

Е.Н. ПАНОВ, Л.Ю. ЗЫКОВА, М.Е. ГАУЗЕР

**НЕАДАПТИВНЫЙ ХАРАКТЕР АСИНХРОННОГО ВЫЛУПЛЕНИЯ
У МОРСКОГО ГОЛУБКА *LARUS GENEI* (AVES, LARIDAE)**

(Представлено академиком В.Е. Соколовым 5 III.1985)

Существует целый ряд взаимосвязанных гипотез, согласно которым асинхронное вылупление птенцов одного выводка может служить адаптацией, призванной регулировать репродуктивные усилия родителей и величину выводка в соответствии с непредсказуемо меняющимися кормовыми условиями. В системе этих представлений младшие птенцы в выводке составляют резерв: они выживают в годы с благоприятными трофическими условиями и подвержены повышенной смертности в годы неблагоприятные ([1, 2], обзор и критику этих гипотез см. [3]).

Для проверки данных гипотез в 1984 г. на о. Шинкаренко (Красноводский залив Каспийского моря) поставлен полевой эксперимент в поселении морского голубка из 237 гнезд. Целью эксперимента было устранение эффекта асинхронного вылупления птенцов. Для сравнения использованы материалы более ранних исследований по ходу вылупления птенцов, динамике их роста и ювенильной смертности [4, 5], в том числе данные, полученные на том же острове в 1983 г. с применением метода поголового индивидуального мечения птенцов (70 особей).

В 1984 г. на стадии яиц было сформировано 29 искусственных выводков. В 10 гнездах мы сложили по 3 яйца, которые были отложены первыми в 30 разных кладках; в 10 других гнездах были собраны по 3 вторых яйца и в 9 — по 3 третьих. В качестве контроля использовали 12 естественных гнезд с точно известными датами асинхронного вылупления птенцов (группа А) и 13 гнезд, для которых был известен порядок вылупления птенцов (группа Б). 87 птенцов из экспериментальных выводков и 32 из контрольной группы А были помечены индивидуально. 33 птенца группы Б получили три типа меток, соответствующих порядку их вылупления (старшие, или "первые" птенцы; средневозрастные — "вторые"; младшие — "третьи"). Для более полного учета птенцов поселение было огорожено. Загородка была снята в момент массового ухода выводков из колонии.

Результаты исследований. В естественном выводке морского голубка 3 птенца вылупляются в течение 2—3 (редко 5) суток. Средняя масса первого, второго и третьего птенцов в момент их вылупления составляет соответственно 100,0, 96,9 и 92,1%. Эти различия недостоверны при сравнении первых и вторых птенцов и достоверны ($t = 2,18, p < 0,05$) при сравнении первых и третьих. В каждом данном выводке абсолютные различия в массе птенцов тем выше, чем более растянут период их вылупления. Поэтому масса третьего птенца в момент его вылупления составляет 69,5—51,7% от массы первого птенца, достигнутой к моменту вылупления третьего. В дальнейшем, по мере роста птенцов, абсолютные различия в их массе сохраняются достаточно постоянными как в естественных, так и в экспериментальных выводках. Это подтверждает наши прямые наблюдения, согласно которым все птенцы выводка имеют равный доступ к корму, поставляемому родителями.

Таблица 1

Судьба экспериментальных выводков морского голубка

Классы экспериментальных выводков	Число экспериментальных выводков	Число уведенных полных выводков (в скобках %)	Классы экспериментальных выводков	Число экспериментальных выводков	Число уведенных полных выводков (в скобках %)
Из первых яиц	10	10 (100)	Из третьих яиц	9	6 (66,7)
Из вторых яиц	10	7 (70,0)	Всего	29	23 (70,3)

В каждом из 29 экспериментальных выводков все 3 птенца вылупились на протяжении одних суток. Из тех 10 экспериментальных выводков, в которых все птенцы были взвешены в возрасте до 1 суток, в 7-и масса самого легкого птенца составляла 89,0—97,0% от массы самого тяжелого и лишь в 3-х—77,1, 79,6 и 82,9% (против 51,7—69,5% в естественных выводках).

Различия в средних массах одновозрастных птенцов из экспериментальных и контрольных выводков были недостоверны.

У морских голубков выводок остается в гнезде не более 4 суток. В естественных выводках к этому времени младший (третий) птенец или уже погибает, или настолько слаб, что с трудом может следовать за прочими членами семьи. Обычно он отстает, возвращается в колонию и гибнет здесь от голода или от нападений взрослых птиц своего вида. В результате, согласно ранее полученным данным, смертность третьих птенцов составляет 79,5% от числа всех птенцов, погибших в первые 10 дней после начала массового вылупления [5].

Аналогичная картина наблюдалась и в 1984 г. в контрольной серии выводков. В группе А по 3 птенца вылупились в 9 гнездах из 12. Из их числа полный выводок (т.е. включающий всех трех птенцов) был уведен из поселения лишь одной парой птиц (11,1%). В противоположность этому, в экспериментальной группе полные выводки были уведены 23 парами из 29 (79,3%, см. табл. 1).

Мы видим, что при сохранении в полном составе всех выводков, составленных из первых яиц, сохранность выводков, полученных из вторых и третьих яиц была ниже, но незначительно различалась в двух последних группах. Все эти различия обусловлены, как мы полагаем, запаздыванием вылупления в гнездах, составленных из вторых и, особенно, из третьих яиц по сравнению с гнездами, содержащими первые яйца. Это вытекает из самой методики постановки эксперимента: искусственные кладки формировались одновременно, когда яйца находились на разных стадиях насиживания.

В результате к 30 мая птенцы вылупились в 17 гнездах из 20, содержащих первые и вторые яйца, и только в 2 из 9 гнезд с третьими яйцами. Среди 13 экспериментальных выводков, сроки ухода которых из поселения были точно прослежены, время пребывания их в гнезде обратно коррелировало с датами вылупления птенцов. Относительно более короткие сроки пребывания в гнездах выводков, составленных из вторых и третьих яиц, могли отрицательно сказываться на дальнейшей судьбе этих выводков. Мы предполагаем, что укорочение срока пребывания в гнездах выводков, вылупление которых запаздывает, обязано социальным факторам: уход из колонии пар, размножающихся первыми, стимулирует эмиграцию и тех семей, в которых птенцы находятся на более ранних стадиях развития.

Как видно из табл. 2, в экспериментальных одновозрастных выводках наблюдалось как общее снижение ювенильной смертности по сравнению с контролем, так и, особенно, уменьшение смертности третьих птенцов.

Таблица 2

Судьба птенцов в контрольных и экспериментальных выводках морского голубка

Возраст птенцов	Контроль*			Эксперимент		
	число вылупившихся	число погибших	% погибших от числа вылупившихся	число вылупившихся	число погибших	% погибших от числа вылупившихся
Старшие	25	1	4,0	30	1	3,3
Средние	25	—	—	30	—	—
Младшие	16	10	62,5	27	4	14,8
Всего	66	11	16,7	87	5	5,7**

* Контрольные группы А и Б. ** Поскольку еще 2 птенца имели неясные возрастные метки, эта цифра может достигать 8,0

В отличие от 1983 г. с его дефицитными кормовыми условиями, в 1984 г. имело место изобилие корма. Около гнезд можно было постоянно видеть несъеденную рыбу. Однако даже в этих условиях смертность третьих птенцов в контрольных выводках была весьма высокой. Отсюда следует, что вопреки гипотезе "регулирования величины выводка" гибель младших птенцов не связана с трофическими факторами. Равномерный рост и высокая выживаемость птенцов (в том числе и третьих) в одновозрастных выводках свидетельствует о том, что родители способны успешно выкормить всех трех птенцов, и что дифференцированная смертность их является эпифеноменом асинхронного вылупления. При этом по своим начальным потенциям третий птенец практически не уступает второму птенцу выводка, что противоречит представлениям о чисто резервной роли третьего птенца у чайковых птиц.

Приведенные данные показывают, что гипотеза о регуляторной функции асинхронного вылупления с обратной связью на пищевые ресурсы, по крайней мере в нашем случае, может быть отвергнута.

Институт эволюционной морфологии
и экологии животных им. А.Н. Северцова
Академии наук СССР, Москва

Поступило
10. IV. 1985

ЛИТЕРАТУРА

1. Alexander R.D. - Ann. Rev. Ecol. Syst., 1974, vol. 5, p. 325-383.
2. O'Connor R.J. - Anim. Behav., 1978, vol. 26, p. 79-96.
3. Clark A.B., Wilson D.S. - Quart. Rev. Biol., 1981, vol. 36, p. 253-277.
4. Гаузер М.Е. Этологическая структура популяций и успех размножения у чайковых птиц с различными типами колониального гнездования (на примере *Sterna hirundo*, *S. sandvicensis*, *Larus genei*). Автореф. канд. дисс. М., 1983. 26 с.
5. Панов Е.Н., Зыкова Л.Ю., Гаузер М.Е. В сб.: Поведение животных в сообществе. М.: Наука, 1983, с. 123-125.