

УДК 598.422

СОЦИАЛЬНО ОБУСЛОВЛЕННАЯ СМЕРТНОСТЬ ПТЕНЦОВ У МОРСКОГО ГОЛУБКА (*LARUS GENEI*, LARIDAE).

1. ОБЩИЙ ОЧЕРК БИОЛОГИИ И ПОВЕДЕНЧЕСКИЕ ПРЕДПОСЫЛКИ МАССОВОГО ИНФАНТИЦИДА

© 2009 г. **М. Е. Гаузер**, Л. Ю. Зыкова, Е. Н. Панов

Институт проблем экологии и эволюции РАН, Москва, Россия

e-mail: Larus3@yandex.ru

Поступила в редакцию 22.05.2008 г.

Гнездовая биология, социальное поведение и смертность птенцов морского голубка (*Larus genei*) были изучены в 1972–1984 гг. на юго-востоке Каспийского региона (Туркменистан). В 1981 г. была закартирована и исследована гнездовая популяция (935 пар), состоящая из пяти крупных поселений. В двух поселениях проведено поголовное мечение птенцов (1146 особей) и прослежены причины ювенильной смертности. В первые 10 дней после начала массового вылупления смертность пуховиков составила 18.3% от числа отложенных яиц и 19.8% от числа вылупившихся птенцов. Отсутствие хищников в районе исследования исключает возможность гибели от межвидового хищничества. Прямые наблюдения показали, что основной причиной гибели является оставление птенцов родителями и их последующее уничтожение особями того же вида. Среди 222 птенцов, найденных мертвыми, 76 (34.2%) несут следы насильственной смерти от таких нападений. Детоубийство рассматривается как проявление социальной патологии в условиях переуплотненных гнездовых агрегаций.

Основной целью настоящей работы было детальное описание поведенческих механизмов инфантицида, его влияния на суммарный репродуктивный успех и анализ непосредственных экологических причин этого феномена у морского голубка. Ранее на примере черноголового хохотуна и пестроносой крачки, также гнездящихся с чрезвычайно высокой плотностью, нами были рассмотрены экологические и социальные факторы, влияющие на репродуктивный успех этих видов (Панов и др., 1980; Гаузер, 1981, 1981а; Панов, Зыкова, 1982; Костина, Панов, 1982; Гаузер, 1983, 1989; Панов и др., 1983; Зыкова и др., 1985, 1986; Панов, Зыкова 1987). В те же годы в Красноводском государственном заповеднике мы проводили изучение биологии и этологической структуры популяции морского голубка и опубликовали некоторые результаты исследований (Панов и др., 1983, 1985; Зыкова и др., 1986).

Инфантицид представляет собой весьма распространенное явление в животном мире. В обзоре на эту тему Хрдай (Hrdy, 1979) выделяет пять возможных источников инфантицида: 1. Эксплуатация потомства (каннибализм), 2. Устранение пищевых конкурентов, 3. Улучшение будущих перспектив родителей за счет устранения избыточного числа потомков (манипулирование родительским вкладом), 4. Увеличение итоговой приспособленности особи (как, правило, самца), уничтожающей неродственных ей детенышей и тем самым улучшающей перспективы собственной

репродукции, 5. Социальная патология, обязанная, в частности, дезорганизации в условиях переуплотнения популяции.

В качестве нулевой гипотезы мы выбрали предположение, что массовый инфантицид у этого вида является следствием переуплотнения гнездящейся популяции. Хорошо известно, что именно переуплотнение является универсальным источником “социальной патологии” (см., например, Calhoun; 1982; Coulson, 1971; Панов, 1983). В этой статье будут рассмотрены особенности биологии и поведения морского голубка, создающие биологический базис для ситуационно (а не генетически) обусловленного инфантицида у данного вида.

Большая часть полевых материалов получены покойной Миррой Евгеньевной Гаузер в 1972–1980 гг. В 1981–1984 гг. полевые исследования мы проводили совместно. В настоящее время в заповеднике подобные орнитологические исследования не проводятся. Кроме того, вследствие подъема уровня Каспия исчезли острова, на которых гнездились морские голубки. В связи с этим, а также учитывая сложность проведения исследований за пределами России, мы сочли необходимым опубликовать сохранившиеся материалы.

РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЯ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Полевые исследования проведены в течение весенне-летних сезонов в 1972–1983 гг. на о-ве Боль-

шой Осушной и в 1983–1984 гг. на о-ве Шинкаренко в Красноводском заливе Каспийского моря. О-в Б. Осушной имел длину около 3 км, максимальную ширину около 0,5 км и максимальную высоту над уровнем Каспия около 2,5 м. При сильных штормах значительная часть острова затоплялась. Обширные площади острова были покрыты мелким ракушечником. Кустарниковая растительность была представлена одиночными экземплярами и небольшими группами тамариска (*Tamarix ramosissima*). Основные виды трав: турнефорция сибирская (*Turnephorcia sibirica*), тростник (*Phragmites communis*) и некоторые виды солянок *Salsola*. Наиболее распространена на острове турнефорция. Это растение, высотой до 25–30 см, образует заросли с разной степенью сомкнутости.

Помимо морского голубка на острове гнездились четыре вида крачек: речная (*Sterna hirundo*), малая (*S. albifrons*), пестроногая (*Thalassius sandvicensis*) и чайконогая (*Gelohelidon nilotica*).

Соседний о-в Шинкаренко имел в длину около 1,5 км, самой широкой части не более 100 м. В результате штормов конфигурация его постоянно менялась. По характеру растительности он не отличался от о-ва Большой Осушной. Наряду с морским голубком здесь гнездились речные и малые крачки. В настоящее время оба острова исчезли в связи с поднятием уровня Каспия.

В период с 1972 по 1984 гг. были собраны сведения о численности и биологии морского голубка. В 1981 г. мы провели абсолютный учет изучаемой популяции на о-ве Большой Осушной. В двух поселениях (I – 435 гнезд, II – 34 гнезда) провели наблюдения за ходом вылупления и выживаемостью птенцов с использованием индивидуального мечения (всего было помечено 1146 птенцов). Еще одно поселение, состоящее из 99 гнезд (IV), мы использовали в качестве контрольного. В 1983 г. аналогичные исследования были проведены в поселении на о-ве Шинкаренко (было помечено 70 птенцов и 67 взрослых птиц). В 1984 г. здесь же был поставлен полевой эксперимент для проверки влияния асинхронного вылупления на выживаемость птенцов в выводке (см. Панов и др., 1985; Гаузер, 1989).

Птенцов окрашивали родамином и пикриновой кислотой в соответствии с порядком их вылупления (первые, вторые, третьи) и принадлежностью к определенной субколонии. В период наблюдений поселения мы посещали через день: учитывали яйца и птенцов (включая погибших) и метили вновь вылупившихся. Брошенные яйца и трупы птенцов из колонии уносили. Погибших птенцов внимательно осматривали, чтобы выявить наличие или отсутствие следов от ударов – кровоизлияний, повреждений кожи и т.п. В 1981 г. после оставления птицами колонии, поселения I и

II были закартированы и в них были измерены расстояния между краями соседних гнезд.

Контрольное поселение IV в 1981 г. мы посетили всего три раза за сезон, чтобы свести к минимуму влияние фактора беспокойства на смертность птенцов: 27 мая мы провели учет всех гнезд и яиц, а 8 и 9 июня собрали брошенные яйца и мертвых птенцов. Однако, сокращая влияние наблюдателей, мы не смогли учесть всех погибших птенцов (см. ниже).

В 1981 и 1983 гг. непосредственно в колонии из специального укрытия с помощью 12х бинокля были проведены наблюдения за поведением взрослых особей и птенцов (всего 29 ч). Наблюдения записывали на диктофон.

Терминология. В гнездовых агрегациях чайковых птиц мы выделяем иерархически подчиненные единицы: поселения, колонии и субколонии (Панов, Зыкова, 1982). Поселения обозначаются римскими цифрами, колонии – арабскими, субколонии – прописными буквами. Например, I.4A.

“Старшими” мы называем первых птенцов в выводках из двух и трех яиц, “младшими” – последних, “средними” – вторых птенцов из кладок, состоявших из трех яиц.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Численность вида. В юго-восточном Каспии в период наших исследований морские голубки гнездились в Красноводском заливе на о-ве Большой Осушной, а начиная с 1983 г. – на о-ве Шинкаренко. В 1973–1978 гг. гнездовые агрегации различной численности (от 90 пар в 1973 г. до 896 пар в 1977 г.) существовали также на небольшом безымянном острове в горле пролива Кара-Богаз-Гол при впадении его в залив. Мы не располагаем сведениями о гнездовании морского голубка на этом острове до 1972 г., но в 1978 г. общая численность этого вида составляла здесь 1048 пар. Позже остров соединился с материком, и голубки гнездиться здесь перестали. В это же время наблюдался рост численности популяции морского голубка на о-ве Большой Осушной (табл. 1). В 1983 г. появилось новое поселение на о-ве Шинкаренко (52 гнезда). В 1984 г. на этом острове было уже 237 гнезд. Учеты, которые были проведены на трех островах Балханского залива с 1988 по 1990 гг., показали, что суммарная численность морских голубков здесь сохранялась в пределах 2500–3000 пар.

Местообитания. Типичное местообитание морского голубка – песчаные дюны, причем птицы явно тяготеют к повышениям микрорельефа. Будучи приурочены к прибрежным наносам песка, многие поселения имеют вытянутую форму и распадаются на колонии и субколонии, каждая из

Таблица 1. Поселения морского голубка на о-ве Большой Осушной в 1972–1983 гг.

Год	Число поселений	Число пар в поселении
1972	1	7
1973	1	27
1974	1	34
1975	2	65 (15–50)
1977	2	83 (37–46)
1978	1	103
1979	1	74
1980	3	1316 (48–705)
1981	5	935 (34–435)
1982	3	1312 (37–1088)
1983	2	366 (38–328)

которых занимает тот или иной из наиболее возвышенных участков дюны.

Но иногда птицы, привлекаемые уже загнездившимися парами, продолжают размещать гнезда на склонах дюны и даже в понижениях между ними. Участки колоний, располагающиеся в подобных местах, подвергаются реальной опасности быть залитыми в штормовую погоду или быть подтопленными грунтовыми водами. Например, в 1983 г. на о-ве Большой Осушной в поселении из 38 гнезд после шторма сохранилась только 12: 8 гнезд на дюне, два гнезда на ракушечнике и еще два (возможно, брошенных) в полтора метра от дюны. Остальные гнезда были смыты, а на месте колонии оказалась свалка яиц, из которых только 6 были недавно снесены, а 39 содержали крупные эмбрионы.

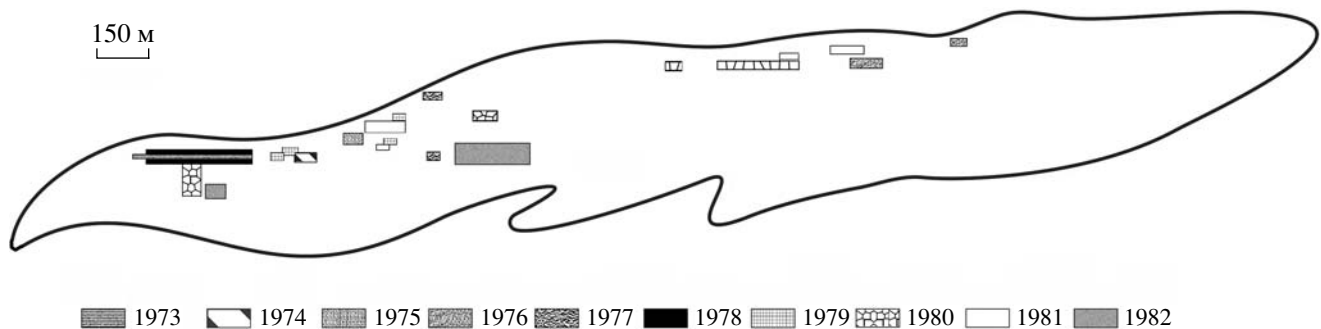
Несомненное предпочтение морские голубки отдают участкам, почти полностью лишенным растительности. Аналогичная картина описана в колониях на Средиземном море (Isenmann, 1976; Schenk, 1986). Некоторые группировки гнезд могут частично располагаться в зарослях турнефор-

ции, которые ограничивают здесь рост численности птиц, препятствуя присоединению новых пар. Изредка морские голубки гнездятся среди турнефорции. Именно таким было небольшое поселение II из 34 гнезд на о-ве Большой Осушной. Оно состояло из двух колоний с пятью субколониями, причем в четырех из них было от двух до шести гнезд, и только на самом разреженном участке располагалась субколлония из 14 гнезд.

На о-ве Большой Осушной морские голубки зачастую гнездились на периферии колоний пестроносы крачки или даже внутри них. Минимальное расстояние между гнездами морского голубка и пестроносы крачки составляло от 42 до 87 см. На о-ве Сардиния морские голубки гнездятся вместе с серебристыми и речными чайками (Schenk, 1986). На островах в северо-западном Средиземноморье морские голубки гнездятся вместе с куликами шилоклювкой и ходулочником (*Recurvirostra avosetta*, *Himantopus himantopus*), с чайками – *L. audouinii*, *L. ridibundus* и крачками – чайконосой (*Gelohelidon nilotica*), малой (*Sterna albifrons*) и пестроносой (*S. sandvicensis*) (Oro, 2002).

Морские голубки не придерживались на островах постоянных мест гнездования. В разные годы они могут выбирать для гнездования различные участки. Это обстоятельство говорит о том, что места, пригодные для гнездования вида имелись здесь в избытке, а выбор из множества доступных определяется, по-видимому, чисто случайными обстоятельствами (рис. 1).

Пространственная структура поселений морского голубка. Классификацию пространственной структуры поселений плотно гнездящихся чайковых мы предложили ранее на примере поселений черноголового хохотуна (см. Панов, Зыкова, 1982). Гнездовые группировки морского голубка мы также условно подразделили на три иерархически соподчиненных класса. Поселениями мы называем крупные группировки, полностью разграниченные пространственно и нередко разделенные визуальными барьерами, например, зарослями тростника (поселения I и II). Внутри поселения выделяются колонии, разделенные не-

**Рис. 1.** Распределение поселений морского голубка на о-ве Большой Осушной в период с 1973 по 1982 гг.

занятыми участками местности. Колонии, в свою очередь, распадаются на субколонии. Обычно расстояние между субколониями меньше, чем между колониями. Кроме того, близко расположенные субколонии мы считали относящимися к одной и той же колонии, если наиболее рано загнездившиеся пары в этих субколониях приступают к яйцекладке в один и тот же день.

В субколониях морского голубка гнезда расположены чрезвычайно компактно – компактнее, чем у других плотно гнездящихся чайковых: отношение диаметра гнезда к среднему ближайшему расстоянию между соседними гнездами по нашим данным равно 0.67. Для сравнения, у черноголовго хохотуна 0.57 (наши данные), у пестроносы крачки 0.49 (Гаузер, 1981). Субколония состоит из плотных скоплений гнезд. Наибольшее расстояние между краями гнезд в разных субколониях 14.0 – 31.0 см. Плотный валик вокруг гнезда, сцементированный пометом, имеет ширину 7–10 см, так что гнезда, первоначально находящиеся на расстоянии до 20 см друг от друга, со временем соприкасаются валиками и не разделены свободным пространством. Зависимость между плотностью расположения гнезд и их числом в субколонии не обнаружена (рис. 2).

Конфигурация колоний во многом зависит от микрорельефа. На узких вытянутых дюнах формируются линейные субколонии, на вершинах более округлых дюн – плотные многорядные (см. Панов, Зыкова, 1982).

Временные характеристики поселений. Длительность процесса формирования поселений морского голубка составляет в среднем 28 дней. Основная масса птиц приступают к гнездованию на протяжении двух недель, но в дальнейшем к поселению могут присоединиться новые пары.

Наиболее рано появившиеся гнезда образуют эпицентр будущего поселения (Burger, Shisler, 1980). В крупных поселениях таких эпицентров может быть больше одного, и в дальнейшем они не обязательно совпадут с геометрическим центром. Например, образование поселения I на Большом Осушном в 1981 г. началось из двух эпицентров, разделенных расстоянием около 70 м. Здесь возникли две субколонии: из 31 гнезда (эпицентр 1) и из 26 гнезд (эпицентр 2). Первая из этих субколоний в дальнейшем вошла в состав центральной части поселения, заняв в ней периферийное положение, а вторая оказалась максимально удаленной от геометрического центра. Основная часть поселения сформировалась между этими эпицентрами. Две наиболее поздние субколонии образовались на периферии поселения, причем одна из них слилась с небольшой субколонией, возникшей одной из первых. В итоге, в поселении I максимально удаленными от центра оказались самая ранняя субколония в эпицентре 2 и одна из самых поздних субколоний.

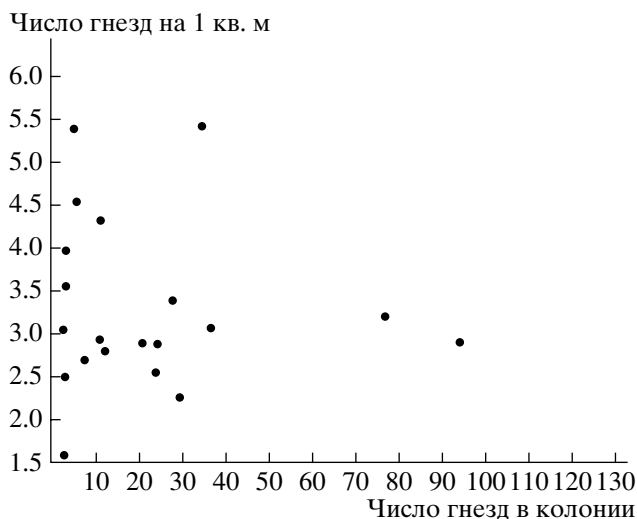


Рис. 2. Соотношение плотности гнездования и числа гнезд в колонии морского голубка.

Гнезда и кладки. Гнездо морского голубка представляет собой массивную постройку из веточек солянок и водорослей *Zostera*. Средний диаметр гнезда 25.7 см (диаметр лотка 16.3 см), глубина лотка 5.6 см. Насиживающие птицы испражняются на край гнезда, который вскоре приобретает почти белую окраску и постепенно цементируется. Яйца имеют светлый обычно беловатый фон и интенсивно испещрены темными пятнами, резко контрастирующими с фоном. Окраска яиц подвержена большой изменчивости даже в пределах одной кладки. Средний размер кладки в поселении на Большом Осушном по многолетним данным (с 1974 по 1982 гг.) равен 2.62 ± 0.12 (Гаузер, 1989). В северо-западном Средиземноморье средний размер кладки немного меньше – 2.57 (Ogo, 2002). Размер кладки связан со сроками гнездования и уменьшается к концу гнездового цикла (табл. 2). Так, в 1981 г. наименьший средний размер кладки (2.30 ± 0.60 и 2.28 ± 0.48) зафиксирован в субколониях I.9.A (23 гнезда, 53 яйца) и I.9.B (7 гнезд, 16 яиц), образовавшихся позже остальных. Аналогичная картина имела место в поселении на о-ве Шинкаренко в 1983 г.

Порядок вылупления птенцов. Формирование и структура яслей. Вылупление птенцов морского голубка из яиц одной кладки происходит асинхронно. В кладке, состоящей из двух яиц, второй птенец вылупляется, как правило, через двое суток после первого. В кладке из трех яиц интервал между вылуплением первого и второго птенца составляет в среднем 1.3 ± 0.10 суток ($n = 41$), между вылуплением второго и третьего – 1.4 ± 0.08 ($n = 34$), первого и третьего – 2.5 ± 0.44 ($n = 34$). Средняя масса второго и третьего птенца в момент их вылупления составляет по отношению к массе первого соответственно 96.9 и 92.1%. При сравнении

Таблица 2. Доля кладок с разным числом яиц (%) и средняя величина кладки в трех поселениях морского голубка на о-ве Большой Осушной (1981 г.) и на о-ве Шинкаренко (1983 г.)

Величина кладки	О-в Большой Осушной			О-в Шинкаренко
	Поселение I (435 гнезд)	Поселение II (34 гнезда)	Поселение III (255 гнезд)	52 гнезда
1 яйцо	2.3 (10)	2.9 (1)	5.1 (13)	7.8 (4)
2 яйца	13.8 (60)	17.7 (6)	38.8 (99)	55.8 (29)
3 яйца	83.9 (365)	79.4 (27)	56.1 (134)	36.4 (19)
Средняя величина кладки	2.80 ± 0.04	2.80 ± 0.17	2.50 ± 0.08	2.30 ± 0.08
Дата начала вылупления птенцов	25 мая	25 мая	3 июня	5 июня

Примечание. В скобках – абсолютное число кладок.

массы первых и вторых птенцов различия не достоверны, а при сравнении массы первых и третьих – достоверны ($t = 2.18, p < 0.05$). Абсолютные различия в массе птенцов в выводке тем больше, чем сильнее растянут период их вылупления. К моменту вылупления младшего птенца (его средняя масса 25.8 ± 0.9 г, $n = 11$) старший превосходит его по массе в среднем в полтора раза (средняя масса первого птенца в возрасте трех дней 41.9 ± 2.8 г, $n = 7$). Подробнее см. Зыкова и др., 1986.

После вылупления птенцы покидают гнездо не сразу. Даже при тревоге, когда взрослые птицы взлетают, лишь отдельные птенцы выбегают из гнезда, но большинство пуховиков остаются на месте и затаиваются. Максимальный срок пребывания выводка в гнезде, после которого родители уводят птенцов, 4–5 сут. (Гаузер, 1983), но в большинстве случаев он меньше – всего 2–3 сут. Таким образом, к моменту ухода выводка третий птенец, как правило, едва успевает обсохнуть. Возраст старшего птенца во время ухода из колонии в 50% случаев равнялся трем суткам (минимальный возраст двое суток, максимальный – пять). Возраст второго птенца обычно на сутки меньше. В большинстве случаев третьего птенца или яйцо родители оставляли в гнезде. В 1983 г. на о-ве Шинкаренко из 17 гнезд с тремя яйцами (субколония III) уведены только 4 полных выводка (28.6%). Птенец, вылупившийся из оставленного яйца, гибнет при вылупании (так называемый “задохлик”) или спуска некоторое время. Оставленный или отставший от выводка младший птенец или возвращается в гнездо или же начинает сразу бродить по колонии, стараясь примкнуть к чужому выводку, Здесь он часто становится жертвой агрессивности взрослых птиц¹.

¹ По данным Пьеротти и Марфи (Pierotti R., Murphy E.C., 1987), у *Larus argentatus*, *L. occidentalis* и *L. marinus* от 20 до 30% птенцов отстают от родителей и присоединяются к чужим выводкам. Как правило, это бывают младшие птенцы из своих выводков. Обычно родители отыскивают своих птенцов и возвращаются с ними в свои гнезда.

Процесс формирования так называемых “яслей” осложнен тем, что в нем действуют две разнонаправленные тенденции. Это, во-первых, стремление родителей увести птенцов за пределы колонии, и, во-вторых, тяга птенцов к скоплению птиц в функционирующих еще остатках колонии и к прочим формирующимся в этот период временным группировкам особой своего вида. Мы проследили более 30 случаев ухода птенцов с места рождения. Родителям редко удается увести выводок с первого раза. Младшие, значительно более слабые птенцы отстают и по пути могут присаживаться в чужие гнезда. Родители возвращаются за ними, а следом бегут старшие и средние птенцы, причем вся эта процедура может повторяться несколько раз. Движение выводка внутри колонии инспирирует перемещения других птенцов из родных гнезд.

Уведенные из колонии выводки первое время держатся обособленно, но постепенно начинают скапливаться в прибрежной полосе, образуя тем самым ясли.

В 1981 г. к концу первой недели после начала массового вылупления образовались две группы птенцов, увенные от ближайшего поселения примерно на 100 м. Каждая из этих группировок объединяла выводки из разных поселений – как ближайших к яслям, так и расположенных на значительном (до 350 м) расстоянии от них. Количество выводков в составе яслей непрерывно увеличивалось по мере вылупления птенцов. В конечном счете все птенцы из гнездовых поселений перешли в прибрежные послегнездовые группировки.

Пока ясли состоят из небольшого числа птиц, их привлекательность для выводков, покидающих гнездовые колонии, невелика. В это время многие выводки нередко направляются в другие колонии, как соседние, так и удаленные на значительное расстояние. Благодаря индивидуальным меткам мы опознали в колонии 62 пришлых птен-

ца (41 из них позднее был найден мертвым). Выводки постепенно объединяются в мелкие непостоянные по составу компании, остающиеся на одном месте до двух-трех дней. Птенцы тяготеют друг к другу, формируя небольшие группы, находящиеся под наблюдением нескольких взрослых птиц (максимальная группа состояла из 9 птенцов). Взрослые птицы время от времени собирают часть птенцов около себя, пассивно препятствуя объединению их с другими птенцами. Из этого можно заключить, что взрослые – это родители, стремящиеся не терять персональных связей с собственными птенцами.

Персональные связи между родителями и птенцами сохраняются и позже, когда выводки объединяются в истинные ясли на морском берегу. Птенцы в этот период часто перемешиваются (особенно в момент сильного беспокойства), образуя крупные скопления (до 450 пуховиков). Однако после окончания тревоги эти скопления распадаются на мелкие группы, с которыми держатся родители. Таким образом, создается впечатление, что истинная кооперация на почве заботы о потомстве для морских голубков в начальный период формирования яслей не характерна.

Потери репродуктивного потенциала на разных стадиях гнездового цикла. Потери репродуктивного потенциала, как правило, невелики на стадиях яйцекладки и насиживания (за исключением потерь из-за штормов в результате неудачного выбора мест гнездования) и максимальны на начальных стадиях постнатального периода. Мы располагаем сведениями о суммарной потере яиц в колониях на Большом Осушном в 1978, 1980, 1981 (поселения I и II): в 1978 г. было отложено 899 яиц (потери 4.2%), в 1980 г. – 1491 (потери 6.2%), в 1981 г. – 1319 (потери 6.7%). В 1981 г. оставшиеся яйца были проверены и мы смогли выяснить, что 2.4% из них были неоплодотворенные, а в 0.98% птенцы погибли при вылуплении.

В 1981 г. в первые 10 дней после начала массового вылупления птенцов смертность пуховиков из поселений I и II составила 18.3% от числа отложенных яиц (по сравнению с 6.7% гибели самих яиц) и 19.8% от числа вылупившихся птенцов. Учтены были как птенцы, погибшие в родной колонии, так и за ее пределами. Данные, полученные в контрольном поселении IV, к сожалению, не были достаточно полными. Мы не имели сведений о числе неоплодотворенных и расклеванных яиц, о числе вылупившихся птенцов и птенцов, погибших при вылуплении. Птенцы в нем не были помечены, и мы считали погибшими в этой колонии только тех, которых мы собрали в самом поселении в конце гнездования. Это составило 10.5% от числа отложенных яиц. Трупы без меток, найденные вне контрольного поселения (20 птенцов), вероятнее всего, могли принадле-

жать птенцам, вылупившимся именно здесь, поскольку все птенцы из других поселений имели метки, но включать их в результат учета мы не могли. Состояние собранных трупов, пролежавших на солнце несколько дней, не давало возможности определить наличие следов от ударов клювом. В эксперименте число птенцов, погибших внутри родной колонии, составляло от 6.6 до 21.4%, в среднем 10.2%, лишь немного отличаясь от данных по контрольному поселению.

Причины смертности птенцов до и во время оставления выводками гнездовых субколоний. В период насиживания агонистические столкновения между членами субколонии весьма редки. Резкое возрастание общего возбуждения и взаимной агрессивности наблюдается сразу же после начала вылупления. Это совпадает с очевидным увеличением подвижности взрослых птиц. Часто наблюдаются смены членов пары на гнездах. Эти перемещения вызывают беспокойство насиживающих птиц, которые могут стать объектом нападения. В тесном скоплении гнезд локальный конфликт вызывает общий всплеск возбуждения и по типу цепной реакции перерастает в новые конфликты.

Взрослые особи переадресуют свою агрессивность движущимся по колонии птенцам. Интересно, что взрослые птицы из трех семей с выводками (из 42 за которыми наблюдали) сами подходили к чужим гнездам и начинали избивать находившихся там одиноких птенцов. Птенцы, временно покинутые родителями, чаще всего остаются неподвижными в своем гнезде, но иногда переходят в соседние, и в такой момент они рискуют стать объектами нападения хозяев или других взрослых членов колонии. Возможность перехода птенцов в чужие гнезда подтверждается как прямыми наблюдениями, так и присутствием в колонии смешанных выводков. Иногда в одном гнезде оказывались птенцы, вылупившиеся даже в разных субколониях. Если в отсутствие родителей птенец перешел в соседнее пустое гнездо, то в момент возвращения птица-родитель старается перевести своего птенца обратно в родное гнездо, что ей обычно удается. Если же птенец в отсутствие родителей ушел на большое расстояние от своего гнезда, возобновление его контактов с родителями мало вероятно.

Критический момент в жизни птенца приходится на время увеличения подвижности выводка. В это время самый младший птенец часто в возрасте одного-трех дней не склонен покидать гнездо даже при явной опасности. Очевидно, что решающим фактором начала перемещения выводка оказывается стимуляция этого процесса родителями, что подтверждено нашими наблюдениями за уходом из колонии более 30 выводков.

Передвижение выводка вызывает вспышку агрессивности прочих членов субколонии, которые пытаются клевать птенцов, проходящих около их гнезда. Уже в эти моменты птенец может быть сильно травмирован, поскольку в большинстве случаев агрессор стремится нанести удар или укус клювом в голову птенца. Ослабленные чрезмерными усилиями, которые затрачивают на передвижение, в купе с побоями, птенцы остаются в колонии, окончательно отстав от родителей. Основная часть брошенных птенцов – это самые младшие члены выводка (Панов и др., 1985; Зыкова и др., 1986; Parsons, 1975; Pierotti, Murphy, 1987).

Судьба птенцов, оставленных родителями в колонии, может быть различной. Большинство младших гибнет здесь же от голода или побоев взрослых птиц. Старшие птенцы, подвергнувшись многократным нападениям взрослых, сохраняют способность к ненаправленным перемещениям и в дальнейшем могут оказаться в соседних гнездовых группировках, где также погибают от истощения и побоев. Лишь немногие птенцы могут быть усыновлены. Судя по нашим наблюдениям, сидящий на гнезде морской голубок перестает бить чужого птенца, если тому удастся подлезть под наседку. В дальнейшем, в момент кормления такого увеличенного выводка, нападения на чужого птенца иногда возобновляются. Однако позже приемный родитель может смириться с его присутствием. Мы наблюдали четыре увеличенных выводка (три из четырех птенцов и один – из пяти), в каждом из которых родители кормили и охраняли всех находившихся при них пуховиков.

Причина смертности птенцов после ухода из родной субколонии. Выводок, покинувший место рождения, в течение нескольких дней (не более 5–7, пока все выводки не соберутся в ясли у моря) перемещается внутри поселения, останавливаясь на время то в одной, то в другой субколонии. Передвижения выводка сопряжено для него с опасностями разного рода. По нашим наблюдениям, птенцы могут отставать от выводка или погибнуть при переходе в ясли, если они вынуждены преодолевать вплавь прибрежные участки лагун при сильном волнении. Их трупы оказываются замытыми в прибрежный песок, где их удается найти лишь случайно (всего 4 находки). Отставших от выводка птенцов в дальнейшем преследуют взрослые морские голубки, специализирующиеся на избиении птенцов. Наблюдения за такими особями показывают, что они не имеют собственных выводков. Для них характерны зачатки гнездостроительного поведения: они подбирали и перебрасывали с места на место ракушки, веточки, кусочки растительной ветоши. Точно так же как гнездовой материал, эти особи хватили и подбрасывали птенца (о специализации на почве преследования пуховиков см. Панов

и др., 1980; Зыкова, Панов, 1983). Иногда такие особи преследуют перемещающийся выводок, нападая на птенцов, охраняемых родителями. В этот период от выводков могут отстать птенцы, которые постепенно слабеют от травм, полученных еще во время пребывания в своей колонии или в тех колониях, где выводок побывал прежде.

Оценки размаха ювенильной смертности на разных стадиях постнатального периода и источники возможных неточностей. Основная часть птенцов (80% от числа погибших) гибнет в своих колониях или в ближайших к ним, куда пуховики попадают по разным причинам. В 1981 г. из 222 погибших птенцов, помеченных в поселениях I и II, 138 (62%) найдены мертвыми в родных субколониях, 41 (18%) – в чужих и 43 (20%) в незаселенных голубками участках, именно, в промежутках между колониями, поселениями и яслями. Эти цифры представляют лишь ориентировочные оценки смертности на разных этапах передвижения выводков. Птенцы, смертельно травмированные в родных субколониях и обреченные на гибель, могли уйти из нее и не попасть в учеты. Кроме того, взрослые морские голубки иногда переносят трупы птенцов в клюве (3 наблюдения), что также сказывается на точности учетов трупов в колонии. Пропажа трупов может влиять на результаты учета смертности птенцов в контрольном поселении.

К сожалению, мы не располагаем необходимыми материалами о смертности птенцов после объединения выводков в ясли, поскольку не удается отловить в яслях всех пуховиков. Так, спустя пять недель после учета в колониях в 1981 г. в яслях было окольцовано только 450 пуховиков (птенцы из поселений I, II и IV). Судя по этим цифрам, не более 40% вылупившихся птенцов доживает до возраста, когда они поднимаются на крыло. По данным Оро (Oro, 2002), в колониях морских голубков на островах западного Средиземноморья на крыло поднимется 24% птенцов от числа вылупившихся.

Поведенческий стереотип нападения морских голубков на птенцов. Этот стереотип у морских голубков во многом сходен с аналогичным поведением черноголового хохотуна (см. Панов и др., 1980). Взрослая птица бьет птенца по голове, стискивает клювом череп, резко хватает жертву за шею, крылья или лапы, трясет в воздухе, подбрасывает вверх. Как правило, избиение прекращается лишь тогда, когда птенец перестает двигаться. Вместе с тем, морские голубки (в отличие от черноголового хохотуна) могут трепать трупы птенцов, подолгу носить их в клюве и даже перелетать с недобитым птенцом из колонии в колонию. Птица, принесшая в клюве недобитого птенца, иногда начинает терзать его на новом месте.

При виде нападения взрослой особи на птенца другие находящиеся по соседству морские голубки приходят в возбуждение и пытаются также принять участие в экзекуции. Однако птенцы настолько живучи, что ни в одном из сорока наблюдавшихся нами эпизодов избиения птенца не был убит у нас на глазах. Случаев каннибализма и поедания трупов мы не наблюдали ни разу.

ОБСУЖДЕНИЕ И ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В качестве ближайших детерминантов детоубийства у чайковых принято называть следующие: 1. Территориальность взрослых особей, вызывающая их агрессивность по отношению к чужим птенцам. 2. Нехватка пищи, повышающая двигательную активность птенцов, в связи с чем они уходят от собственных гнезд и попадают на чужие территории. 3. Асинхронное вылупление птенцов, ухудшающее жизненные перспективы младшего из них в сфере питания.

У морского голубка истинная территориальность полностью отсутствует. Родители кормят своих птенцов, отрывая единичный комок пищи (полупереваренная рыба, креветки, насекомые), к которому все птенцы имеют равный доступ. Таким образом, из трех перечисленных выше причин ответственным за инфантицид у морского голубка может быть лишь асинхронное вылупление. Асинхронность ухудшает жизненные перспективы младших птенцов не за счет последующей нехватки пищи, а за счет ранней эмиграции выводка из колонии (Зыкова и др., 1986). Влияние синхронизации на выживаемость третьего птенца отмечено и у речной крачки (*S. hirundo*): при синхронном вылуплении она составляет – 52%, тогда как при асинхронном всего 23% (Sorokaite, 2000).

Ранний уход выводков из родных субколоний нельзя объяснить, как антихищническую стратегию, действующую через рассредоточение выводков, поскольку птицы сразу же группируются в других местах и, в конечном итоге, в яслях. Он необъясним и как попытка избежать дискомфорта, связанного с переуплотнением в гнездовых агрегациях (Гаузер, 1981), поскольку выводки первым делом направляются в другие более крупные и ничуть не менее плотные группировки особей своего вида. Причем родители во время миграций выводков не выбирают затененные участки. Мы не отмечали концентрации выводков в зарослях турнефорции или тростника, где они могли бы избежать прямого воздействия солнца. Более того, выводки мигрируют по открытым участкам – ракушечнику, практически лишенному растительности, составляющему основную площадь острова. Потери репродуктивного потенциала выглядят как результат “ошибочного” поведения, возникающего в условиях переуплотнения. О том, что дело обстоит именно так, свидетельствует меньшая гибель птенцов в мелких субко-

лониях по сравнению с крупными (см. наше следующее сообщение). Большая гибель от инфантицида отмечена также в наиболее плотных участках колонии озерной чайки (Будрис, Крятавичюте, 1989).

Поскольку на острове, на котором мы проводили свои исследования, хищники практически отсутствуют, вся ювенильная смертность морских голубков прямо или косвенно обусловлена внутривидовыми социальными факторами. Главный из них – агрессивность взрослых по отношению к птенцам. Травмированные птенцы в дальнейшем могут гибнуть как от ран, так и от голода. Важную роль играет безразличие родителей к отстающим младшим птенцам, которые позже оказываются жертвой других особей того же вида, или гибнут от истощения. У розовой крачки родители также не охраняют птенцов, покинувших гнездо (Ramos, 2003).

В отличие от черноголового хохотуна и пестроносой крачки, у которых свыше 90% трупов птенцов несут следы насильственной смерти от нападения конспецифических особей (Панов и др., 1980; Гаузер, 1981), у морского голубка доля таких птенцов составляет лишь 34%, хотя агрессивность взрослых морских голубков по отношению к птенцам чрезвычайно высока. За 4 ч. наблюдений в поселении этого вида мы отметили 22 нападения на птенцов и 25 безрезультатных попыток такого рода. Многие птенцы морского голубка погибают не непосредственно от единичного удара взрослой птицы, следствие которого хорошо заметно при вскрытии, а от многочисленных мелких травм, наносимых им поочередно, в результате чего они слабеют и в конце концов гибнут.

Большое сходство явлений детоубийства у трех изученных облигатно-колониальных видов, не состоящих в близком родстве, но гнездящихся в условиях предельно высокой плотности, наводит на мысль о важности пространственных характеристик колонии в организации взаимоотношений между ее членами и птенцами.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Будрис Р.Р., Крятавичюте Д.Р., 1989. Инфантицид как повышение собственного репродуктивного вклада // Acta ornitol. Lituanica (Vilnius). 1. С. 81–91.
- Гаузер М.Е., 1981. Социально обусловленная смертность птенцов в колониях пестроносой крачки *Thalasseus sandvicensis* Lath. (Laridae) на островах Красноводского залива. 1. Общая характеристика ювенильной смертности и ее возможные причины // Зоол. журн. Т. 60. № 4. С. 530–539. – 1981а. Социально обусловленная смертность птенцов в колониях пестроносой крачки *Thalasseus sandvicensis* Lath. (Laridae) на островах Красноводского залива. 2. Влияние особенностей структуры и организации колонии на социально обусловленную смертность птенцов // Зоол. журн. Т. 60. № 6. С. 879–886. – 1983. Этологическая структура популяций и успех

- размножения у чайковых птиц с различными типами колониального гнездования (на примере *Sterna hirundo* L., *S. sandvicensis* Lath., *Larus genei* Br.). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 26 с. – 1989. Асинхронное вылупление птенцов как один из факторов, обуславливающих ювенильную смертность в поселении пестроносой крачки *Sterna sandvicensis* // Зоол. журн. Т. 68. № 11. С. 103–112.
- Зыкова Л.Ю., Гаузер М.Е., Панов Е.Н., 1986. Асинхронное вылупление как одна из причин ювенильной смертности птенцов морского голубка *Larus genei* Breme (Laridae) // Зоол. журн. Т. 65. № 9. С. 1373–1378.
- Зыкова Л.Ю., Панов Е.Н., 1983. Влияние численности и плотности гнездовых поселений на успех размножения у хохотуны *Larus argentatus cachinnans* // Зоол. журн. Т. 62. № 10. С. 1533–1540.
- Зыкова Л.Ю., Панов Е.Н., 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. С. 47–50.
- Костина Г.Н., Панов Е.Н., 1982. Смертность пуховиков и характер персональных связей между птенцами и родителями у черноголового хохотуна *Larus ichthyaetus* // Зоол. журн. Т. 61. № 10. С. 1531–1542.
- Панов Е.Н., 1983. Поведение животных и этологическая структура популяций. М.: Наука. 423 С.
- 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. журн. Т. 61. № 9. С. 1396–1412. – 1987. Влияние экологических и социальных факторов на репродуктивный успех у черноголового хохотуна *Larus ichthyaetus* // Зоол. журн. Т. 66. № 6. С. 883–894.
- Панов Е.Н., Зыкова Л.Ю., Гаузер М.Е., 1983. Социально обусловленная смертность птенцов у морского голубка *Larus genei* // Поведение животных в сообществе. М.: Наука. С. 123–125. – 1985. Неадаптивный характер асинхронного вылупления у морского голубка *Larus genei* // ДАН СССР. Т. 285. № 2. С. 506–508.
- 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. журн. Т. 59. № 11. С. 1694–1704.
- Burger J., Shisler J., 1980. The process of colony formation among Herring Gulls *Larus argentatus* nesting in New Jersey // Ibis. V. 122. P. 15–26.
- Calhoun J.B., 1962. Population density and social pathology // Sci. Amer. V. 206. P. 139–148.
- Coulson J.C., 1971. Competition for breeding sites causing segregation and reduced young production in colonial animals // Dynamics Popul. Proc. Adv. Study. Inst. Dynamics Number Popul. Oosterbeek, 1970. Wageningen. P. 257–266.
- Hrdy S., 1979. Infanticide among animals: a review, classification and examination of the implications for the reproductive strategies of females // Behav. Ecol. Sociobiol. V. 1. P. 13–40.
- Isenmann P., 1976. Contribution a l'etud de la Biologie, de la reproduction et de l'etho-ecologie du Goeland Railleur, *Larus genei* // Ardea. V. 64. P. 48–61.
- Oro D., 2002. Breeding biology and population dynamics of Slender-billed Gulls at the Ebro Delta (northwestern Mediterranean) // Waterbirds. V. 25. № 1. P. 67–77.
- Parsons J., 1975. Asynchronous hatching and chick mortality in the Herring Gull *Larus argentatus* // Ibis. V. 117. P. 517–520.
- Pierotti R., Murphy E.C., 1987. Intergeneration conflicts in gulls // Anim. Behav. V. 35. № 2. P. 435–444.
- Ramos J., 2003. Intraspecific aggression by roseate tern adults on chicks in a tropical colony // Waterbirds. 26. № 2. P. 160–165.
- Schenk H., 1986. Gobbiano roseo *Larus genei* Breme // Suppl. Rc. Biol. Selvaggina. V. 11. P. 27–39.
- Sorokaite J., 2000. Factors influencing the reproductive success of common terns (*Sterna hirundo*) // Adv. Ethol. V. 35. P. 103.

SOCIALLY INDUCED MORTALITY IN THE SLENDER-BILLED GULL (*LARUS GENEI*, LARIDAE) JUVENILES. 1. GENERAL BIOLOGY AND BEHAVIORAL PREREQUISITES FOR INFANTICIDE

M. E. Gauser, L. U. Zykova, E. N. Panov

Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow 119071, Russia

e-mail: Larus3@yandex.ru

The breeding biology, social behavior, and mortality in the slender-billed gull (*Larus genei* Brème) chicks were studied in southeastern Caspian region (Turkmenistan) during 1972–1984. In 1981, the local island population (935 pairs) was subdivided into five large nesting aggregations (supercolonies) that were mapped and studied in detail. In two supercolonies, almost all chicks (1146 individuals) were individually marked, and their subsequent fate was traced. In the course of the first ten days after the beginning of mass hatching, the mortality was 18.3% of eggs laid and 19.8% of chicks hatched. The absence of any predators in the study area eliminated the possibility of interspecific predation. The direct observations showed that the main cause of the chick mortality was their abandonment by parents and subsequent destruction by other adults. Among 222 chicks found dead, the corpses of 76 (34.2%) had traces of violent death. Infanticide in slender-billed gulls was regarded as a form of social pathology due to the overcrowding in the nesting aggregations.