

УДК 598.422.1 : 591.526

ВЛИЯНИЕ ЧИСЛЕННОСТИ И ПЛОТНОСТИ ГНЕЗДОВЫХ ПОСЕЛЕНИЙ НА УСПЕХ РАЗМНОЖЕНИЯ У ХОХОТУНЬИ *LARUS ARGENTATUS CACHINNANS*

Л. Ю. ЗЫКОВА, Е. Н. ПАНОВ

Наблюдения проведены весной 1980 г. в заливе Кара-Богаз-Гол (Каспийское море). Колония хохотуны распадалась на две субколонии, равные по численности и почти в 4 раза различающиеся по плотности. В субколонии I с более высокой плотностью расположения гнезд репродуктивный успех был выше: более высокий средний размер кладки (в 1,3 раза выше), большее число кладок из трех яиц (58% против 28%). К концу насиживания в плотной субколонии сохранилось 84% гнезд и 80% яиц, а в разреженной — 24% и 23% соответственно. Более низкий репродуктивный успех в разреженной субколонии, вероятно, связан со слабой взаимной стимуляцией птиц при малой численности и низкой плотности. Антагонистические контакты лишь изредка возникают в районе гнезд, где их можно считать следствием нарушения территориальных границ. Основная масса конфликтных ситуаций имела место в клубе, расположенным в центре плотной субколонии I. В конфликтах, возникающих в воздухе, участвуют более двух птиц, и в возникновении подобных ситуаций имеет большое значение взаимная стимуляция.

Структура колонии серебристых чаек определяется компромиссом между стремлением птиц гнездиться в сообществе и соблюдением определенной дистанции, ограничивающей проявление внутривидовой агрессивности. Пространственная структура даже одной колонии не бывает однородной, несмотря на общность причин, формирующих ее. Она в значительной мере зависит от топографии местности, положения участка колонии по отношению к внегнездовым скоплениям птиц — клубам и, вероятно, возраста гнездящихся птиц. Степень эффективности социальных взаимодействий неодинакова в колониях разной плотности и численности. В настоящем сообщении мы рассмотрим влияние плотности и численности на репродуктивный успех в колонии хохотуны в заливе Кара-Богаз-Гол.

До 1980 г. в заливе Кара-Богаз-Гол существовало несколько островков, на которых гнездились хохотуны. После перекрытия пролива, соединившего залив с Каспийским морем, часть островов соединилась с материком, пролив пересох, и таким образом исчезли места, где рыбой и креветками кормилось огромное число чаек, крачек и других птиц. В 1980 г. в северо-западной части залива, отделенной от Каспийского моря узкой косой (ширина от 2 до 7 км), сохранился один маленький островок, на котором продолжали гнездиться хохотуны и черноголовые хохотуны. Черноголовые хохотуны бросили гнезда в первых числах мая, но колония хохотуней сохранилась.

Каменистый остров, почти лишенный растительности, имел размеры примерно 600×400 м. Наиболее высока центральная часть острова (около 15 м над ур. залива). Северный и восточный берег круто обрывались в залив, южный и западный полого опускались к воде и периодически заливались — в зависимости от колебания уровня воды, вызываемого нагонными ветрами. В отдельные дни из пролива, отделявшего остров от материка, вода уходила, и на остров можно было пройти посуху.

Визуальные наблюдения за колонией хохотуны были проведены с 27 апреля по 28 мая 1980 г. с материкового берега (расстояние около 50 м) с помощью 12-кратного бинокля в течение 11 дней (41 ч). Под постоянным наблюдением находилось 27 пар, гнезда которых хорошо просматривались. Четыре раза за этот период колонию посещали и учитывали гнезда и яйца. В последний день был снят план колонии. Для срав-

Виды	Годы			
	1976	1977	1978**	1980
Черноголовый хохотун (<i>L. ichthyetus</i>)	233 (175*)	105	—**	58 (20*)
Чеграва (<i>Hydroprogne caspia</i>)	91 (11*)	69	16	—
Хохотунья (<i>L. argentatus caschinnans</i>)	—	2	14	51

* Пустые гнезда среди учтенных.

** Учет не проводился.

Таблица 2

Пространственно-демографические характеристики субколоний хохотуньи

	Субколонии		
	1	1а	2
Среднее минимальное расстояние между ближайшими гнездами, м	2,4±0,24	7,2±1,39	9,8±1,61
Число гнезд	22	5	24
% гнезд с 3 яйцами	58	—	28
» » 2 »	37	100	43
» » 1 »	5	—	22
0	—	—	7
Средний размер кладки	2,5±0,14	2,0±0,0	1,9±0,24
% неоплодотворенных яиц	21	?	Не менее 11*
% пустых гнезд к концу наблюдений (брошенных, разоренных)	16	100	76

* Из-за пропажи яиц точное число неоплодотворенных яиц установить невозможно.

нения численности гнездящихся птиц были использованы данные В. И. Васильева, проводившего учеты на этом островке с 1976 г.

Авторы выражают искреннюю признательность директору Красноводского заповедника В. И. Васильеву за помощь в организации полевых исследований.

Численность. По имеющимся сведениям, хохотунья на обследованном острове гнездилась с 1977 г. Начиная с этого года, когда на острове загнездились две пары, численность хохотуний постоянно увеличивалась. Кроме того, на острове имелись колонии черноголового хохотуна *Larus ichthyaetus* и чегравы *Hydroprogne caspia*. В табл. 1 приведены данные по численности этих видов.

Колония хохотуньи располагалась по периметру острова, в центре которого находилась колония черноголового хохотуна. Аналогичное взаиморасположение гнезд этих видов имело место на о-ве Смеха (оз. Тенгиз в Центральном Казахстане) и на других островах залива Кара-Богаз-Гол (Панов, Зыкова, 1981). Первый учет гнезд был проведен 2 мая. Откладка яиц к этому времени в основном была закончена. К 18 мая кладка увеличилась только в одном гнезде, а в некоторых гнездах число яиц сократилось.

По пространственной конфигурации поселение хохотуньи распадалось на две группировки: субколония 1 (22 гнезда) и субколония 2 (24 гнезда). К субколонии 1 примыкала небольшая группа из пяти гнезд (субколония 1а, см. рис. 1). Пространственно-демографические характеристики разных субколоний приведены в табл. 2.

Структурно-демографические особенности поселения. Субколония 1 находилась в возвышенной, каменистой, сильно расчлененной трещинами восточной части острова. Гнезда располагались на разных вертикальных уровнях, но тем не менее эта субколония представляла собой довольно компактную группу, в которой визуальные барьера между большинством гнезд отсутствовали. Минимальное расстояние между ближайшими гнездами варьировало от 1 до 6 м, в среднем составляя 2,4±0,24 м ($\sigma=1,16$).

Средний размер кладки в субколонии 1—2,5 яйца на гнездящуюся пару. В течение первых 2 недель наблюдений число яиц уменьшилось на 19% (пропало девять яиц), но ни одна кладка не погибла полностью.

нностью. Кладки из трех яиц пострадали сильнее, чем из двух (сохранилось не более 50% и 72% соответственно). Единственная кладка из одного яйца, найденная 2 мая, увеличилась на одно яйцо. К концу наблюдений (28 мая) в этой субколонии было разорено или брошено три гнезда. К этому времени здесь вылупилось три птенца и оставалось еще 25 оплодотворенных яиц. Процент неоплодотворенных яиц был велик — 21. В целом в принципе могли быть продуктивными не более 28 яиц (58% от числа отложенных).

Субколония 1а состояла всего лишь из пяти гнезд, расположенных также в высокой каменистой части острова. Расстояние от субколонии 1 составляло 16 м, а от субколонии 2 — не менее 50 м. Гнезда располагались в одну линию, среднее минимальное расстояние между ближайшими гнездами было равно $7,25 \pm 1,39$ м. 2 мая во всех гнездах было по два яйца. Через 2 недели яйца были найдены только в одном гнезде, а к 24 мая и оно оказалось пустым (в стороне от гнезда валялись кусочки скорлупы). Таким образом, вся сопутствующая субколония погибла.

Субколония 2 занимала южную и западную более низкую часть острова¹. Минимальное расстояние между ближайшими гнездами варьировало в пределах от 3,5 до 27 м и в среднем составило $9,8 \pm 1,61$ м ($\sigma = 7,54$). Некоторые гнезда находились в прибрежной полосе, и при подъеме воды подстилка в них намокала и пропитывалась мирабилитом. Три гнезда находились в заливаемой части и позже погибли от затопления.

Средний размер кладки в субколонии 2 составил 1,9 яиц. За первые 2 недели число яиц в гнездах, найденных 2 мая, уменьшилось на 41%. Состав кладок изменился следующим образом: сохранилось 50% кладок из трех яиц и 17% — из двух яиц. Полностью погибли 50% кладок из двух яиц и все кладки из одного яйца. Из всех учтенных гнезд к 18 мая яйца были только в 19 (всего 35 яиц), из них к началу вылупления птенцов (24 мая) кладки сохранились только в семи гнездах, причем в двух из них были только неоплодотворенные яйца (два и одно). Всего к этой дате оставалось только пять гнезд с хорошими яйцами (всего восемь яиц). Итак, в субколонии 2 могло быть реализовано не более 23% от всех отложенных яиц. Установить общий процент неоплодотворенных яиц здесь не удалось, поскольку большая часть яиц в брошенных гнездах пропала.

Плотность насиживания. С места нашего наблюдения были хорошо видны 14 гнезд в субколонии 1 и 13 гнезд в субколонии 2.

В субколонии 1 насиживающие птицы, имеющие хороший обзор, сидели спокойно, подолгу спали, изредка вставали и тут же опять садились в гнездо. В этой субколонии мы ни разу не наблюдали гнезд без наседок. Сменялись партнеры через 1—3 ч. Смененные птицы чаще

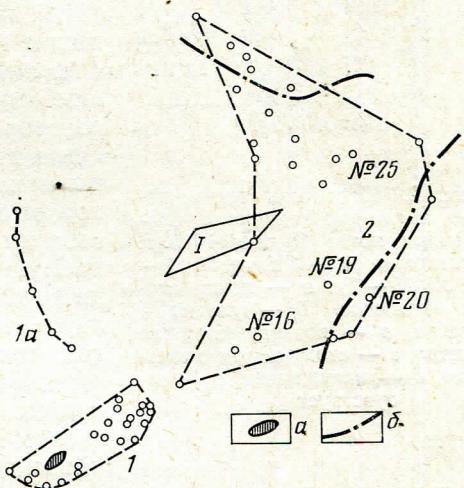


Рис. 1. План колонии хохотуньи: 1 — субколония 1; 1a — сопутствующая субколония 1a; 2 — субколония 2; I — колония черноголового хохотуна; а — клуб, б — зливаемые участки

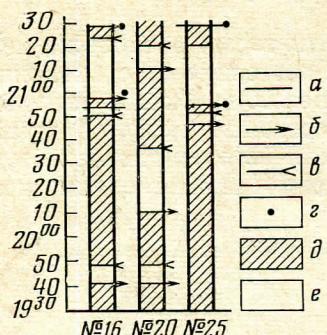
¹ Учет гнезд в субколонии 2 был проведен в два приема — 2 и 18 мая, чтобы меньше беспокоить колонию черноголовых хохотунов: 2 мая найдено 14 гнезд, 18 мая — еще 10. Расчет начальной плодовитости проведен по первым 14 гнездам.

улетали, но иногда оставались в районе гнезда. Птицы, сидящие на гнездах, лишенных обзора, вели себя беспокойнее и почти не спали. Например, птица, гнездо которой находилось в глубокой расщелине, постоянно сидела с вытянутой шеей, часто поворачивалась на гнезде, но не вставала с него. В субколонии 1 из 14 доступных для наблюдения

гнезд были брошены лишь два (с 2 и 3 яйцами), ближайшие к субколонии 2. Птицы оставили эти гнезда до 12 мая, т. е. в первую половину периода инкубации.

В субколонии 2 птицы сидели на гнездах менее плотно: часто вставали с гнезд в отсутствие партнера и улетали, оставляя открытое гнездо. Отметим, что в этой субколонии партнеры сменяли друг друга с такой же периодичностью, как и в субколонии 1. К 18 мая из 13 доступных для наблюдения гнезд были брошены четыре и еще четыре птицы бросили кладки позже — во второй половине периода инкубации. Одна из чаек бросила гнездо с тремя яйцами накануне вылупления птенцов. Птицы, которые позже оставили свои гнезда, вели себя особенно беспокойно. Например, за 1 ч наблюдений 9 мая с 6 до 7 ч птица на гнезде № 19 4 раза поднималась и 1 раз уходила от гнезда. За это же время птицы в субколонии 1 ни разу не покинули гнезд (не считая случаев смены партнеров). За несколько дней до того, как было брошено гнездо № 16 с тремя сильно насиженными яйцами, насиживающая птица часто вставала с кладки и отходила в сторону. Во время наблюдений 17 мая за 1 ч 50 мин она дважды поднималась и 3 раза уходила от гнезда. После захода солнца ее не было на гнезде, но утром 18 мая птица насиживала гнездо и в общем отсутствовала 1 ч 05 мин. Слетая с гнезда, она кружилась над островом с ритмичным криком (который часто можно слышать у потревоженных чаек около гнезд с птенцами), провоцируя взлеты других птиц. Были отмечены нападения этой птицы на летавших рядом с ней молодых. Так же беспокойно вели себя две другие чаики накануне оставления ими гнезд (рис. 2).

Рис. 2. Плотность насиживания в гнездах хохотуний, брошенных после 18 мая 1980 г. (гнездо № 16 — 3 яйца, № 20 — 1, № 25 — 1): а — птица стоит на гнезде, б — уходит с гнезда, в — возвращается на гнездо, г — стоит рядом с гнездом, д — насиживает, е — отсутствует



вала с кладки и отходила в сторону. Во время наблюдений 17 мая за 1 ч 50 мин она дважды поднималась и 3 раза уходила от гнезда. После захода солнца ее не было на гнезде, но утром 18 мая птица насиживала гнездо и в общем отсутствовала 1 ч 05 мин. Слетая с гнезда, она кружилась над островом с ритмичным криком (который часто можно слышать у потревоженных чаек около гнезд с птенцами), провоцируя взлеты других птиц. Были отмечены нападения этой птицы на летавших рядом с ней молодых. Так же беспокойно вели себя две другие чаики накануне оставления ими гнезд (рис. 2).

Антагонистические контакты. С плотностью гнездования связывают частоту антагонистических взаимодействий, увеличивающих беспокойство, влияющих на плотность насиживания и в конечном итоге на репродуктивный успех. Агрессивность часто рассматривают как следствие нарушения границ гнездовых территорий.

В течение периода насиживания хохотуны в общем вели себя спокойно — как в разреженной субколонии 2, так и в плотной субколонии 1. Однако конфликты возникали периодически. Их можно условно разделить на территориальные (непосредственно вблизи гнезда) и нетERRITORIALНЫЕ (в клубе, на незанятых участках, в воздухе). Отдельно следует рассматривать агрессивные взаимодействия взрослых птиц после появления птенцов.

Всего за время наблюдений мы зарегистрировали около 70 конфликтов², причем половина из них (35) была отмечена 24 мая, когда

² Следует отметить, что фиксация конфликтов, в которых участвуют несколько птиц, очень затруднительна.

в колонии уже появились первые птенцы. В разные дни длительность наблюдений была различной, поэтому для сравнения мы подсчитали среднее число агрессивных контактов за 1 ч. До 24 мая оно не превышало 1,4 в час, а 24 мая достигло 4,0. Однако в этот день половина конфликтов возникала у двух пар с птенцами, а птицы, не имевшие птенцов, конфликтовали лишь немногого чаще, чем в предыдущие дни: число их агрессивных взаимодействий за час равнялось 2,0. Наименьшее число конфликтов мы наблюдали рядом с гнездами. В субколонии 1, где гнезда располагались тесно (минимальные расстояния в большинстве случаев не превышали 3,5 м), присутствие соседних или посторонних птиц не всегда вызывало даже легкое беспокойство насиживающих особей или их партнеров. За время наших визуальных наблюдений мы отметили только шесть конфликтов вблизи гнезд, причем конфликтовали не насиживающие птицы, а, вероятно, их партнеры. В трех случаях около гнезд находилось несколько посторонних птиц (2—5), и после того, как хозяева нападали на них, возникали конфликты с одновременным участием нескольких особей. В трех других случаях имели место кратковременные стычки с одиночными птицами. Насиживающие птицы сильнее реагируют на пролетающих птиц, издавая «долгий крик». В семи случаях партнеры насиживающих птиц отходили от гнезда и нападали на чаек, находившихся в 3—10 м от гнезда. При этом не создавалось впечатления, что третириумфальная особь нарушила границы территории агрессора или стимулировала его нападение как-либо иначе.

Основная масса конфликтных ситуаций имела место в клубе, который находился в субколонии 1 (рис. 1). Клуб помещался на высоком плоском камне, с которого открывался широкий обзор на остров. В клуб прилетали и хозяева гнезд и негнездившиеся хохотуны. Агрессивность по отношению к особям из клуба нередко проявляли чайки, находившиеся около своих гнезд, иногда на расстоянии более 10 м от клуба, т. е. стимулом для подобных нападений не могло быть нарушение территориальных границ со стороны третириумфальных особей. Эти нападения выглядели как абсолютно неспровоцированные. Столь же трудно объяснимы агрессии на «ничейных» участках, периодически возникающие без видимой причины.

Если наземные конфликты происходили в основном в субколонии 1, то воздушные погони не были строго локализованы в пространстве. Они, как правило, возникают при спонтанных взлетах, спровоцированных прилетом к острову группы птиц, возвращающихся с кормежки, или же беспокойными чайками, неплотно насиживающими свои кладки.

По форме антагонистические взаимодействия можно разделить на пять условных типов: выпад — угроза (без дальнейшей погони), преследование (на земле), драка, полет — погоня с нападением в воздухе, «замещение». Первые три типа взаимодействий, как правило, включают только двух птиц и отличаются друг от друга лишь по степени агрессивности участников конфликта. Воздушные преследования привлекают внимание большего числа птиц, и к таким погоням часто присоединяются сидящие на земле чайки. Во взаимодействиях подобного типа большое значение имеет взаимная стимуляция. Еще один тип взаимодействий — «замещение» — это серия воздушно-земных контактов, иногда без явно выраженной агрессивности. Схематично эту ситуацию можно описать следующим образом: летящая птица садится в непосредственной близости от другой, тем самым гоняя ее с места; изгнанная птица взлетает и повторяет маневр первой. Такая последовательность (посадка, конфликт, взлет) выглядит как цепная реакция, в которую может быть последовательно вовлечено до 4—5 птиц. Садящиеся после такого конфликта чайки очень возбуждены и сразу вслед

за этим нередко нападают на птиц, находящихся на расстоянии до 20 м. Воздушные погони и «замещения» вносят больший беспорядок в жизнь колонии по сравнению с локальными наземными конфликтами, поскольку они в свою очередь провоцируют спонтанные взлеты насиживающих птиц. Взлетали, как правило, беспокойные слабо насиживающие птицы из субколонии 2.

Антагонистические взаимодействия в период до вылупления птенцов носят явно неупорядоченный характер. С появлением птенцов агрессивность птиц-родителей резко возрастает. Беспокойство родителей усиливается за счет присутствия птиц-претендентов с нереализованным родительским потенциалом, которые постоянно держатся в районе выводка (Панов, Зыкова, 1981). Особенно беспокойно ведут себя родители с птенцами, покинувшими гнездо: 24 мая в течение 8 ч наблюдений родители с птенцом, державшиеся вне гнездовой колонии, не менее 15 раз конфликтовали с другими птицами, отгоняя их от птенца. Претенденты также могут конфликтовать друг с другом, тем самым усиливая напряженность ситуации. Родители, у которых птенцы были еще в гнезде, вели себя спокойнее: только трижды за это время один из них нападал на других особей (на птицу, сидевшую в клубе, на молодую чайку, севшую примерно в 15 м от гнезда с птенцами; на птицу, взлетавшую из зоны клуба).

Две исследованные субколонии отличались от плотности гнездования. В субколонии 1 среднее минимальное расстояние между ближайшими гнездами было почти в 4 раза меньше, чем во второй ($t=4,54$, $p<0,001$). Субколония сформировалась в непосредственной близости от клуба. В литературе имеются сведения о том, что около клубов стремится загнездиться больше птиц и плотность гнездования здесь выше (Ewald et al., 1980). Сопутствующая субколония 1а располагалась в 16 м от основной, но среднее минимальное расстояние между ближайшими гнездами в ней почти в 3 раза больше, чем в основной ($t=3,33$, $p<0,001$), и близко к расстоянию между гнездами в субколонии 2.

В субколонии 1 средний размер кладки (2,5 яиц) был в 1,3 раза выше, чем во второй (1,9) ($t=2,52$, $p<0,02$). Кладки из трех яиц составляли здесь 58%, тогда как во второй — только 28%. Таким образом, начальный репродуктивный потенциал в плотной субколонии 1 был значительно выше, чем в разреженной субколонии 2. К концу периода насиживания в субколонии 1 сохранилось 84% гнезд и 80% яиц, тогда как в субколонии 2 — 24% гнезд и 23% яиц. Репродуктивный успех субколонии 1 составляет, вероятно, не более 58% (от числа отложенных яиц), а в субколонии 2 — не более 23%. Таким образом, во второй из этих группировок он более, чем в 2,5 раза ниже. В малочисленной разреженной сопутствующей субколонии 1а все кладки состояли из двух яиц, но репродуктивный успех был нулевым, поскольку все гнезда были брошены.

Низкий начальный репродуктивный потенциал многие авторы связывают с молодостью гнездящихся птиц (Coulson, 1971; Davis, 1975; Chabryk, Coulson, 1976; Haymes Blokpoel, 1980 и др.). Начиная с 1977 г., в нашей колонии наблюдался постоянный рост численности. Для серебристой чайки показано, что новые колонии составляют в основном молодые птицы (Chabryk, Coulson, 1976). В нашей колонии (в субколонии 1) самец одной из пар имел пестрины на крыльях и темную полосу на хвосте. Эти обстоятельства могут свидетельствовать о молодости птиц, составляющих исследованную нами колонию, однако для окончательного суждения необходимо многолетнее исследование меченой популяции.

В субколонии 1 птицы плотнее насиживали и не оставляли гнезд до прилета партнера. Поведение птиц в субколонии 2 отличалось повы-

шенным беспокойством: они часто взлетали, оставляя открытые гнезда. Вследствие таких взлетов яйца могут выкатываться из гнезда, а яйца из открытых гнезд без наседок часто становятся добычей других птиц (Fuchs, 1977). Молодые негнездящиеся птицы держались преимущественно в районе субколонии 2. Мы наблюдали, как одна из них поедала яйцо чайки.

В период инкубации клуб по-прежнему продолжает привлекать птиц — как гнездящихся, так и холостящих и служит местом возникновения конфликтов. Эвалд с соавторами (Ewald et al., 1980) отмечают, что в районе клубов у западной чайки (*L. occidentalis*) также сильнее ощущается пресс вторженцев. Антагонистические взаимодействия лишь изредка возникают в районе гнезд, где их можно считать следствием нарушения территориальных границ. Большинство хозяев не реагируют на присутствие посторонних птиц около гнезда. Наземные антагонистические взаимодействия в основном приурочены к плотной субколонии 1. Дж. Бюргер также отмечает, что драки между серебристыми чайками чаще возникают в плотных участках колонии (Burger, 1981). В нашей колонии подобные взаимодействия, если и служат фактором беспокойства, то не приводят к ослаблению плотности насиживания. Наибольшее число конфликтов имело место в районе клуба, а три брошенных в субколонии 1 гнезда находились на максимальном удалении от него. Таким образом, агрессивные взаимодействия не были причиной оставления птицами своих гнезд. В субколонии 2 агрессивных взаимодействий почти не было, но птицы вели себя беспокойнее. В этой субколонии сохранилось всего семь гнезд. Вероятно, беспокойство было вызвано нестабильным внутренним состоянием особей, возможно, вследствие слабой взаимной стимуляции из-за низкой плотности и малой численности. Такая же численность птиц в субколонии 1 компенсировалась высокой плотностью гнездования. Оставление черноголовым хохотуном своей колонии уменьшило общее число птиц, гнездившихся в этой части острова. Это обстоятельство могло отрицательно подействовать на субколонию 2 и стать фактором, усилившим беспокойство хохотунов. В исследованной колонии мы проследили прямую зависимость между плотностью гнездования и интенсивностью насиживания. Вопрос о связи возраста гнездящихся птиц с плотностью гнездования и интенсивностью насиживания остается открытым.

В заключение следует сказать, что в исследованном нами поселении плотность гнездования в двух составляющих его (равных по численности) субколониях отличалась почти в 4 раза. Насколько можно судить по имеющимся данным, более высокий репродуктивный успех в субколонии 1 (по сравнению с двумя другими), обусловлен более высокой плотностью расположения гнезд в этой субколонии. Различия в репродуктивном успехе между субколониями нельзя отнести на счет фенологических факторов, поскольку размножение в них проходило в целом синхронно.

Поселение серебристой чайки-хохотуны — типичного фракультативно-колониального вида представляет собой компромисс между социальными и индивидуалистическими тенденциями в поведении особей. Для поддержания устойчивости разреженных поселений, состоящих из небольшого числа пар (как это имело место в субколониях 1а и 2), максимальное расстояние между гнездами не должно превышать предела действия социальной стимуляции. В противном случае возможно нарушение целостности объединения, снижение репродуктивного успеха его членов или даже полный распад группировки. Однако этот вывод не может быть безусловным, поскольку для серебристой чайки известны не только колониальные поселения, но и одиночное гнездование (Дементьев, 1951; Кишинский, 1980). Остается открытым и важный вопрос о возрастном составе более и менее успешных субколоний. Не

исключено, что субколония 1 была сформирована из особей старших возрастных классов, успех которых, как известно, при прочих равных условиях выше, чем у птиц, гнездящихся впервые.

ЛИТЕРАТУРА

- Дементьев Г. П., 1951. Отряд Чайки (Lariformes).— В кн.: Птицы Советского Союза, 3. М.: Сов. наука, 376—603.
- Кишининский А. А., 1980. Птицы Корякского нагорья. М.: Наука, 1—335.
- Панов Е. Н., Зыкова Л. Ю., 1981. Поведение хохотуны *Larus argentatus cachinnans* на поздних стадиях репродуктивного цикла. — Зоол. ж., 60, 11, 1658—1669.
- Burger J., 1981. Behavioural responses of herring gulls *Larus argentatus* to aircraft noise. — Environ. Pollut., A24, 3, 177—184.
- Chabryk G., Coulson J. C., 1976. Survival and recruitment in the herring gull *Larus argentatus*. — J. Animal. Ecol., 45, 1, 187—203.
- Coulson T. C., 1971. Competition for breeding sites causing segregation and reduced young production in colonial animals. — In: Dynamic Popul. Proc. Advanc. Study Inst. Dynamics Numbers Popul., Oosterbeek, 1970. Wageningen, 257—266.
- Davis J. W. F., 1975. Age egg-size and breeding success in the herring gull *Larus argentatus*. — Ibis, 117, 14, 460—473.
- Ewald P. W., Hunt G. L., Warner M., 1980. Territory size in western gulls: importance of intrusion pressure, defense, investments, and vegetation structure. — Ecology, 61, 1, 80—87.
- Fuchs E., 1977. Predation and antipredator behaviour in a mixed colony of terns *Sterna* sp. and black-headed gulls *Larus ridibundus* with special reference to the sandwich tern. — Ornis Scand., 8, 1, 17—32.
- Haymes G. T., Blokpoel H., 1980. The influence of age on the breeding biology of ring-billed gulls. — Wilson Bull., 92, 2, 221—228.

ИЭМЕЖ АН СССР
(Москва)

Поступила в редакцию
8 июля 1982 г.

THE INFLUENCE OF NUMBERS AND DENSITY OF NESTING COLONIES ON REPRODUCTIVE SUCCESS IN HERRING GULL *LARUS ARGENTATUS CACHINNANS*

L. Yu. ZYKOVA, E. N. PANOV

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

Summary

The observations were carried out in spring 1980 on a small nameless islet in the Kara-Bogaz-Gol Bay (Caspian Sea). The colony was divided into two subcolonies, equal in numbers and differing almost four times in density. The reproduction success was higher in subcolony 1 with higher density of nests: a higher mean size of clutch (1.3 times) higher), a higher number of clutches with three eggs (58% vs. 28%). By the end of incubation 84% of nests and 80% of eggs survived in subcolony 1 and 24 and 23%, resp., in subcolony 2. The lower reproductive success in the sparse subcolony 2 appears to be due to a weak social stimulation in conditions of low number and density. Manifestations of territorial behaviour by the owners of nests in the vicinity of nests were rare. The main bulk of agonistic encounters took place within a club located near the centre of the dense colony 1. In the aerial conflicts more than two birds participated usually and such interactions arose due mainly to mutual stimulation.