

УДК 598.422.1 : 591.56

**ВЛИЯНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ И СОЦИАЛЬНЫХ ФАКТОРОВ
НА РЕПРОДУКТИВНЫЙ УСПЕХ У ЧЕРНОГОЛОВОГО
ХОХОТУНА (*LARUS ICHTHYAETUS*)**

Е. И. ПАНОВ, Л. Ю. ЗЫКОВА

По данным трехлетних наблюдений в двух точках гнездования черно-голового хохотуна у юго-восточного побережья Каспийского моря рассматриваются колебания репродуктивного успеха в поселениях разной численности и при разной интенсивности пресса пернатых и наземных хищников. Хохотунья *Larus cachinnans* специализируется в основном на похищении яиц и недавно вылупившихся птенцов черноголового хохотуна (потери до 53%), однако ее хищничество наблюдается лишь в отдельные годы. Разреживая поселение черноголовых хохотунов путем разорения гнезд в разных его участках, хохотуньи снижают смертность птенцов от социальных факторов (детоубийства). Наземные хищники уничтожают только птенцов. Показаны полное отсутствие у черноголовых хохотунов антихищнического поведения и бесполезность эффекта массы как стратегии защиты от хищников. В разные годы роль тех или иных социальных и экологических факторов ювенильной смертности различна, а конечное воздействие сложного комплекса таких факторов на репродуктивный успех черноголового хохотуна определяется непредсказуемым их сочетанием.

В последние годы все больше внимания уделяется значению социальных факторов как регулятора процесса репродукции и их воздействию на конечный репродуктивный успех внутривидовых группировок. Под социальными факторами понимают в первую очередь такие показатели, как уровни численности и плотности особей в группе, в значительной степени предопределяющие характер отношений между ее членами (степень синхронности размножения, конкуренцию за пространство, напряженность агонистических взаимодействий и т. д.). Многие из этих характеристик, формирующих этологический облик вида, в той или иной степени детерминированы генетически. Однако, поскольку реализуются они в конкретной экологической обстановке и так или иначе модифицируются ею, разделение сфер влияния социальных факторов и факторов среды возможно лишь с большой долей условности. Это ведет к весьма широкой изменчивости наблюдаемых нами событий, каждое из которых в известной степени неповторимо и уникально. В одной и той же географической точке в разные годы у одного и того же вида общая ситуация в колонии может быть различной. Это необходимо иметь в виду, когда мы пытаемся сформулировать какие-либо достаточно общие выводы.

В настоящей работе мы попытаемся проиллюстрировать сказанное данными по гнездовой биологии черноголового хохотуна, уделив особое внимание вопросу о тесной взаимосвязи экологических и социальных детерминантов их репродуктивного успеха.

Основные исследования были проведены на о-ве Огурчинском в юго-восточном Каспии с 27.IV по 30.V 1983 и с 20.IV по 13.V 1984. Остров представляет собой узкую полосу суши, вытянутую в направлении с севера на юг. Длина его около 40 км, ширина в разных участках от 2 до 5 км. Преобладающий ландшафт — закрепленные пески с участками ракушечника в межбарханных понижениях. Западный берег представляет собой обширный песчаный пляж, пересеченный лагунами. В штормовую погоду прибой может заливать всю территорию пляжа. В 1983 г. весна была ранней и

теплой, с единственным сильным штормом в середине мая. В 1984 г. поздней и холодной весной господствовала неустойчивая ветреная погода и неоднократно имели место шторма разной силы. В 1983 г. рыбы (кефали, кильки, атеринки) было меньше, чем обычно, а в 1984 г. кормовая база была обильной (Зыкова и др., 1986).

В поселениях черноголового хохотуна были учтены все гнезда и кладки и прослежен порядок вылупления птенцов в выводках. Птенцов взвешивали и измеряли у них длину цевки. Индивидуальные метки содержали информацию о принадлежности птенца к той или иной субколонии и о его относительном возрасте (вылупившийся из первого, второго или третьего яйца кладки). В некоторых случаях метка указывала также на принадлежность птенца к данному конкретному выводку. В качестве красителей использовали пикриновую кислоту, родомин и бриллиантовую зелень. На 3—4-й день птенцов кольцевали стандартными кольцами. Окончательный абсолютный учет был проведен путем отлова птенцов в яслях. Поселения посещали с интервалом в 2—3 дня.

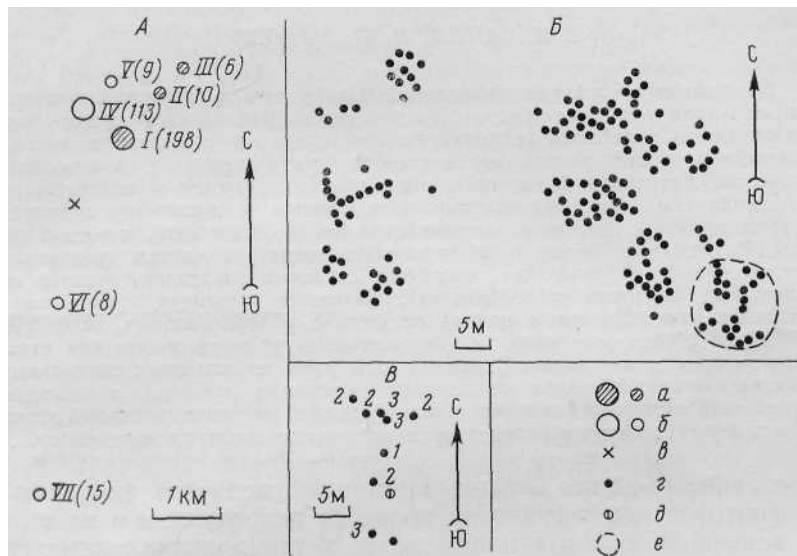


Рис. 1. Поселения черноголового хохотуна на о-ве Огурчинском: А — схематический план расположения поселений в 1983 и 1984 гг.; Б — план поселения I, 1983 г.; В — план поселения VI, 1984 г.; а — поселения в 1983 г., б — то же в 1984 г. (в скобках — число гнезд), в — одиночное гнездо, г — гнезда черноголовых хохотунов (цифры — число яиц в гнезде), д — гнездо хохотуны, е — субколония, разоренная кошкой

Часть данных получена в результате кратковременных наблюдений (28.IV—4.V 1980) в поселении черноголового хохотуна на безымянном каменистом островке в заливе Кара-Богаз-Гол (30 км к югу от пос. Бекдаш).

На рис. 1 представлена схема расположения поселений черноголового хохотуна. Для удобства изложения мы пользуемся сквозной нумерацией: поселения I—III — в 1983 г., IV—VII — в 1984 г.

ОСНОВНЫЕ ПРИЧИНЫ ГИБЕЛИ ЯИЦ И ПТЕНЦОВ

Наши предыдущие работы (Панов и др., 1980; Панов, Зыкова, 1982; Костина, Панов, 1982; Зыкова и др., 1985) были посвящены всевозможным эффектам дезорганизации, проистекающим из высокой плотности гнездования черноголового хохотуна и приводящим к высокой смертности птенцов на почве внутривидовой агрессивности. В дальнейшем выяснилось, что существенное влияние на репродуктивный успех поселения могут оказывать и другие факторы: 1) пониженная социальная стимуляция в условиях «недонаселения»; 2) воздействия со стороны наземных и пернатых хищников; 3) тотальная гибель гнездовых группировок от затопления. Первый из этих факторов может быть отнесен к категории социальных, два других — к факторам среды («экологическим»). Как мы попытаемся показать ниже, сферы действия тех и дру-

гих тесно взаимосвязаны, а характер вытекающих отсюда последствий для популяции во многом зависит от того, какие именно из этих факторов и в каких сочетаниях действуют в данный момент. Более того, при одинаковых, казалось бы, сочетаниях нескольких действующих факторов ведущая роль может принадлежать то одному, то другому из них, что в каждом отдельном случае и определяет специфику анализируемой ситуации.

ВОЗДЕЙСТВИЕ НАЗЕМНЫХ И ПЕРНАТЫХ ХИЩНИКОВ

Значение хищничества в общем комплексе причин, отрицательно сказывающихся на репродуктивном успехе черноголового хохотуна, мы проиллюстрируем сопоставлением хода событий в поселениях этих чаек на о-ве Огурчинском в 1983 и 1984 гг. В первый год мы были свидетелями стандартной ситуации, при которой хищничество выступает в качестве сугубо второстепенного фактора ювенильной смертности. Основная гибель птенцов была следствием инфантицида (преимущественно в крупном плотном поселении), а яиц — следствием пониженной социальной стимуляции в мелких разреженных гнездовых группировках (Панов, Зыкова, 1982; Зыкова, Панов, 1983). В противоположность этому на следующий год воздействие хищников оказалось очень важной (хотя и не единственной) причиной существенного снижения репродуктивного потенциала черноголовых хохотунов. Остановимся на анализе этих двух ситуаций более подробно.

В 1983 г. под постоянным наблюдением находилось одно крупное поселение (I) из 198 гнезд, относящееся к разряду «плотных многорядных» (Панов и др., 1980). На значительном удалении от него располагались два изолированных друг от друга «разреженных линейных» поселения (II, III) из 10 и 6 гнезд (рис. 1, Л). Дюны, окружающие ракушечник, где гнездились черноголовые хохотуны, были заняты диффузными поселениями хохотуньи (*Larus cachinnans*). Эти чайки постоянно посещали гнездовые группировки хохотунов и регулярно пребывали там. Косвенные данные позволяют предположить, что кормовые условия в этот год не были оптимальными.

В поселении I хохотуньи вели себя как комменсалы: они регулярно расклевывали трупы птенцов черноголового хохотуна, а иногда заглатывали их целиком. Хохотуньи следовали за выводками черноголовых хохотунов, покидающими поселения и следующими в ясли, с явным намерением напасть на маленьких птенцов. Однако успешных нападений, заканчивающихся похищением пуховиков у родителей, мы не наблюдали. Не исключено, что хохотуньи могли быть причиной гибели некоторых птенцов, отстающих от своих выводков. Отмечены случаи похищения хохотуньями яиц из гнезд, где в данный момент отсутствовали насиживающие хохотуны. Кроме того, хохотуньи подбирали остатки рыбы, принесенной черноголовыми хохотунами, или даже пытались активно отбирать у них добычу. О возможности разорения хохотуньями гнезд черноголового хохотуна свидетельствует судьба единственного одиночного гнезда этого вида, располагавшегося непосредственно в поселении хохотуний (рис. 1, А): 13 мая оно содержало 3 яйца, а 19 мая оказалось пустым, т. е., по всей видимости, было разорено.

В целом можно сказать, что пернатые хищники (в данном случае хохотуньи) не оказали в 1983 г. существенного отрицательного воздействия на репродуктивный успех черноголового хохотуна. Более ощутимым оказалось хищничество единственной, по-видимому, одичавшей домашней кошки, которая в ночь на 3 мая осуществила набег на поселение I. Нападению подверглась лишь одна из краевых субколоний (табл. 1, субколония 1; рис. 1, Б), в которой на следующий день было найдено 29 трупов птенцов. Кроме того, 12 меченых птенцов исчезли. Поскольку было экспериментально показано, что этот хищник уносит

Таблица 1

Численность и репродуктивный успех в поселении I черноголового хохотуна (о-в Огурчинский, 1983 г.)

Показатель	Субколония 1	Субколония 2	Субколония 3	Всего
Всего гнезд	27	19	24	70
Средний размер кладки	2,96	2,89	2,96	2,94
Доля пропавших яиц, %	5,0	18,2	19,7	
Доля вылупившихся птенцов от числа отложенных яиц, %	89,0	80,0	78,9	84,5
Доля погибших птенцов, %:				
от числа отложенных яиц	52,5	23,6	15,5	32,0
от числа вылупившихся птенцов	60,9	30,2	19,6	39,3

трупы с собой, с его посещениями, может быть, в принципе, связано также исчезновение птенцов из поселения в последующие дни. Отметим, что в данном случае смертность птенцов связана не только с прямым уничтожением их хищником, но и с перемешиванием выводков в момент паники и с последующей гибелью пуховиков из-за агрессивности взрослых конспецифических особей. В итоге суммарная смертность в субколонии, подвергшейся набегу наземного хищника, оказалась значительно выше, чем в двух других субколониях, также находившихся под постоянным наблюдением (табл. 1).

Суммарные потери в мелких поселениях II и III, обнаруженных уже после ухода из них большинства выводков, можно оценить лишь ориентировочно — по числу пуховиков, отловленных в окрестностях этих поселений, яиц, брошенных в гнездах, и исходя из известной нам средней величины кладки в поселении I (2,94 яйца). Эти подсчеты показывают, что процент погибших птенцов (от числа отложенных яиц) в поселениях II и III может оказаться столь же высок, как и в наименее благополучной (подвергшейся нападению кошки) субколонии крупного поселения I (60—63%). Отметим также весьма высокий процент нерализованных яиц в минимальном по размерам поселении II — около 40%. Все это может свидетельствовать о пониженном успехе размножения в мелких поселениях линейного типа, на что указывалось ранее (Панов, Зыкова, 1982). Эти поселения в силу их разреженности могут быть подвержены всевозможным отрицательным эффектам, проистекающим из пониженной социальной стимуляции.

В следующем, 1984 г., в той же части о-ва Огурчинский было обнаружено четыре поселения, из которых под постоянным наблюдением находилось наиболее крупное (IV, 113 гнезд), относящееся к классу плотных линейных поселений (рис. 1, А). Три других (V, VI, VII) попадали в категорию «разреженных линейных» поселений и в момент их обнаружения содержали соответственно 9, 6 и 15 гнезд (табл. 2).

В отличие от того, что мы видели в 1983 г., крупное поселение IV и одно из мелких (V) находились, по существу, внутри диффузного поселения хохотуний (рис. 1, Л). В результате последние не ограничивались временными посещениями поселений черноголовых хохотунов, но находились здесь постоянно. Непосредственно в поселении IV мы наблюдали попытки формирования пар у хохотуний, брачные игры и начальные этапы постройки гнезд, строительный материал для которых подчас похищался из гнезд насиживающих хохотунов.

Ярко выраженным было в этом году и хищничество хохотуний. Если в 1983 г. за 18 ч наблюдений в крупном поселении I мы отметили не

Таблица 2

Изменение численности поселений черноголового хохотуна (о-в Огурчинский, апрель-май 1984 г.)

Число	Поселение V				Поселение VI					Поселение VII	
	23.IV	30.IV	3.V	4.V	23.IV	27.IV	2.V	4.V	6.V	27.IV	8.V
Гнезд	9	5	5	4	6	7	7	8	4	15	1
Яиц	19	14	13	11	11	16	17	18	10	31	3

более 10 активных попыток хищничества, то в 1984 г. за 21 ч таких попыток отмечено 83. В первый год на наших глазах было похищено лишь одно яйцо из функционирующего гнезда и осуществлено три прямых нападения на птенцов хохотунов, которым во всех случаях удалось спастись бегством. В 1984 г. мы непосредственно наблюдали похищение шести яиц, поедание других шести, похищенных ранее, и успешное нападение на птенца, закончившееся его гибелью.

Из 83 попыток активного хищничества подавляющее большинство приходилось на долю одной хохотуньи, которую мы легко опознавали по легкому прихрамыванию. Во всех прочих отношениях эта птица была вполне нормальной. Она несколько раз участвовала в брачных играх с другими особями своего вида, а в промежутках между такими эпизодами изгоняла прочих хохотуний из поселения черноголовых хохотунов, служившего для нее своего рода охраняемой кормовой территорией. Эта птица присутствовала в поселении не всегда, посещая его, по всей видимости, в основном ради охоты. Например, 26.IV она отсутствовала с начала наблюдений (10.55) до 12.40. На протяжении последующих 2 ч 20 мин птица почти постоянно находилась в поселении, совершив за это время 38 попыток мародерства и похитив 3 яйца (12.40, 13.48, 13.52), 29.IV мы наблюдали похищение этой же хохотуньей еще двух яиц (11.30, 17.40).

Систематический характер хищничества данной особи и высокая эффективность ее действий не оставляют сомнений в том, что именно хохотуньи были ответственны за необычно высокую потерю черноголовыми хохотунами яиц на стадии насиживания, а затем — и птенцов. В арсенале хищнического поведения индивидуально опознаваемой хохотуньи было три способа мародерства: 1) стаскивание насиживающих хохотунов с гнезда; 2) нападение на насиживающую птицу спереди с целью согнать ее с гнезда; 3) выхватывание яйца из-под наседки сбоку. Из 38 попыток, осуществленных за 2 ч 20 мин (26.IV), первый способ был использован 23 раза, второй—11 раз, третий — 4 раза. Первый способ был наиболее оригинальным и самым эффективным. Хохотунья подходила сзади к насиживающей птице, хватала ее за конец крыла и тащила в сторону от гнезда на 1—3 м, на что уходило не более 18 с. Затем хищник отпускал хохотуна, перелетал через него в сторону гнезда и в том случае, если успевал к нему первым, хватал яйцо и улетал на край поселения, где и расклевывал добычу. Именно этим способом были осуществлены все успешные нападения на гнезда со стороны этой хохотуньи.

У других особей хохотуньи мы наблюдали успешные попытки похищения яиц способом 3. Этот способ эффективно использовался, по всей видимости, при похищении из гнезд хохотунов недавно вылупившихся птенцов, которые, в отличие от яиц, зачастую хорошо видны под сидящей на них взрослой птицей. Еще более уязвимыми для такого рода нападений становятся птенцы в тот момент, когда они только начинают выходить из-под наседки. Прежде чем похитить птенца из выводка, наиболее настойчивые хохотуньи подолгу ходят вокруг хохотуна, имеющего при себе маленьких птенцов, а затем внезапно бросаются вперед и вы-

Таблица 3

Изменение численности поселения IV черноголового хохотуна: потери яиц и птенцов под воздействием хищничества хохотуны (о-в Огурчинский, апрель-май 1984 г.)

Показатель	Даты учета					
	20.IV	26.IV	30.IV	2.V	4.V	6.V
Число гнезд	113	116	107	103	67	60
Число яиц	288	251	197	172	79	54
Число птенцов	—	—	—	—	78	84
Потери яиц и птенцов (% от отложенных яиц)		37 (13)	91 (32)	116 (40)	131 (45)	151 (53)

хватывают пуховика из-под не успевшего «сориентироваться» родителя. Маленьких птенцов хохотуны могут заглатывать целиком, о чем свидетельствует характер выброшенных ими погадок. В одном случае погадка представляла собой целый скелет птенца с кольцом на ноге, что объясняет многочисленные исчезновения меченых нами птенцов черноголового хохотуна при достижении ими возраста 2—3 дней. Более крупных птенцов хохотуны расклеивают.

В табл. 3 показан процесс быстрого уменьшения числа яиц и птенцов в крупном поселении IV, где интенсивное хищничество хохотуний наблюдалось непосредственно. Можно видеть, что к началу вылупления птенцов это поселение потеряло 40% яиц от общего их числа, учтенного при первом посещении данного поселения. Совершенно аналогичная картина быстрого сокращения яиц и числа функционирующих гнезд наблюдалась в мелких поселениях V и VI. Множество косвенных данных свидетельствует о том, что эти поселения систематически разорялись хохотуньями.

Своеобразной в этом (1984) году была судьба небольшого поселения VII. В отличие от всех ранее описанных случаев, оно располагалось на пляже и было целиком затоплено и смыто в сильный шторм 1 мая. Здесь уцелело лишь одно гнездо (два яйца и один мертвый пуховик), а 14 мая в этой колонии мы обнаружили одно гнездо со смешанной кладкой (два яйца хохотуны и одно — черноголового хохотуна).

ВЛИЯНИЕ «НЕДОНАСЕЛЕНИЯ»

Во всех исследованных нами регионах основная масса черноголовых хохотунов гнездится в составе компактных поселений. Однако наряду с ними почти всегда встречаются мелкие разреженные группировки гнезд. Их характерные особенности — низкая начальная плодовитость и большие потери яиц (Панов, Зыкова, 1982), что в значительной степени можно отнести за счет пониженной социальной стимуляции. На стадии яйцекладки этот фактор может приводить, в частности, к увеличению относительной доли неоплодотворенных яиц, а на стадии насиживания — к тому, что птицы сидят на гнездах неплотно, временно оставляют кладки не защищенными, а то и просто бросают их (данные по *L. cachinians* — Зыкова, Панов, 1983). Оставленные без присмотра яйца становятся легкой добычей хохотуний (наши данные за 1984 г.).

Следует заметить, что снижение привязанности к гнезду в отсутствие социальной стимуляции со стороны большого числа насиживающих по соседству птиц не является для черноголовых хохотунов непереносимым правилом. Нам известны случаи, когда уже после ухода из поселения всех выводков одиночная сильно запоздавшая с размножением пара упорно насиживала кладку (полную или частично уничтоженную) до недели и более. В одном случае такая пара в течение семи дней про-

Таблица 4

Изменение численности, поселения черноголового хохотуна на безымянном острове в заливе Кара-Богаз-Гол (апрель-май 1980 г.)

Показатель	Субколония 1		Субколония 2	
	28.IV	2.V	28.IV	2.V
Всего гнезд	32	31	25	25
Из них пустые	3 (9,4%)	17 (54,8%)	16 (64,0%)	24 (96,0%)
Всего яиц	58	35	17	2

должала насиживать в подобной ситуации неполную кладку из неоплодотворенных яиц. Вспомним в этой связи также о единственном известном нам случае одиночного гнездования пары черноголовых хохотунов (рис. 1, А). Известную терпимость к пониженной плотности проявляют и те пары, которые гнездятся «полуодиночно» на периферии колоний или формируют изолированные локальные поселения, состоящие не более, чем из десятка гнезд. Все это может указывать на существование у данного вида своего рода полиморфизма по признаку терпимости к фактору низкой плотности. Не исключено, что эта изменчивость зависит от возрастной принадлежности особей.

И все же для основного контингента популяции высокая плотность гнездования является, судя по всему, нормой, а ее снижение приводит к заметным потерям репродуктивного потенциала. Примером этому может служить судьба поселения, которое мы исследовали в 1980 г. на маленьком безымянном острове в заливе Кара-Богаз-Гол. Первый учет гнезд был проведен здесь 28 апреля. В течение трех последующих дней число яиц по неизвестной причине сократилось на 49,3% (табл. 4), так что значительная часть пар оставила поселение. Мы полагаем, что это привело к пороговому снижению критической массы птиц, и к утру 4 мая почти все они покинули остров. В этот день здесь оставалась лишь одна насиживающая птица, партнер которой не появлялся до 14 ч. Насиживающий хохотун часто вставал с гнезда, уходил от него на время, без видимой причины взлетал и проделывал широкие круги в воздухе, после чего снова ненадолго садился на гнездо. Затем и он улетел к морю и больше не возвращался (совершенно аналогичные данные по оставлению гнезд хохотуньями см. Зыкова, Панов, 1983).

Весьма существенно следующее обстоятельство. Вскрытие оставленных черноголовыми хохотунами яиц показало, что многие из них были насижены, а в шести гнездах яйца содержали опущенных птенцов, готовых к вылуплению (рис. 2). Нет сомнений, что в данном случае пагубную роль сыграл также фактор беспокойства (со стороны наблюдателей и, возможно, хищников, нанесших первоначальный урон поселению¹). Однако необходимо подчеркнуть, что крупные и плотные поселения резистентны и к более сильным воздействиям такого рода, причем в таких поселениях птицы не бросают даже те кладки, которые находятся на начальных стадиях насиживания. Среди негативных причин нельзя исключить также дефицит пищи, поскольку в этом случае сильно задерживается прилет партнеров, сменяющих птиц на гнезде. Удлинение сеансов насиживания может приводить к возрастанию беспокойства наседок и к утрате у них интереса к гнезду и кладке.

Завершая этот раздел, еще раз укажем на комплексный характер воздействия отрицательных факторов среды и социальных факторов.

¹ На материковой части суши вблизи острова обитали шакалы и отмечались следы волка, а узкий пролив между сушей и островом эпизодически сильно мелел при нагонных ветрах.

В только что рассмотренном случае первым толчком к распаду колонии послужила гибель большого числа гнезд в результате воздействия хищников. После этого сохранившиеся гнезда были, вероятно, оставлены парами, запаздывающими с размножением, а затем и теми, у которых вот-вот должны были вылупиться птенцы. Налицо, таким образом, все минусы асинхронного гнездования в составе сравнительно небольшого поселения, не имеющего визуальных связей с более крупными и устойчивыми гнездовыми группировками птиц своего вида (Панов, Зыкова, 1982).

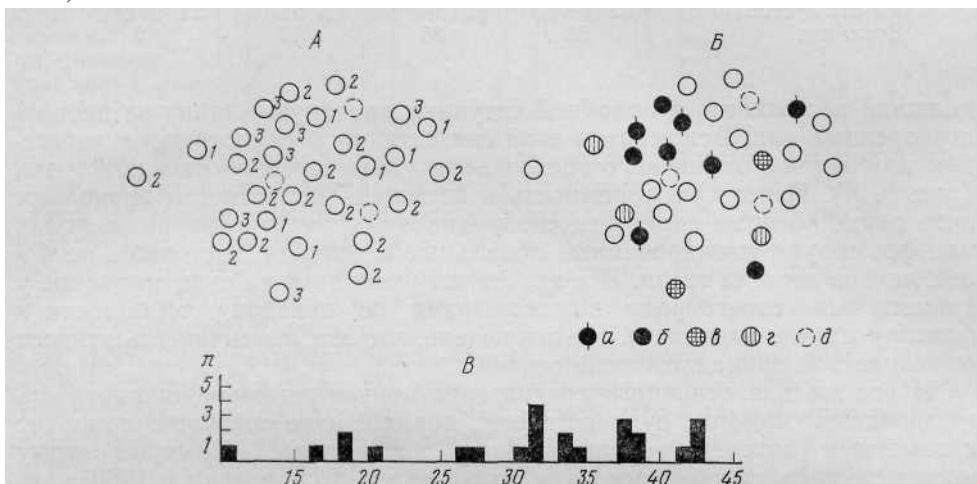


Рис. 2. Схема субколонии I поселения черноголового хохотуна на безымянном острове в заливе Кара-Богаз-Гол, 1980 г. (размер кладок и степень развития эмбрионов): *A* — состояние субколонии при первом ее обследовании 28.IV (цифры — число яиц в гнезде); *B* — состояние на 4.V (*a* — гнезда с яйцами, содержащими опушенных птенцов; *b* — гнезда с сильно насиженными яйцами; *v* — гнезда с насиженными яйцами; *d* — гнезда с почти ненасиженными яйцами; *B* — размеры голов эмбрионов в брошенных яйцах

Возможны три гипотезы относительно причин исчезновения почти половины яиц в рассмотренном поселении на протяжении всего лишь трех дней: 1) воздействие наземного четвероногого хищника маловероятно, но не исключено полностью; 2) разорение гнезд самими хохотунами кажется ничуть не более правдоподобным, поскольку ни до, ни после этого подобных эпизодов мы практически не наблюдали; 3) гипотеза, согласно которой яйца были уничтожены обильными на острове хохотуньями, имеет в качестве контраргумента тот факт, что после оставления черноголовыми хохотунами поселения открыто лежащие в гнездах яйца совершенно не пострадали на протяжении суток. Однако то, что было сказано в предыдущем разделе, указывает на возможность локального во времени и весьма эффективного хищничества, например, со стороны одной или немногих хохотуний, специализирующихся на похищении яиц. Отметим, кстати, что хохотуньи, имевшие собственные гнезда в непосредственной близости от поселения IV черноголовых хохотунов, не были замечены в попытках хищничества в данном поселении. Поскольку известно, что находившийся под наблюдением остров периодически посещали стаи пришлых хохотуний, гипотеза 3 представляется нам наиболее правдоподобной.

Существует точка зрения, что гнездование в условиях повышенной плотности есть адаптация вида, выработанная им в качестве защиты от воздействия хищников. Вместе с тем многие факты свидетельствуют о том, что компактные группировки гнезд представляют собой идеальное

поле деятельности для хищника, и это зачастую приводит к быстрой специализации отдельных особей и целых их контингентов в роли похитителей яиц и птенцов (обзор см. Панов, 1983: с. 235—238). Приведенные выше данные позволяют обсудить ряд аспектов этой проблемы применительно к черноголовому хохотуну — крупной и сильной чайке с высоким уровнем внутривидовой агрессивности.

Уже сами эти особенности вида должны, казалось бы, делать компактные скопления десятков и сотен особей неуязвимыми для хищников, сопоставимых по размерам с черноголовыми хохотунами. Однако, как выясняется, эти чайки оказываются совершенно беззащитными даже по отношению к мародерам, значительно уступающим им по величине — таким, например, как хохотунья. Оказывается, что какое-либо антихищническое поведение у черноголовых хохотунов отсутствует полностью. Они позволяют хохотуньям беспрепятственно находиться в самом центре поселения. Насиживающие хохотуны не реагируют на похищение мародерами яиц из гнезд, расположенных вплотную к их собственным. Хохотуны не преследуют чаек, похитивших их яйцо или птенца. Проявлений открытой агрессивности не вызывает даже физическое насилие — в том случае, когда хохотунья стаскивает насиживающую птицу с гнезда, подолгу удерживая ее за крыло. В те моменты, когда хохотунья отпускала свою жертву, та ни в одном случае не делала даже попытки предпринять какие-либо ответные наказующие действия.

Стандартным и почти единственным средством пассивной защиты черноголовых хохотунов от мародерствующих хохотуний служит так называемая реакция ложного клевания — угрожающий выпад головой с широко раскрытым клювом в сторону чайки, проходящей почти вплотную к гнезду данной особи. Такое ложное клевание хохотун проделывает многократно и в тех случаях, когда хохотунья настойчиво осаждает наседку, раз за разом обходя ее на расстоянии не более полуметра и пытаясь улучшить удобный момент, чтобы похитить у нее яйцо или птенца. Другие черноголовые хохотуны, сидящие на своих гнездах по соседству с ареной таких действий, совершают аналогичные движения ложного клевания, а то и вовсе не реагируют на происходящее.

Нельзя сказать, что хохотуны никогда не предпринимают более активных действий: подчас имеет место внезапный бросок какой-либо из ненасиживающих в данный момент птиц на разгуливающую по колонии хохотунью, иногда — короткое ее преследование. В случае нападения хохотуньи на птенца сразу несколько хохотунов бросаются сюда же, что обычно заставляет агрессора ретироваться и тем самым спасает жизнь птенцу. Однако в целом черноголовые хохотуны крайне пассивны по отношению к находящимся в их поселении хохотуньям, позволяя достаточно настойчивым особям путем многочисленных проб и ошибок отрабатывать наиболее эффективные способы мародерства. Один из таких способов был описан выше.

Несомненно и то, что успешное хищничество всего лишь одной или немногих особей способствует быстрому увеличению контингента птиц, рассматривающих поселение черноголовых хохотунов в качестве кладовой высококалорийного и относительно легко доступного корма. Как показали наши наблюдения, добычливый хищник поедает лишь часть украденного им кормового объекта, оставляя все прочее прямо в колонии или непосредственно на ее периферии. В частности, наиболее преуспевшая в похищении яиц индивидуально опознаваемая хохотунья уносила свою добычу на 5—10 м от ограбленного гнезда, тут же пробила скорлупу и съела эмбрион. Остатки содержимого яйца вскоре подедали другие хохотуньи, а скорлупу иногда проглатывал целиком какой-либо из проходивших мимо черноголовых хохотунов.

Перед нами типичный случай пищевого подкрепления, почти несомненно способствующий подключению к питанию яйцами все новых и

новых хохотуний (а возможно, и самих хохотунов). Отметим в этой связи отсутствие массового хищничества хохотуний на о-ве Огурчинском в 1983 г. (а также в других исследованных нами поселениях черноголового хохотуна), вероятно, из-за отсутствия среди хохотуний особей, отработавших достаточно эффективные способы такого рода хищничества. Из всего сказанного следует вывод, что возможность для разорения колоний черноголовых хохотунов более мелкими чайками, склонными к мародерству, существует всегда, однако реализуется она лишь при определенных стечениях обстоятельств.

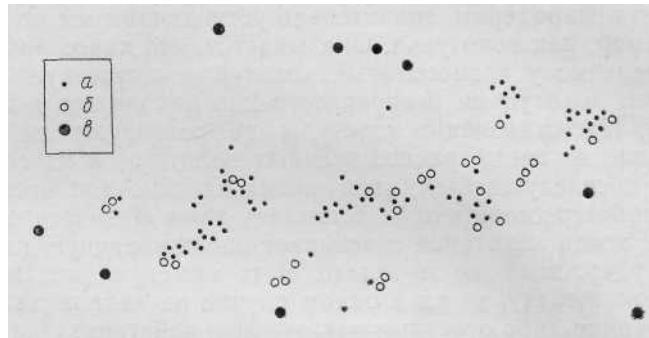


Рис. 3. План поселения IV черноголового хохотуна на о-ве Огурчинском в 1984 г.: *a* — гнезда хохотуна, сохранившиеся в начальный период насиживания; *b* — его гнезда, разоренные хохотуньей в первую очередь; *v* — гнезда хохотуньи

Можно было бы предположить, что редукция у черноголовых хохотунов индивидуального антихищнического поведения компенсируется приобретением средств коллективной защиты — своего рода эффекта группы. Приняв такую гипотезу, логично ожидать более эффективное хищничество на одиночных гнездах хохотунов, находящихся на периферии поселения, при надежной сохранности тех, которые расположены в его центральных участках. Как следует из наших наблюдений и из рис. 3, в описанном нами случае последнее предположение не оправдалось. Успешно мародерствующую хохотунью совершенно явно привлекали группы гнезд, тогда как одиночные гнезда она игнорировала. Разоряя одно за другим гнезда в гуще поселения, эта чайка прогрессивно разреживала его, создавая тем самым удобный плацдарм для хищничества менее искусных мародеров.

Заканчивая обсуждение вопроса о возможном воздействии пернатых хищников на репродуктивный успех черноголового хохотуна, можно констатировать, что такое воздействие чревато разрушительными последствиями. В том случае, если процесс хищничества начинает развиваться лавинообразно — за счет подключения к мародерству все новых и новых особей, мелкие поселения хохотунов оказываются обреченными полностью, а крупные реализуют лишь небольшую часть своего репродуктивного потенциала. Именно это мы и наблюдали в 1984 г. на о-ве Огурчинский. Подчеркнем, что выигрыш крупных поселений при этом может быть лишь кажущимся: они не уничтожаются полностью не в силу своей большей резистентности к воздействию хищника, а лишь за недостатком времени (птены взрослеют и становятся все менее уязвимыми для хищника).

Интересно, что эффект массы в качестве возможного средства защиты не срабатывает и при посещении поселения четвероногими небольших размеров (такими, как кошка). Очевидно, как и при посещении поселения человеком (а также при виде пролетающего вертолета) все

Таблица 5

Гибель птенцов на ранних стадиях репродуктивного цикла в поселениях черноголового хохотуна

Место, дата	Гибель в % от числа отложенных яиц	Гибель в % от числа вылупившихся птенцов	Причины гибели
Оз. Тенгиз, 1978 г., 343 гнезда	92,6	—**	Детоубийство, каннибализм
Кара-Богаз-Гол, 1979, 628 гнезд	14,8	21,3*	Детоубийство
О-в Огурчинский, 1983 г., 70 гнезд	—	39,3**	Детоубийство, хищничество кошек
О-в Огурчинский, 1984 г., 113 гнезд	83,7*	—***	Хищничество хохотуньи

* Результаты получены на меченых птенцах.

** Точный учет вылупившихся птенцов был невозможен вследствие каннибализма. *** Точный учет вылупившихся птенцов был невозможен вследствие хищничества хохотуньи.

взрослые хохотуны поднимаются в воздух и отлетают в сторону, оставляя гнезда без всякой защиты. Реакция пикирования на врага, характерная для многих видов чайковых, у черноголовых хохотунов полностью отсутствует.

Говоря о связи факторов среды и социальных факторов, следует подчеркнуть своеобразный эффект их взаимной компенсации. При отсутствии интенсивного хищничества в плотных группировках основная смертность птенцов определяется инфантицидом, переходящим в каннибализм при дефиците кормовых ресурсов (Панов и др., 1980; Панов, Зыкова, 1982). В условиях массового хищничества поселение сильно разреживается еще на стадии насиживания — из-за высокой гибели кладок, что резко снижает частоту агонистических контактов внутри поселения и роль инфантицида в качестве ведущего фактора смертности.

В зависимости от того, какие именно факторы смертности оказываются ведущими и в каких сочетаниях друг с другом они действуют, снижение репродуктивного потенциала может быть более или менее значительным, варьируя в очень широких пределах (табл. 5). Основная масса потерь приходится на начальный период гнездования — до окончательного объединения выводков в ясли. Хотя ясли черноголовых хохотунов в своей основе не являются истинно социальной группировкой, а лишь объединением семей с сохранением антагонизма между ними (родители кормят только своих птенцов и агрессивны к потомкам прочих пар), объективно эффект массы здесь начинает работать в пользу каждого из пуховиков. В том возрасте, когда они оказываются в составе яслей, птенцы уже в значительной степени резистентны к нападениям взрослых особей своего вида, но при этом приобретают несомненные гарантии не стать жертвой случайного хищника.

В нормальных повседневных условиях отдельные семьи в составе яслей сохраняют между собой дистанции порядка 2—3 м и более. При появлении хищника взрослые птицы взлетают и зачастую улетают прочь, покидая птенцов, которые сбиваются в плотную группу и только в ее составе затаиваются или спасаются бегством. После исчезновения опасности такую группу легко обнаружить с воздуха. Даже в том случае, если ее первоначально находит лишь одна взрослая особь, сюда же вскоре садятся и все прочие, после чего семьи консолидируются и частично рассредоточиваются.

Подобный механизм резко снижает смертность пуховиков черноголового хохотуна в возрасте порядка 10 дней и более (уменьшая воз-

возможность потери ими родителей и гибели от голода) в отличие от хохотуны, ювенильная смертность которой максимальна именно у крупных птенцов, уже приобретших способность к активным перемещениям на большие расстояния, но не объединяющихся в ясли (Панов и др., 1985).

ЛИТЕРАТУРА

- Зыкова Л. Ю., Панов Е. Н., 1983. Влияние численности и плотности гнездовых поселений на успех размножения у хохотуны *Larus argentatus cachinnans*//Зоол. ж., 62, 10, 1533—1540.
- Зыкова Л. Ю., Панов Е. П., 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, 47—50.— 1986. Асинхронность вылупления как одна из причин ювенильной смертности у морского голубка *Larus genei*//Зоол. ж., 65, 9, 1373—1378.
- Костина Г. П., Панов Е. Н., 1982. Смертность пуховиков и устойчивость персональных связей между птенцами и родителями у черноголового хохотуна *Larus ichthyaetus*//Там же, 61, 10, 1531—1542.
- Панов Е. П., Зыкова Л. Ю., Костина Г. П., Андрусенко Н. П., 1980. Социально обусловленная смертность птенцов и каннибализм в колониях черноголового хохотуна (*Larus ichthyaetus*). 1. Масштаб и причины ювенильной смертности//Там же, 59, 11, 1694—1705.
- Панов Е. П., Зыкова Л. Ю., 1982. То же, 2. Динамика и размах ювенильной смертности в колониях с различной пространственной структурой//Там же, 61, 9, 1396—1412.

ИЭМЭЖ АН СССР
(Москва)

Поступила в редакцию
11 мая 1986 г.

INFLUENCE OF ECOLOGICAL AND SOCIAL FACTORS ON THE REPRODUCTIVE SUCCESS OF THE GREAT BLACK-HEADED GULL (*LARUS ICHTHYAETUS*)

E. N. PANOV, L. Yu. ZYKOVA

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

Summary

Based upon 3-year observations in two localities at the SE coast of the Caspian Sea, fluctuations of the reproductive success of two differing in abundance populations of the great black-headed gull (*L. ichthyaetus*) are analyzed in relation to a different press of both bird and terrestrial carnivores. Bird predators (*L. cachinnans*) are chiefly specialized for stealing eggs and freshly hatched nestlings of *L. ichthyaetus* accounting for up to 53% losses of progeny. However, predation of the former gull on the latter one occurs only in separate years regardless of the abundance of their main diet (fish). Making the prey's settlement sparser by way of ruining the nests, *L. cachinnans* reduces the rate of mortality of the prey's chicks due to social factors (infanticide). Terrestrial predators eliminate chicks only. The complete absence of antipredatory behaviour and inefficiency of the mass effect as a strategy for protection against the carnivores are demonstrated in *L. ichthyaetus*. In different years the role of these or those social and ecological factors of juvenile mortality varies, but the final impact of a compound complex of such factors on the reproductive success of the great black-headed gull is determined by their unpredictable combination.