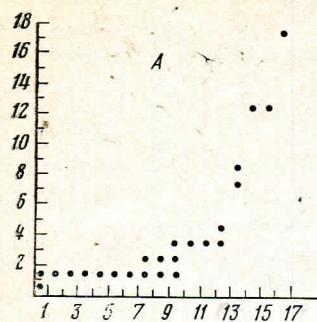


Рис. 3

Рис. 3. Размеры выводков и возрастной состав птенцов в первичных яслях: А — ясли № 1, Б — ясли № 2; по оси ординат — возраст птенцов, дни; по оси абсцисс — номера выводков

Рис. 4. Случаи проявления агрессивности родителей по отношению к собственным птенцам (А) и заботы птиц о чужих птенцах (Б); 1 — птенцы подвергались нападениям, 2 — птицы заботились о чужих птенцах, 3 — нападения на птенцов чередовались с проявлениями заботы о них; по оси координат то же, что на рис. 3

Агрессивные взаимодействия между взрослыми птицами продолжали оставаться весьма интенсивными по крайней мере на первых стадиях существования яслей. При сопоставлении данных по агрессивности хохотунов в яслях с различным соотношением взрослых птиц и птенцов (см. табл. 3) возникает предположение, что частота агрессивных взаимодействий

Таблица 3

*Частота агрессивных взаимодействий между взрослыми хохотунами в яслях с различным соотношением взрослых птиц и птенцов \**

Данные	Тип яслей																	
	первичные формирующиеся						первичные стабильные						приморские					
Число агрессий	18	23	35	42	37	46	11	14	7	6	6	7	32	21	31	35	28	11
Число взрослых птиц	13	17	26	26	23	26	36	35	30	33	32	34	Около 70					
Число птенцов	7						24						Неизвестно					

\* Отсчет делали каждые 10 мин в течение 1 ч.

модействий в яслях пропорциональна как общему числу взрослых птиц, так и отношению их числа к числу птенцов. Если взрослых птиц намного больше, чем птенцов, агрессии постоянны, если же число тех и других примерно равно (т. е. можно думать, что основную массу взрослых составляют родители птенцов), то наблюдаемая агрессивность минимальна. Это также ставит под сомнение возможность включения значительного числа посторонних особей в состав опекунов.

У чаек, как и у многих других птиц, младшие птенцы погибают значительно чаще, чем старшие; обычно основными причинами этого признаются асинхронность вылупления и исходно меньший вес младших птенцов. Однако у черноголового хохотуна ювенильная смертность, несомненно, обусловлена также и прямой агрессивностью родителей по отношению к собственным, в первую очередь, — к младшим птенцам. Из

26 пар, находившихся под продолжительным наблюдением, у семи пар мы наблюдали такую агрессивность непосредственно и еще для шести пар есть серьезные основания ее предполагать. Агрессивность родителей вела к смерти младших птенцов или к их изгнанию из выводка. В наблюдаемом поселении в течение 5 первых дней жизни из 25 старших птенцов погибло два, из 17 вторых — 13, и из пяти третьих птенцов не выжил ни один; выживаемость за первые 20 дней жизни составила, соответственно, 88,0, 23,5 и 0%. Данные за тот же год по динамике ювенильной смертности в других колониях (Панов, Зыкова, 1982) не противоречат предположению, что большинство убитых птенцов младшие в выводках.

Зафиксированы нападения родителей на собственных птенцов в возрасте от 1 до 7 дней<sup>5</sup>. Корреляции между возрастом младших птенцов, величиной разрыва в возрасте между птенцами внутри выводка и агрессивностью родителей, по-видимому, отсутствуют (см. табл. 1 и рис. 4, А). Наиболее вероятно, что повышение агрессивности родителей приурочено к началу периода активного передвижения выводков. Агрессивность родителей по отношению к младшим птенцам в ряде случаев чередовалась с проявлениями заботы о них — птенцов кормили и обогревали и, по крайней мере до момента окончательного изгнания из родного выводка, продолжали защищать от нападений других птиц.

Более того, в период нахождения птиц на гнездах объектом родительской заботы могли становиться и чужие птенцы в возрасте от 1 до 7 дней (рис. 4, Б). Следовательно, если в данный период «опознавание» птенцов и возможно, то оно не определяет дифференцированную агрессивность к своим и чужим птенцам. Если же предположить, что способность к «опознаванию» в традиционном понимании еще не развилась, а разовьется позже, то следует заключить, что родители убивают младших птенцов раньше, чем эта способность сможет сформироваться.

В недавнем обзоре случаев инфантицида у животных Хрдай (Hrdy, 1979) дает следующую классификацию возможных причин этого явления. 1. «Эксплуатация» — использование взрослыми животными убитых детенышем в качестве пищи (каннибализм). 2. «Конкуренция из-за ресурсов», ведущая к уничтожению потенциальных конкурентов. 3. «Манипуляция родительским вкладом» — увеличение шансов на выживание родителей и (или) части их потомства ценой уничтожения другой его части. 4. «Половой отбор» — конкуренция между особями одного пола за возможность оставить потомство ценой уничтожения детенышем конкурента. 5. «Социальная патология» — неизбирательное и непредсказуемое уничтожение молодняка как побочное следствие чрезмерно высокого уровня агрессивности взрослых особей.

При рассмотрении детоубийства у хохотунов изученной популяции сразу отпадает необходимость специально останавливаться на пунктах 1 и 4. Гипотеза № 3 (Trivers, 1972), по мнению Мэйнарда Смита (1981, стр. 226), вообще трудно применима к анализу реальных ситуаций, поэтому дальше мы ее не рассматриваем.

В отношении приложимости пункта 2 к изученной нами ситуации можно сказать следующее. Наши наблюдения позволяют утверждать, что в период нахождения птенцов в гнездах и в первые дни вождения выводков не могло быть и речи о недостатке корма для птенцов — родители добывали такое количество рыбы, что она сплошь и рядом оставалась несъеденной. Относительно обеспеченности птенцов пищей во время пребывания их в яслях мы сведениями не располагаем, но даже если предположить, что на этой стадии по каким-то причинам возника-

<sup>5</sup> Через неделю после начала вылупления в большинстве наблюдавшихся выводков оставалось не более одного птенца.

ет дефицит корма, то приходится признать, что сокращение размеров выводков происходит у хохотунов заблаговременно — до того, как влияние недостатка корма может себя проявить. Ясно, что при этих условиях даже благоприятная кормовая ситуация не может способствовать увеличению успеха размножения за счет выращивания каждой парой большего числа птенцов, поскольку в системе отсутствует механизм обратной связи.

Таким образом, наиболее вероятным остается предположение, что в описанном нами случае детоубийство относится к числу издержек, неизбежных при существовании в условиях постоянной высокой плотности (Панов, Зыкова, 1982). Вопрос о том, почему агрессивность взрослых имеет явный избирательный характер, будучи направлена на младших птенцов, требует дальнейших исследований.

## ЛИТЕРАТУРА

- Анзигитова Н. В., Зубакин В. А., 1975. Об индивидуальном опознавании у полярных крачек *Sterna paradisea* Pontopp., гнездящихся на острове Большой Айнов. — В кн.: Вопросы зоопсихологии, этологии и сравнительной психологии. М.: Изд-во Моск. ун-та, 77—79.
- Гаузер М. Е., 1981. Социально обусловленная смертность птенцов в колониях пестрополосой крачки *Thalasseus sandvicensis* (Laridae) на островах Красноводского залива. 1. Общая характеристика ювенильной смертности и ее возможные причины. — Зоол. ж., 60, 4, 530—539.
- Мэйнард Смит Дж., 1981. Эволюция полового размножения. М.: Мир, 1—271.
- 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. ж., 59, 11, 1694—1705.
- Панов Е. Н., Зыкова Л. Ю., 1982. Социально обусловленная смертность птенцов в колониях черноголового хохотуна *Larus ichthyaetus*. 2. Динамика и размах ювенильной смертности в колониях с различной пространственной структурой. Зоол. ж., 61, 9.
- Bertram B. C. R., 1976. Kin selection in lions and evolution. — In: Growing points in ethology. London — N. Y. — Melbourne: P. P. G. Bateson, R. A. Hinde (eds.), 281—301.
- Hamilton W. D., 1972. Altruism and related phenomena, mainly in social insects. — Ann. rev. Ecol. System., 3, 193—232.
- Hinde R. A., 1975. The concept of function. — In: Function and evolution in behaviour. Oxford: Clarendon press, 3—15.
- Hrdy S. B., 1979. Infanticide among animals: a review, classification and implication for the reproductive strategies of females. — Behav. Ecol. and Sociobiol., 1, 1, 13—40.
- Trivers R. L., 1972. Parental investment and sexual selection. — In: Sexual selection and descent of man. Chicago, ed. B. Campbell, 136—176.

Институт эволюционной морфологии  
и экологии животных  
Академии наук СССР (Москва)

Поступила в редакцию  
4 августа 1981 г.

## MORTALITY OF CHICKS AND STABILITY OF PERSONAL BONDS BETWEEN CHICKS AND PARENTS IN *LARUS ICHTHYAEUS*

G. N. KOSTINA, E. N. PANOV

Institute of Animal Evolutionary Morphology and Ecology, USSR Academy of Sciences  
(Moscow)

### Summary

Interrelations of chicks and parents were studied in a colony of *Larus ichthyaetus* which consisted of two small parts (24 and 16 nests). The fate of 26 broods was followed in detail. The adult birds manifest aggressiveness towards their own chicks in some cases, most frequently towards the youngest in the brood, resulting usually in the death of chicks or their expulsion during the period when the broods leave the colony. The behaviour of parents does not differ in principle in such cases from that towards foreign chicks. The aggressiveness of parents is one of the main causes of different survival rate of older and younger chicks. The survival of the first chicks amounted to 88.0% during the first 20 days of life, that of the second 23.5% and that of the third — 0%. A number of hypotheses concerning the causes of such a phenomenon in the colonies of Laridae with the obligate-colonial type of nesting are discussed.