

**ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ
УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
ИНСТИТУТ СИСТЕМАТИКИ И ЭКОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ
СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК**

На правах рукописи

УДК 598.243.8: 591.51

МИНИНА
Мария Александровна

**ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ РАННЕГО РАЗВИТИЯ НА ФОРМИРОВАНИЕ
ИНДИВИДУАЛЬНЫХ ПОВЕДЕНЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК
У ПТЕНЦОВ ОЗЁРНОЙ ЧАЙКИ (*Larus ridibundus*)
И ЧЁРНОЙ КРАЧКИ (*Chlidonias niger*)**

03.02.04 – Зоология

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук,
профессор,
Резникова Жанна Ильинична

Новосибирск – 2018

ОГЛАВЛЕНИЕ

ГЛАВА 1. ВВЕДЕНИЕ В ПРОБЛЕМУ: ПЕРСОНАЛИИ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ, ОСОБЕННОСТИ ПОВЕДЕНИЯ ОЗЁРНОЙ ЧАЙКИ И ЧЁРНОЙ КРАЧКИ.....	12
1.1 Понятия устойчивых поведенческих характеристик, поведенческого синдрома, поведенческого типа и персоналий.....	12
1.2 Физиология персоналий	15
1.3. Факторы формирования персоналий.....	16
1.3.1. Генетическая наследуемость персоналий.....	16
1.3.2 Влияние эпигенетического эффекта на формирование персоналий.....	17
1.3.3. Влияние материнского эффекта на развитие персоналий.....	18
1.3.4 Поведение, направленное на получение еды от родителей как фактор формирования персоналий и причины его изменчивости	19
1.4. Приспособительная ценность и эволюционное значение персоналий...	21
1.5 Чайки и крачки как модельные виды для изучения онтогенеза персоналий	23
1.6 Биология размножения исследованных видов.....	31
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ.....	34
2.1 Место сбора материала и объекты исследования.....	34
2.2 Оценка плотности гнездования и родительских характеристик.....	35
2.3 Эксперимент «перекрёстное воспитание».....	35
2.4 Оценка динамики роста и выживаемости птенцов.....	35
2.5 Наблюдения за поведением птенцов и их родителей в естественных условиях.....	36
2.6 Оценка уровня неophobia.....	38
2.7 Оценка уровня исследовательской активности.....	39
2.8 Оценка реакции на стрессирующую ситуацию.....	40
2.8.1 Тест «Открытое поле».....	40
2.8.2 Тест «Закрытое поле».....	42
2.9 Выявление поведенческих типов птенцов.....	43

2.10 Объем собранного материала.....	45
ГЛАВА 3. КОМПЛЕКС ИНДИВИДУАЛЬНЫХ ПОВЕДЕНЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК ПТЕНЦОВ ОЗЁРНОЙ ЧАЙКИ И ЧЁРНОЙ КРАЧКИ...	51
3.1 Выбор параметров для оценки реакции на стрессирующую ситуацию....	51
3.1.1. Тест «Открытое поле».....	51
3.1.2. Тест «Закрытое поле».....	57
3.2 Временная устойчивость реакции на стрессирующую ситуацию.....	60
3.2 Связь реакции на стрессирующую ситуацию с неофобией.....	65
3.3 Связь реакции на стрессирующую ситуацию с исследовательской активностью.....	65
3.4 Связь реакции на стрессирующую ситуацию с агрессивностью.....	66
3.5 Связь реакции на стрессирующую ситуацию с поведением выпрашивания	71
3.6 Связь реакции на стрессирующую ситуацию с клептопаразитизмом.....	72
ГЛАВА 4. ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ С РОДИТЕЛЯМИ КАК ФАКТОР РАЗВИТИЯ ПЕРСОНАЛИЙ ПТЕНЦОВ.....	78
4.1. Показатели качества размножения взрослых птиц и связи между ними..	81
4.1.1. Показатели качества размножения чёрной крачки.....	81
4.1.2. Сравнительная характеристика исследованных колоний озёрной чайки	81
4.1.3 Внутригодовые связи показателей размножения в исследованных колониях.....	87
4.2 Связь поведенческих типов птенцов с показателями качества размножения их родителей.....	92
4.3 Связь поведенческих типов птенцов с поведением родителей и успешностью выпрашивания.....	96
4.4 Связь поведенческих типов птенцов с качеством питания.....	100
ГЛАВА 5. ФОРМИРОВАНИЕ ПЕРСОНАЛИЙ ПРИ РАЗНЫХ ФОРМАХ ВНУТРИВЫВОДКОВОЙ КОНКУРЕНЦИИ.....	102

ГЛАВА 6. ВЛИЯНИЕ НЕРОДСТВЕННЫХ КОНТАКТОВ НА ФОРМИРОВАНИЕ ПЕРСОНАЛИЙ ПТЕНЦОВ	104
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	112
ВЫВОДЫ.....	115
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ.....	116
СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ.....	139

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность и степень разработанности темы. Исследования индивидуальных различий в поведении животных начались, в той или иной степени, со времён Дарвина. Росту интереса к персоналиям животных способствуют в последнее время долговременные индивидуально-ориентированные полевые исследования, которые приводят к накоплению новых данных о роли индивидуальности в популяционных процессах (Гольцман, Крученкова, 2017). Мета-анализ обширной литературы показал, что 10% вариабельности поведенческих элементов приходится на долю проявлений индивидуальности (Bell et al., 2009). В последние десятилетия сформировался комплексный подход к исследованию индивидуальной изменчивости поведения животных, основанный на анализе относительно устойчивых поведенческих характеристик, которые проявляются в разном возрасте, в разных ситуациях и контекстах (Eaves et al, 1990; Budaev, Zworykin, 2002). Наличие в популяции устойчивых связей между такими характеристиками (например, смелостью и агрессивностью) обозначают как «*поведенческий синдром*» (Bell, 2007), а набор связанных характеристик одной особи называют её *поведенческим типом* (Bell, 2007). Крайние варианты поведенческих типов можно описать как «*активный*» – агрессивный, смелый в любых ситуациях, и «*пассивный*» – робкий, осторожный (Ebner et al, 2005). Комплексы индивидуальных особенностей особей, включающие в себя физиологические характеристики (в частности, тип стрессовой реакции), которые в совокупности определяют поведенческие типы особей, получили в этологии название «*персоналии*» (Buss, 1991; Gosling, 2001; Groothuis, Trillmich, 2011).

На онтогенетическое развитие персоналий существенное влияние оказывает влияние среды, в том числе и социальной. Поведенческие механизмы развития персоналий в онтогенезе исследованы недостаточно (Groothuis, Trillmich, 2011). Так, вклад внутрисемейных отношений в развитие персоналий детально изучался на примере домового мыши (Benus,

Henkelmann, 1998; Mendl, Paul, 1990) и серой крысы (Stern, 1997; Liu et al., 1997; Francis et al., 1999; Caldji et al., 1998; Zhang et al., 2010). Роль поведения родителей в формировании персонаний у птиц остаётся невыясненной (van Oers et al, 2015). На разных видах птиц продемонстрировано влияние обучения, то есть подкрепления со стороны родителей, в развитии поведения выпрашивания (серебристая чайка: Evans, 1979; лысуха: Horsfallj, 1984; волнистый попугай: Stamps et al., 1989; зебровая амадина: Villain et al., 2017). На примере большой синицы показано, что повышенная интенсивность выпрашивания связана с развитием активного поведенческого типа (Carere et al., 2005). Можно предположить, что обучение в форме положительного подкрепления выпрашивания способно повлиять на формирование персонаний: высокая успешность выпрашивания должна способствовать развитию активного поведенческого типа, а низкая успешность – пассивного. Эта гипотеза ранее не была проверена. Остаётся малоизученным и вопрос о роли внутривыводковой конкуренции за корм, приносимый родителями, в формировании персонаний птенцов. Влияние состава выводка на развитие персонаний показано на птенцах большой синицы (Naguib et al, 2011), однако возможность дифференциации персонаний внутри выводка под влиянием различий в конкурентоспособности sibсов рассматривалась лишь теоретически (Фридман, Ерёмкин, 2008). Роль персонаний во взаимоотношениях с неродственными особями исследовалась у приматов (deWaal, 1995; Freeman et al., 2010; Adams et al., 2015) и слонов (McComb et al., 2001; Lee, Moss, 2012). Однако вопрос о влиянии ранних неродственных контактов на онтогенез персонаний у птиц остаётся открытым (Bengston, Jandt, 2014).

У чайковых птиц развитие персонаний систематически не изучалось. Поведение птенцов чаек и онтогенетическое развитие их реакций на стимулы – прежде всего, при взаимодействии с родителями – описаны Тинбергеном (Tinbergen, 1951) и стали классическим примером этологических исследований. До сих пор у чаек исследовался онтогенез лишь отдельных

поведенческих характеристик: агрессивного поведения и выпрашивания (Groothuis, 1989, 1992; Eising et al, 2003, 2006; Groothuis, Ros, 2005; Muller et al., 2009). Между тем, птенцы колониальных птиц развиваются в условиях сложных взаимодействий с соседями по колонии (Харитонов, 2011) и представляют хорошие возможности для изучения онтогенеза персоналий под влиянием социальных факторов. В соответствии с принципом первоначального разнообразия (Зубакин, 1990), группа колониальных птиц предоставляет широкий спектр моделей внутрисемейных и межсемейных отношений. У чаек и крачек реализуются разные модели внутривыводковой конкуренции: птенцы крачек конкурируют за индивидуальные порции при выпрашивании корма у родителей, (Smith et al., 2005), а птенцы чаек объединяют свои усилия при выпрашивании общей порции и конкурируют уже на стадии её поедания (Mathevon, Charier, 2004). У крачек значительные различия в конкурентоспособности сибсов (Гаузер, 1983) отражаются в высокой изменчивости успешности выпрашивания (отношение частоты кормлений птенца к общей частоте выпрашиваний). Мы можем предположить, что у чаек различия в успешности выпрашивания между выводками обусловлены вариабельностью времени пребывания родителей на гнезде (Друзяка и др., 2015). Высокая изменчивость успешности выпрашивания, при различных сценариях взаимодействия птенцов с родителями, делает чаек и крачек удобными объектами для исследования роли обучения и разных типов внутривыводковой конкуренции в формировании персоналий.

Поскольку мы изучаем только поведенческие характеристики, не затрагивая физиологических особенностей особей, при описании конкретных результатов используется термин «поведенческий тип».

Целью работы является изучение роли социальной среды в онтогенетическом формировании персоналий на примере озёрной чайки (*Larus ridibundus* Linnaeus, 1766) и чёрной крачки (*Chlidonias niger* Linnaeus, 1758).

Поставлены следующие **задачи**:

1. Выявить наборы устойчивых в онтогенезе индивидуальных поведенческих характеристик у птенцов чаек и крачек, исследовать корреляции между ними и на этой основе описать поведенческий синдром и поведенческие типы.
2. Оценить влияние успешности выпрашивания корма на формирование поведенческого типа птенцов у колониальных птиц.
3. Рассмотреть возможность дифференциации поведенческих типов птенцов внутри одного выводка при различных сценариях внутривыводковой конкуренции: за общую порцию корма (чайки) и при индивидуальном распределении порций (крачки).
4. Изучить роль контактов с соседями по колонии в формировании поведенческих типов птенцов чаек и крачек.

Научная новизна и значение полученных результатов. Впервые описаны поведенческие синдромы и рассмотрены факторы формирования персоналий у колониальных птиц с различными моделями внутри- и меж- семейных отношений: озёрной чайки и чёрной крачки. В качестве одного из компонентов поведенческого синдрома впервые рассмотрена склонность птенцов колониальных птиц к клептопаразитизму. Адаптирован для птенцов колониальных птиц классический метод изучения исследовательской активности и разработан тест «Закрытое поле», позволяющий выявить характеристики поведения птенцов в стрессирующих ситуациях. Как для крачек, конкурирующих при выпрашивании, так и для чаек, конкурирующих на стадии поедания общей порции корма, продемонстрировано формирование одинаковых поведенческих типов внутри выводка в первой половине жизни птенцов в колонии. Таким образом, впервые продемонстрировано преобладающее влияние родителей, а также неродственных контактов на формирование поведенческих типов у птенцов колониальных птиц с полувыводковым типом развития. Это позволяет

расширить представление о соотношении ролей различных социальных взаимодействий в формировании персоналий.

На примере озёрной чайки выяснено, что агрессивные контакты с неродственными особями способствуют развитию у птенцов активного поведенческого типа. Для чёрной крачки, вида с менее развитым территориальным поведением, показано, что формированию активного поведенческого типа может способствовать участие старших птенцов из других выводков в выпрашивании корма. Это впервые демонстрирует роль неродственных взаимодействий в онтогенетическом развитии персоналий.

Показано, что в основе формирования поведенческих типов у видов с разными сценариями внутривыводковой конкуренции лежит единый механизм, основанный на положительном подкреплении реакций птенцов на стимулы, исходящие от родителей. Это открывает возможность предсказывать ход развития персоналий в зависимости от поведения родителей у видов с разными типами внутрисемейных отношений.

Положения, выносимые на защиту.

1. Частые контакты птенцов с неродственными особями приводят к формированию активного поведенческого типа у обоих видов. У чёрной крачки эти контакты связаны с совместным выпрашиванием корма птенцами из разных выводков, усиливающим конкуренцию при выпрашивании. У озёрной чайки эксперимент с перекрёстным воспитанием выявил роль гнездовой плотности в формировании активной реакции на стрессирующую ситуацию.

2. Формированию активного поведенческого типа у птенцов озёрной чайки и чёрной крачки способствуют успешность выпрашиваний корма и контакты с соседями по колонии.

3. Развитие персоналий у птенцов определяется главным образом поведением родителей и взаимодействиями с неродственным социальным окружением, а конкурентные взаимодействия в выводке играют в этом процессе подчиненную роль.

Теоретическая и практическая значимость работы. Результаты работы обогащают представления о роли социальной среды в формировании персональных характеристик животных и позволяют расширить поиск эволюционных истоков социальных отношений.

Полученные представления о формировании персоналий могут быть использованы для многопрофильной подготовки студентов и уже сейчас входят в концепции курсов поведенческой экологии, этологии, зоопсихологии и эволюции, читаемых в Новосибирском государственном университете на факультетах естественных наук, психологии и социологии.

Результаты исследования актуальны для решения практических проблем, связанных с оценкой потенциала численности колониальных птиц. Озерная чайка и чёрная крачка – виды, тесно пересекающиеся с человеком (Виксне, 1988; Зубакин, 1988). Знание процессов онтогенетического формирования персоналий чайковых птиц позволит предсказывать характер популяционного ответа на антропогенные изменения среды их обитания. Полученные результаты позволяют точнее предсказывать миграционное поведение птиц и расселение в освоенных человеком местах их гнездования, что является критически важным для оценки эпизоотологических рисков (Белов, Огарков, 2006; Gilbert et al., 2008).

Степень достоверности результатов и апробация работы. Использованная для проведения исследований методическая база соответствует поставленным задачам. Для статистической обработки полученного материала применены корректные статистические методы анализа.

Материалы и основные положения диссертации были представлены на 37-й ежегодной конференции Международного общества по изучению водоплавающих птиц (Вильгельмсхафен, Германия, 2013), 2-й Всероссийской и 3-й Международной конференциях «Современные проблемы биологической эволюции» (Москва, 2014, 2017), 2-й Международной конференции «Популяционная экология животных»,

посвященной памяти академика И.А. Шилова (Томск, 2016) и Всероссийской конференции, посвященной 120-летию профессора Г.П. Дементьева «Орнитология: история, традиции, проблемы и перспективы» (Звенигород, 2018.)

Публикации. По результатам исследования опубликовано 9 работ, в том числе 4 статьи в изданиях из перечня ВАК.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, шести глав, заключения, выводов и списка литературы. Материал изложен на 140 страницах. Работа содержит 26 рисунков и 13 таблиц. Список литературы включает 209 источников.

Благодарности. Исследования были проведены при финансовой поддержке грантов РНФ (14-14-00603), РФФИ (18-34-00498/18) и программы ФНИ государственных академий наук на 2013-2020 гг., проект № VI.51.1.10. (АААА-А16-116121410120-0). Автор выражает глубокую благодарность научному руководителю д.б.н., профессору Ж.И. Резниковой за руководство научной работой, к.б.н. А.В. Друзяке за постоянные научные консультации и помощь, а также коллективу лаборатории поведенческой экологии сообществ ИСиЭЖ СО РАН за поддержку и регулярные обсуждения результатов. За активное участие в полевых исследованиях автор выражает большую благодарность А.Ю. Зотову, А.И. Ожерельевой и Я.Р. Телегиной. Отдельные слова благодарности – заведующему Карасукского стационара ИСиЭЖ СО РАН к.б.н. В.А. Шило за предоставленную возможность проведения исследований и сбора экспериментального материала.

ГЛАВА 1. ВВЕДЕНИЕ В ПРОБЛЕМУ: ПЕРСОНАЛИИ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ, ОСОБЕННОСТИ ПОВЕДЕНИЯ ОЗЁРНОЙ ЧАЙКИ И ЧЁРНОЙ КРАЧКИ

1.1 Понятия устойчивых поведенческих характеристик, поведенческого синдрома, поведенческого типа и персоналий

Поведение животного наряду с его морфологическими и физиологическими характеристиками определяет степень его приспособленности и обуславливает выживание. Индивидуальные различия в поведении животных имеют большое значение для эволюции, а их изучение – для понимания эволюционных процессов. В изучении любых индивидуальных различий незаменимо понятие признака – черты, которая может варьировать между видами, популяциями и отдельными особями (Michener, Sokal, 1957; Langlet, 1971; Reale et al., 2007). Однако, выделение признаков, которые могут охарактеризовать поведение отдельной особи, или позволят сравнить между собой поведение разных особей, представляет проблему. Действительно, поведение животных очень пластично, т.к. оно является адаптивной реакцией на разнообразные внешние и внутренние стимулы, которые, в свою очередь, подвержены сильной изменчивости. Практически невозможно выбрать такой момент времени и такую ситуацию эксперимента, чтобы полностью исключить индивидуальные различия в предшествующем опыте и мотивационном состоянии группы исследуемых животных (Будаев и др., 2015). В последние десятилетия сформировался комплексный подход к исследованию изменчивости поведения животных, основанный на анализе относительно *устойчивых поведенческих характеристик*, которые проявляются в разном возрасте, в разных ситуациях и контекстах (Budaev, Zworykin, 2002). Устойчивость характеристики поведения не обязательно связана с её стабильностью и неизменностью. Суть подхода состоит в том, что при повторном проведении некоего эксперимента на той же группе особей, в качестве устойчивых

выделяются те параметры поведения, по значениям которых ранговый порядок особей остался относительно неизменным. Практически это означает, что параметр является устойчивым, если его измерения, проведённые в разное время или в разных ситуациях, коррелируют между собой (Будаев и др., 2015). В случае, когда хотя бы одна из характеристик поведения остаётся устойчивой в принципиально разных жизненных ситуациях, говорят о **поведенческом синдроме** (Sih et al., 2004). Например, о наличии поведенческого синдрома может свидетельствовать устойчивый, относительно других особей популяции, уровень агрессивности, проявляемой как в отношении нарушителя территории, так и в отношении потенциального брачного партнёра (пауки (*Agelenopsis Aperta*): Maupin, Riechert, 2001). **Поведенческим синдромом** также называют набор разных устойчивых характеристик поведения, коррелирующих друг с другом в пределах одной ситуации или в разных ситуациях (Sih et al., 2004). «Классическим» примером такого синдрома является корреляция между уровнями смелости и агрессивности группы животных (большая синица (*Parus Major*): Verbeek et al., 1996).

Поведенческий синдром был обнаружен у самых разных видов животных: среди беспозвоночных – у осьминогов (красный осьминог (*Octopus rubescens*): Mather et al, 1993), пауков (*Agelenopsis Aperta*: Riechert, Hedrick, 1993) и муравьёв (*Hymenoptera, Formicidae*: Reznikova, 2011; Ацаркина и др., 2014); среди позвоночных – у амфибий (амбистомы ? (*Ambistoma borbouri*): Sih et al, 2003), рыб (трёхиглая колюшка, (*Gasterosteus aculeatus*): Tullty, Huntingford, 1988), птиц (большая синица (*Parus major*): Verbeek et al., 1994) и млекопитающих (домовая мышь (*Mus musculus domesticus*) Benus et al., 1991; серая крыса (*Rattus norvegicus*) Bohus et al., 1987; малайская тупайя (*Tupaia belangeri*) Holst, 1986; домашняя свинья (*Sus scrofa domesticus*): Hessing et al., 1993; американская норка (*Neovison vison*): Malmkvist, Hansen, 2002; макак-резус (*Macaca mulatta*): Stevenson-Hinde et al., 1980).

При наличии в популяции поведенческого синдрома, набор связанных характеристик одной особи называют её **поведенческим типом** (Bell, 2007). Крайние варианты поведенческих типов можно описать как «**активный**» (или проактивный) и «**пассивный**» (или реактивный) (Overli et al., 2007). Активные особи характеризуются как более агрессивные в социальных взаимодействиях (домовая мышь: Venus et al., 1991; Van Oortmerssen et al., 1985; большая синица: Verbeek et al., 1996) и более смелые при встрече с новыми объектами, ситуациями и средами, чем пассивные (большая синица: Verbeek et al., 1994; van Oers et al., 2004). В случае поражения в социальной среде, активные особи реагируют бегством, в несоциальных ситуациях – активно избегают неприятностей в случаях, когда могут контролировать ситуацию, а в неконтролируемых ситуациях демонстрируют пролонгированную активность. Их поведение направлено на устранение себя от потенциального источника стресса или удаление самого источника (т.е. активные манипуляции). Пассивные особи, напротив, в любой аверсивной (неприятной, стрессующей) ситуации реагируют бездействием, которое направленно на снижение эмоционального воздействия стресса (т.е. пассивное противостояние) (домовая мышь: Venus et al., 1991). Активные индивиды легко вырабатывают шаблоны поведения (внутренние стимулы), и действуют в соответствии с ними, что порой не позволяет им адекватно реагировать на изменения среды. В то же время, пассивные особи при принятии решений в большей степени руководствуются внешними стимулами и легко изменяют своё поведение вслед за средой (домовая мышь: Van Oortmerssen et al., 1985; большая синица: Drent, Marchetti, 1999).

Наиболее полное исследование поведенческих типов (Verbeek 1994; Verbeek et al., 1996, 1999; Drent, Marchetti, 1999; Drent et al., 2003; Carere et al., 2001, Carere, van Oers, 2004), факторов их развития (Van Oers et al., 2004; Carere et al., 2005; Van Oers et al., 2015), а также экологического и эволюционного значения (Dingemanse et al., 2004; Dingemanse, de Goede, 2004) было проведено на природной популяции больших синиц, из которой

были выведены две линии по скорости исследования новой среды (Groothuis, Carere, 2005). Птицы «быстрой» линии (активные) исследовали новую среду быстро, но поверхностно, а птицы «медленной» линии (пассивные) – медленно, но тщательно.

Комплексы индивидуальных особенностей, включающие в себя физиологические характеристики, которые в совокупности определяют поведенческие типы особей, получили в этологии название «*персоналии*» (Gosling, 2001; Bell, 2007).

1.2 Физиология персоналий

Исследования на серых крысах показали, что внешне проявляющийся поведенческий тип связан с соответствующими различиями в физиологических параметрах: проактивная реакция наблюдается у животных с низкой реакционной способностью гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой (стресс-индуцированный уровень кортикостерона) и парасимпатической систем, а реактивная – у животных с высокой реакционной способностью гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой и симпатической систем (Koolhaas et al, 1999).

Из-за методологических трудностей, связанных с небольшими размерами объекта (Groothuis, Carere, 2005), исследования физиологических параметров синиц были менее подробными, чем проведённые на грызунах (Koolhaas et al, 1999), однако они показали, что у синиц «медленной» линии наблюдается больший подъем уровня кортикостерона во время стресса (Carere et al, 2003), что аналогично результатам Куласа.

Также у ряда животных, включая человека (Ebstein et al., 1996; Munafo et al., 2008), была обнаружена связь между полиморфизмом гена дофаминовых рецепторов D4 (DRD4) и поведением, связанным с поиском новизны (домашние куры (*Gallus Gallus*): Flisikowski et al., 2009; домашние лошади (*Equus caballus*): Momozawa et al., 2005; домашние собаки (*Canis familiaris*): Hejjas et al., 2007; зелёные мартышки (*Chlorocebus aethiops*): Bailey et al., 2007; James et al. 2007; большая синица (*Parus major*): Fidler et

al., 2007). Носители мутационных форм гена DRD4 являются более активными исследователями.

1.3. Факторы формирования персоналий

1.3.1. Генетическая наследуемость персоналий

Наиболее подробно было изучено наследование типов человеческой личности. Бушард и Лохлин (2001) в своём обзоре сообщили о 40-50% «широкой» наследуемости пяти личностных черт человека (экстраверсия, дружелюбие, сознательность, невротизм и открытость опыту; Costa, McCrae, 1989; John, 1990).

На млекопитающих, уже в начале 1980-х годов было проведено несколько экспериментов, включающих генетический отбор по поведенческим признакам: исследовательской активности и агрессивности. Результаты отбора показали сильное влияние генетического фактора на формирование этих форм поведения (обзор: Wimer & Wimer, 1985) и подтвердились в более поздних исследованиях (европейский кролик (*Oryctolagus cuniculus*): Daniewski & Jezierski, 2003; домовая мышь (*Mus musculus*): Isles et al., 2004).

Множество исследований изменчивости поведенческих профилей и её зависимости от воздействий со стороны среды было проведено на линиях, выведенных из дикой популяции домашних мышей путём отбора на агрессивность (линии: LAL - продолжительная задержка атаки, SAL – короткая задержка атаки (van Oortmerssen, Bakker, 1981).

Тем не менее, исследования генетической наследуемости устойчивых индивидуальных различий поведения в диких популяциях проводились редко. Одним из немногих исключений является изучение персоналий большой синицы (*Parus major*). Из дикой популяции этих птиц были выведены две линии с крайними значениями признака «скорость исследования новой среды». Реализованная наследуемость выбранного параметра исследовательской активности, основанная на четырёх поколениях двунаправленного искусственного отбора, составила $54 \pm 5\%$. При этом,

коэффициент наследуемости, полученный методом регрессии родитель-потомок по результатам тестирования исследовательского поведения взрослых птиц, пойманных в естественных условиях и их птенцов, выращенных в лаборатории с 10-дневного возраста, также существенно отличался от нуля (30%; Drent et al., 2003).

Цель описанного исследования Дрента с соавторами (2003) состояла в том, чтобы выявить генетический компонент наследования персоналий большой синицы, поэтому социальное влияние на задействованных в экспериментах птенцов (контакты с родителями и сибсами) было сведено к минимуму. Условия раннего развития были по возможности стандартизированы: яйца родительских пар собирались до инкубации и подкладывались приёмным родителям, причём родные сибсы были рассредоточены по разным выводкам, а с возраста 10 дней птенцов выращивали в лаборатории, без участия взрослых птиц. Однако, в естественных условиях фенотипические материнские эффекты (например, материнские гормоны, содержащиеся в яйцах), возможно, являются важными факторами изменчивости персоналий (Eising et al., 2001; Groothuis & Carere, 2005).

1.3.2 Влияние эпигенетического эффекта на формирование персоналий

Черты характера наследуются и находятся под влиянием естественного отбора, но в то же время зависят и от условий раннего развития. В качестве ключевого механизма формирования персоналий под влиянием среды были предложены эпигенетические эффекты, такие как метилирование ДНК. До настоящего времени о вкладе эпигенетических эффектов в естественную изменчивость поведения было известно мало. В последнее время было показано, что линии большой синицы (*Parus major*), искусственно отобранные по стилю исследовательского поведения в новой среде в течение четырех поколений, различаются уровнями метилирования ДНК гена (DRD4) дофаминовых рецепторов D4. Рецепторы D4 связаны с персоналиями как у людей, так и у других животных, включая большую

синицу. Последние исследования продемонстрировали причастность гена DRD4 к формированию исследовательского поведения, и то, что эффекты этого гена опосредуются метилированием ДНК. Подобности механизма, лежащего в основе метилирования DRD4 еще предстоит выяснить, однако и сейчас уже понятно, что эпигенетические механизмы участвуют в формировании естественной изменчивости персоналий (Fidler et al., 2007; Korsten et al., 2010; Mueller et al., 2013; Verhulst et al., 2016).

1.3.3. Влияние материнского эффекта на развитие персоналий

Исследование Оерса с соавторами (2004) показало, что уровень неофобии у нового поколения больших синиц более прочно связан с уровнем неофобии родных матерей, чем с аналогичной характеристикой родных отцов. Подопытные птицы выращивались в приёмных семьях, что исключает влияние поведения родных родителей на формирующиеся поведенческие типы птенцов (van Oers et al., 2004). Вероятнее всего, обнаруженный эффект был связан с содержанием материнских гормонов в яйцах. Желток птичьих яиц содержит значительные уровни материнских андрогенов (Groothuis, Schwabl, 2003). По данным Грутхиса с соавторами, «быстрая» и «медленная» линии синиц различаются уровнями андрогенов в откладываемых яйцах (Groothuis, Carere, 2005). Известно, что раннее воздействие андрогенов способно повлиять на широкий спектр поведенческих черт, включая агрессию, поведение выпрашивания и неофобию, а значит, скорее всего, участвует в формировании персоналий (Groothuis, Carere, 2005). Воздействие материнских андрогенов на формирование персоналий, по видимому, неоднозначно и имеет достаточно сложные механизмы, которые могут различаться у птиц и млекопитающих.

Так, у птенцов озёрной чайки материнские андрогены уже в первые дни жизни увеличивают частоту проявлений агрессии, а также подвижность и интенсивность выпрашивания (Eising et al, 2003, Muller et al., 2009), причём повышенная агрессивность продолжает наблюдаться даже через год после выклева (Eising et al, 2006). С другой стороны, у мышей неагрессивной линии

(LAL) введение тестостерона в первый день жизни приводит к ещё большему снижению агрессивности во взрослом состоянии, а у мышей противоположной линии (SAL) - не влияет на агрессивность (Compaan et al., 1992). При этом, естественный уровень плазменного тестостерона у новорожденных мышат агрессивной линии ниже, чем у неагрессивной, несмотря на то, что во взрослом состоянии, уровень тестостерона выше у агрессивных мышей (de Ruiter et al., 1992). Компан с соавторами (1992) полагают, что ЦНС мышей линии LAL с самого рождения менее восприимчива к тестостерону из-за его повышенного пренатального уровня. Возможно, что этот негенетический эффект также играет важную роль в формировании персоналий.

1.3.4 Поведение, направленное на получение еды от родителей как фактор формирования персоналий и причины его изменчивости

Несмотря на большой вклад наследственных факторов в формирование персоналий, условия жизни, в частности, индивидуальный опыт особи, могут повлиять на некоторые устойчивые черты поведения, что проявляется даже у взрослых животных. Так, например, Вилсон с соавторами (1993), показали, что различия в неофобии у солнечных рыб (*Lepomis gibbosus*), хорошо прослеживающиеся как в природе, так и сразу после помещения пойманных особей в аквариум, исчезают после продолжительной изоляции в лабораторных условиях.

По-видимому, особенно сильное влияние на поведенческий профиль оказывают условия раннего развития. В работе Карере (Carere et al., 2005) на большой синице было показано влияние среды на развитие «персоналий» у птенцов большой синицы в лабораторных условиях. В ходе эксперимента птенцы «медленной» (пассивной) линии, ограниченные в пище, жили в парах с контрольными птенцами той же линии, питавшимися нормально. В результате не только у голодавших, но и у контрольных птенцов, во время пребывания в гнезде повысилась интенсивность выполнения демонстраций

выпрашивания, а после подъема на крыло сформировался «быстрый» (активный) поведенческий тип.

Известно, что и голод (Kolliker et. al., 1998), и присутствие других выпрашивающих птенцов (Neuenschwander et al, 2001), способствует интенсификации выпрашивания у птенцов большой синицы. Вероятнее всего, на развитие активного поведенческого типа повлияло именно выполнение демонстраций выпрашивания. Однако нельзя исключать, что развитие активного поведенческого типа у птенцов в этом исследовании было опосредовано стрессом (Spencer, Verhulst, 2007). Возможно также, что и недостаточное питание, и необходимость конкурировать с сибсами имеют самостоятельные значения для развития персоналий, не связанные со стрессом или выпрашиванием. В итоге, влияние внутривыводковой конкуренции за еду на развитие персоналий птенцов изучено недостаточно.

Так, или иначе, одним из основных факторов, влияющих на формирование персоналий у большой синицы, является качество питания птенцов (хотя возможно, что это влияние опосредовано другими факторами: конкурентными взаимодействиями между сибсами или стрессом). Так, по данным Вербик (1998), в один из сезонов размножения необычно влажная и холодная весна негативно отразилась на питании и росте птенцов из природной популяции большой синицы, вследствие чего среди молодых птиц, поднявшихся на крыло в этот год, «быстрых» (активных) было примерно в три раза больше, чем «медленных» (пассивных), тогда как обычно это соотношение составляло 1:1 (Carere et al., 2005).

Качество питания может определяться не только уровнем конкуренции за пищевые ресурсы в период гнездования, а также поведением родителей. Так, Оерсом с соавторами (2015) было показано, что количество гусениц, принесённых родителями птенцам синиц в возрасте 4 и 8 дней, также определяло реакцию птенцов на стресс на 14й день их жизни: птенцы, выводкам которых досталось меньше гусениц, приобрели «быстрый» фенотип.

Известно, что у млекопитающих родительское поведение тоже может оказывать влияние на частоту проявления у потомства активного поведения, направленного на получение пищи от родителей (в данном случае, материнского молока). Так, самки крыс при кормлении детёнышей используют две позиции: выгнутую и расслабленную. Выгнутая позиция даёт крысятам возможность двигаться под животом матери и конкурировать за места у сосков, тогда как при использовании расслабленной позы самка практически лежит на крысятах и делает невозможными их перемещения. Во время кормления крысы обычно поочерёдно используют эти позиции, причём частота использования выгнутой позы каждой самкой является её устойчивой индивидуальной характеристикой и положительно коррелирует с другой формой родительского поведения - частотой вылизывания крысят (Stern, 1997). Впоследствии, частота использования крысой выгнутой позы при кормлении определяет поведенческий профиль её потомства. По данным Лиу с соавторами (1997), повышение уровня кортикостерона в плазме крови в ответ на острый стресс у взрослых крыс находится в обратной зависимости от частоты использования их матерью выгнутой позы при кормлении и вылизывания в первую неделю жизни. Во взрослом состоянии, потомство матерей с высокой частотой использования выгнутой позы демонстрировало низкую неophobia и повышенную исследовательскую активность в открытом поле (Francis и др., 1999; Caldji и др., 1998).

1.4. Приспособительная ценность и эволюционное значение персоналий

Характерная особенность поведенческого синдрома состоит в том, что каждая отдельно взятая черта поведения, входящая в его состав, устойчива во времени и в различных контекстах.

Устойчивость индивидуальных поведенческих характеристик в разных ситуациях предполагает ограничение поведенческой пластичности каждой отдельной особи в определённых рамках. В результате, приспособительная ценность каждой характеристики часто меняется от ситуации к ситуации, становясь то положительной, то отрицательной. Так, очевидно, что активное

поведение может как повышать эффективность фуражировки в отсутствие хищника, так и увеличивать риск стать добычей хищника в его присутствии. Например, активность амфибии амбистомы (*Ambistoma borbouri*) устойчивая в разных ситуациях (Sih et al, 2003), в отсутствие хищников способствует быстрому росту животного (Maurer, Sih, 1996), а в присутствии - повышенной смертности (Sih et al, 1988). Ещё один яркий пример - агрессивное поведение, бывающее более или менее адекватным, в зависимости от объекта, на который оно направлено. Для пауков *Agelenopsis aperta* характерен половой каннибализм, и скорость нападения самки на жертву своей охоты или нарушителя территории коррелирует со скоростью съедания полового партнёра (Riechert, Hedrick, 1993; Maupin, Riechert, 2001). В результате, повышенная агрессивность паучихи способствует её росту и выживанию в ювенильный период, но препятствует размножению (Arnqvist, Henriksson, 1997).

Многолетнее исследование относительной приспособленности носителей различных персоналий, проведённое в природной популяции большой синицы, показало, что смелые и агрессивные особи имеют высокую приспособленность в условиях жёсткой конкуренции, тогда как осторожные и неагрессивные получают преимущества в годы, когда конкуренция ослаблена. Относительная приспособленность носителей различных персоналий в течение каждого года зависела также от пола: фактором, лимитирующим приспособленность самцов, оказалась способность к занятию и удерживанию гнездовой территории в сезон размножения, а для самок таким фактором была способность к эффективному фуражировочному поведению в зимнее время (Dingemanse et al, 2004). Дальнейшие исследования в этой области, также проведённые на большой синице, касались успеха в размножении, достигаемого представителями различных поведенческих типов. Лучшими родителями оказались «медленные» (пассивные) самки и «быстрые» (активные) самцы (Both et al., 2005), при этом в годы с хорошей кормовой обеспеченностью, самые высокие

количественные и качественные характеристики потомства имели ассортативные пары (Both et al., 2005, Dingemanse et al., 2004), а в голодные годы – дизассортативные (Dingemanse et al., 2004).

Изучение относительной приспособленности персоналий внесло вклад в понимание эволюционных причин, способствующих поддержанию изменчивости поведения на уровне устойчивых индивидуальных различий.

С одной стороны, очевидно, что при низкой поведенческой пластичности каждой отдельной особи, которую подразумевает наличие поведенческого синдрома, ни один из существующих наборов поведенческих характеристик не является оптимальным, для каждой персоналии найдутся такие условия, в которых она потеряет свою приспособительную ценность. Однако, при неограниченной поведенческой пластичности могут возникнуть ещё большие проблемы (Sih et al, 2004): постоянные смены стилей поведения в ответ на любое изменение среды – это процесс, требующий больших энергетических затрат (например, по сбору информации, необходимой для принятия решений (Sih, 1992; De Witt et al, 1998), кроме того, непредсказуемость изменений повлечёт за собой неизбежные ошибки, негативные последствия которых превысят преимущества высокой пластичности (Tufto, 2000; Padilla, Adolph, 1996).

С другой стороны, наличие широкого спектра различных сред и их состояний, при которых хотя бы часть особей имеет максимальную приспособленность, способствует устойчивости популяции. Таким образом, поведенческие синдромы не только существенно влияют на индивидуальную приспособленность, но и способствуют выживанию своих носителей в изменчивых условиях среды на уровне популяции (Sih et al, 2004).

1.5 Чайки и крачки как модельные виды для изучения онтогенеза персоналий

Хотя нам не известно работ, посвященных комплексному изучению персоналий чайковых птиц, отдельные формы поведения, традиционно

входящее в состав поведенческого синдрома, у чаек изучены достаточно подробно.

Для многих видов чаек описаны особенности агрессивного демонстрационного поведения взрослых птиц. Так, у озёрной чайки можно выделить следующие агрессивные демонстрации (Виксне, 1988): (1) **Полет преследования и "налет и планирование"**: птица, преследующая противника в воздухе, внезапно взмывает вверх, планируя на поднятых и отведенных назад крыльях, ноги при этом опущены, шея и голова вытянута вперед и вниз; (2) **Наклонная поза** (oblique): голову птица держит поднятой высоко вверх и вперед, клюв горизонтально, красный зев хорошо заметен во время крика, запястные суставы отодвинуты от туловища, взгляд направлен в сторону противника; (3) **Распластанная поза** (forward): демонстрируется на воде и на суше, часто после наклонной позы. Голова впереди тела, шея вытянута горизонтально, клюв приподнят, запястные суставы отодвинуты от туловища; (4) **Агрессивная прямая поза** (upright): птица либо стоит, либо двигается в сторону противника, голова поднята, оперение на шее и голове приподнято, клюв опущен, крылья немного приподняты, часто сопровождается окрикиванием (mobbing); (5) **Окрикивание** (мяукающий крик): обычно наблюдается в территориальных спорах, после драки или атаки или при приближении противника; (6) **Долгий крик**: часто сопровождает налёт и планирование и наклонную позу; (7) **Квохтанье** (choking); (8) **Клевание земли** (grass pulling).

Характерные антагонистические демонстрации и элементы территориального поведения сходны у разных видов чаек (Tinbergen, 1960). Использование демонстраций вместо прямой агрессии помогает чайкам разрешать территориальные споры, часто возникающие в пределах гнездовой колонии, без травм и эскалации конфликтов (Groothuis, 1992). Демонстрации различаются по силе выражаемой ими агрессии. Выбор конкретной демонстрации зависит, прежде всего, от принадлежности вторгающейся особи к "соседям" или к "чужакам" (*Larus ridibundus*, Харитонов, 1983; L.

occidentalis, Pierotti, Annett, 1994). Так, к демонстрациям высокой интенсивности, адресованным к незнакомым птицам, относят демонстрации в воздухе в сочетании с прямыми нападениями. К демонстрациям средней интенсивности, адресованным обычно к молодым особям, – клевание земли (*grass-pulling*) и непродолжительные преследования в распластанной позе. Демонстрации низкой интенсивности, такие как «квохтание» (*choking*), агрессивная прямая поза (*upright*), долгий крик (*long call*) обычно адресованы соседям (Pierotti, Annett, 1994).

Агрессивность чаек зависит и от стадии размножения. У озерной чайки частота агрессивных контактов высока в начале сезона, когда происходит формирование пар (Харитонов, Зубакин, 1984), после их образования агрессивность снижается, и вновь увеличивается во время выклева птенцов (Панов, Зыкова, 1981; Харитонов, 1981; Гаузер, 1983; Зыкова, 1983). В некоторых случаях на охраняемую территорию могут заходить чужаки – доминирующие птицы. Доминанты могут беспрепятственно находиться на территории подчиненных соседей, впрочем, преимущества в размножении они не имеют, являясь лишь более агрессивными особями (Харитонов, 1989).

Онтогенетическое развитие репертуара агрессивных демонстраций изучено на примере озёрной чайки (Groothuis, 1989; Groothuis, van Mulecom, 1991; Groothuis, 1992). В работе Грутхиса (1989а) детально описан процесс развития трёх агрессивных демонстраций: «*choking*», «*oblique*» и «*forward*».

Птенцы, были выращены в aviarii, в группах из 7-17 особей. В клетку с птенцами периодически помещали чучело взрослой птицы, а затем (по достижении птенцами возраста 4 недель) живую взрослую птицу. Начиная с 3-го дня жизни, птенцы всё чаще агрессивно клевали «нарушителя территории», до 12 дней из позы «*forward*», а в возрасте 12-26 дней, - из позы «*upright*». Частота агрессивных клевков чучела достигла пика на 23й день жизни, а затем снижалась. К пятой неделе жизни (возраст подъёма на крыло), агрессивная реакция сохранилась лишь в отношении живой птицы. В возрасте до 4 недель птенцы клевали противника в произвольные части тела,

а затем клевки стали «прицельными», направленными в основном в шею и голову.

Параллельно с агрессией развивалась реакция страха перед нарушителем: в первые 5-7 дней страх выражался в замирании, затем – в бегстве. Частота бегств увеличивалась в течение первых 5 недель. У птенцов агрессивные реакции часто были связаны с реакциями страха в одну последовательность: клюнув чучело, птенец сразу убегал. Постепенно, открытые проявления страха и агрессии заменялись агрессивными демонстрациями, характерными для взрослых птиц. В онтогенезе они появлялись в следующем порядке: «oblique», «forward», «choking». С возрастом демонстрации постепенно изменяли форму. Чайки моложе 4-недельного возраста, почти всегда выполняли неполные формы демонстраций, затем всё чаще – полные. К 10 неделе жизни демонстрационное поведение молодых чаек не отличалось от «взрослого».

Авторы подчёркивают, что формы агрессивного поведения, характерные для птенцов, - это не просто проходной этап на пути развития более совершенных, взрослых форм демонстраций, но адаптация к потребностям данного возраста. Птенцы озёрной чайки способны эффективно защищать свои территории даже от взрослых нарушителей. На первый взгляд нелепая тактика, «клюнуть и убежать», используемая в возрасте 2-3 недель, по-видимому, наиболее действенна в этом возрасте: неожиданность нападения пугает нарушителя и заставляет отступить. Выполняя взрослые демонстрации, птенцы выдавали бы противнику информацию о своей уязвимости (Groothuis, 1989b). Работа Грутхиса и Мюллекома (1991), также выполненная на озёрной чайке, продемонстрировала, что у птиц, изолированных или выращенных в малых группах (3 птенца), развитие агрессивных демонстраций заторможено. Авторы сделали вывод, что в развитие взрослого агрессивного поведения участвуют механизмы обучения, включающие выработку условного рефлекса и оперантное обусловливание: птица обнаруживает, что

агрессивные демонстрации, в отличие от открытой агрессии, предотвращают эскалацию конфликтов, и получает положительное подкрепление своим действиям. Однако, позже выяснилось, что задержка развития демонстраций у социально изолированных птенцов связана со сниженной выработкой тестостерона (Groothuis, 1992).

На развитие агрессивного поведения оказывают влияние гормоны, основной из которых – тестостерон. Постоянное поддержание высокого уровня тестостерона опасно для птенцов чайковых птиц, так как этот гормон подавляет скелетный рост и поведение выпрашивания, осветляет оперение, снижая его маскировочные свойства, а в высоких концентрациях может привести к патологиям дыхательной системы (Groothuis, Meeuwissen, 1992; Ros, 1997; Ros, 1999; Groothuis, Ros, 2005). С другой стороны, в условиях колонии, птенцу необходимо поддерживать определенный уровень агрессивности для защиты гнездовой территории в отсутствие родителей. Проблему решает механизм, первоначально предложенный Уингфелдом для объяснения регуляции полового поведения птиц в «гипотезе вызова» (Challenge hypothesis). Базальный уровень тестостерона невелик, но в определённых социальных ситуациях его концентрация резко возрастает, вызывая соответствующие поведенческие реакции (Wingfield et al. 1990). У птенцов озёрной чайки кратковременное повышение концентрации плазменного тестостерона никак не сказывается на его базальном уровне, но повышает чувствительность птенцов к последующим социальным вызовам, располагая к ответной агрессии (Ros, 1997, Ros et al, 2002).

Под влиянием высоких концентраций тестостерона птенцы могут выполнять завершённые агрессивные демонстрации уже в 6 дней, что означает, что необходимые моторные системы формируются уже в раннем возрасте, и для запуска демонстрационного поведения необходим лишь достаточно сильный внутренний стимул (Groothuis, Meeuwissen, 1992). В естественных условиях таким стимулом, видимо, служит тестостерон,

вырабатывающийся под воздействием социальной стимуляции со стороны соседей по колонии (Groothuis, 1992).

Демонстрация «Choking», характерная для птенцов младше 2 недель, регулируется 5 α -дегидротестостероном (Groothuis, Ros, 2005). Эстрогены подключаются к формированию агрессивного поведения молодых озёрных чаек в более позднем возрасте: так, под влиянием эстрадиола находится частота проявления демонстрации «Oblique», характерной для подросших птенцов (Groothuis et al., 2005).

Важную роль в становлении агрессивного поведения играет и материнский эффект: частота проявления птенцом агрессивного по отношению к неродственным особям поведения напрямую зависит от концентрации андрогенов в желтке яйца, из которого он появился на свет (Muller et al, 2009). У озёрных чаек различия в концентрациях материнских желтковых андрогенов могут сказываться даже через год после выклева, выражаясь в частоте агрессивных и брачных демонстраций, а также в развитии брачного оперения молодых птиц (Eising et al, 2006).

Птенцы чаек относятся к полувыводковому типу развития и в течение первых недель жизни зависят от заботы родителей, в том числе от приносимого ими корма (Виксне, 1988). Птенцы получают корм с помощью демонстрации выпрашивания, которую начинают проявлять, когда родитель подлетает к гнезду, и после того как он приземлится. Выпрашивание у чаек включает в себя клевание родительского клюва («pecking», *L. argentatus*: Tinbergen, Perdeck, 1950; другие чайки: Hailman, 1967), короткие высокие пи-крики («pee» calls), *Larus ridibundus* и другие чайки, Impescoven, 1971) и "накачивающие" движения головой вверх-вниз («pumping», *Larus argentatus*: Drury, Smith, 1968; *Larus ridibundus*: Groothuis, T.G.G., 1989a).

В сезон размножения на клюве большинства взрослых чаек имеется участок красного цвета. Однако, бывают исключения: например, Галапагосские чайки (*Larus furcatus*) кормят своего единственного птенца по ночам и имеют чёрный клюв с белым кончиком (Hailman, 1967).

Контрастный (чаще красный) участок, слегка качающийся из стороны в сторону, является «релизером» для птенцов, запуская врождённую реакцию клевания родительского клюва, в ответ на которую родитель отрывает корм (Tinbergen, Perdeck, 1950; Nailman, 1967, 1969). Способ потребления полупереваренного корма выводком зависит от вида и от возраста птенцов (Nailman, 1967). У озёрной чайки родитель отрывает пищевой комок на гнездо, где сибсы самостоятельно делят его между собой, однако подросшие птенцы чаще поедают корм непосредственно из клюва родителя (Nailman, 1967; наши наблюдения). В течение первой недели жизни возрастает точность узнавания птенцом родителей, усложняются требования к стимулу, к направлению его движения и форме, птенец научается отличать модель головы чайки своего вида от близких. Кроме того, совершенствуется моторика реакции, увеличивается точность попадания в клюв (Nailman, 1967, 1969). Демонстрация «rumping» также претерпевает изменения по мере роста птенца: в первую неделю жизни демонстрация выполняется с головой, поднятой над туловищем, к концу третьей недели движения головы «вниз» становятся более глубокими (голова на уровне туловища), а шея вытягивается вперёд (Groothuis, T.G.G., 1989a).

Гормональная регуляция поведения выпрашивания подробно исследована на примере самых разных птиц (Schwabl, Lipar, 2002). Чайки использовались для изучения роли гормонов в развитии поведения выпрашивания у видов с полувыводковым типом развития. Исследования, проведённые на озёрной чайке, показали, что тестостерон подавляет развитие демонстрации выпрашивания в противоположность ряду агрессивных демонстраций (Groothuis, Ros, 2005). Однако пренатально этот гормон повышает интенсивность выпрашивания и общую подвижность птенцов (*Larus ridibundus*: Eising, Groothuis, 2003; Groothuis, Ros, 2005), т.к. в период эмбрионального развития участвует в формировании структур, ответственных за выпрашивание: соответствующих мышц шеи (m. complexus, Lipar и Ketterson, 2000), одного из ядер продолговатого мозга (nucleus

supraspinalis; Schwabl, Lipar, 2002; Gahr et al., 1996), и нижней гортани (syrinx; Schwabl, Lipar, 2002; Gahr et al., 1996). Помимо интенсификации выпрашивания и общей подвижности, повышение концентрации желтковых андрогенов способствует ускорению эмбрионального развития, удлинению ног и приросту массы новорожденных птенцов, в целом увеличивая их конкурентоспособность в борьбе за корм, приносимый родителями. Таким образом, внесение сравнительно большего количества андрогенов в последние яйца кладки - это механизм, с помощью которого матери озёрных чаек максимизируют свой репродуктивный выход (*Larus ridibundus*: Eising et al, 2001).

На примере обыкновенной моевки (*Rissa tridactyla*) показано положительное влияние кортикостерона на интенсивность выпрашивания: Kitaysky et al, 2001). В естественных условиях гормональная регуляция служит посредником между факторами внешней среды и поведением. Так, пищевая депривация может приводить к увеличению интенсивности выпрашивания (*Larus delawarensis*: Iacovides, Evans, 1998), через повышение уровня циркулирующего кортикостерона (Kitaysky et al, 2001).

Выпрашивание не только необходимо для отражения потребности птенца в пище, но и является одним из механизмов внутривыводковой конкуренции за корм, приносимый родителем (Briskie, 1994). Так, птенцы большой синицы (*Parus major*) выпрашивают интенсивнее при увеличении размера выводка: (Neuenschwander et al, 2003). Однако, исследования, проведённые на птенцах озёрной чайки показали возможность кооперации sibсов при выпрашивании: при увеличении размера выводка птенцы синхронизируют подаваемые сигналы, уменьшая индивидуальные затраты на выпрашивание (Mathevon, Charier, 2004).

Как колониальные птицы с полувыводковым типом развития, чайки и крачки имеют во многом сходную биологию размножения и образ жизни (Виксне, 1988; Зубакин, 1988). Их птенцы с первых дней активно участвуют в

разнообразных социальных контактах, не только с родителями и сибсами, но и с соседями по колонии. Однако, есть и ряд отличий: чайки кормят птенцов отрыгнутой пищей, а большинство крачек (кроме *Anous*) – пищей, принесённой в клюве (Зубакин, 1988). Таким образом, у крачек родитель играет решающую роль в распределении корма между птенцами. Чёрные крачки кормят птенцов чаще, чем озёрные чайки (Зубакин, 1988; Вискне, 1988), что связано с дальностью кормовых полётов.

1.6 Биология размножения исследованных видов Озёрная чайка *Larus ridibundus* (Linnaeus, 1766)

Озёрная чайка – диффузно-гнездящийся факультативно-колониальный вид (Зубакин, 1976). Гнездится колониями численностью от нескольких (Дегтярев и др., 1981) до нескольких тысяч (Харитонов, 1983) пар, при этом колонии сравнительно постоянны и сохраняются десятилетиями, иногда незначительно сдвигаясь от года к году (Вискне, 1988; Сيوخин и др., 1988). Озёрная чайка охраняет территорию 32–47 см в диаметре (Харитонов, 1978), оптимальное расстояние между гнёздами примерно вдвое больше (Вискне, 1988). Меньшее расстояние между гнёздами бывает в случае, если что-нибудь препятствует визуальным контактам между насиживающими птицами (Вискне, 1988).

Озёрные чайки моногамны. В выводке обычно 1–3 (чаще 3) птенца (Cramp, Simmons 1983). Обычно между вылуплением первого и второго птенца проходит 12 ч, между вылуплением второго и третьего — 24 ч (Вискне, 1988).

В выкармливании птенцов участвуют оба родителя (Водолажская 1979). В среднем птенцов кормят 5,7 раза в день (Вискне, 1988). Родители и птенцы узнают друг друга как визуально, так и по голосу через 3–4 дня (Вискне, 1988; Charrier et al, 2001). В первый день жизни птенцы обычно не проявляют тенденции к бегству, с 2–4 дня при опасности все чаще покидают гнездо, после 6-го дня бегство в определённые убежища — участки густой растительности — становится нормой; с возрастом длительность

пробежек увеличивается. В убежищах птенцы разных выводков не проявляют взаимной враждебности, но их путь обратно к своему гнезду приводит к нападениям взрослых птиц — владельцев территорий и подросших (пятидневных и старше) птенцов (Виксне, 1988). Примерно с 25-30-дневного возраста молодые начинают летать (Исаков и др., 1947), однако у части птенцов подъём на крыло затягивается на 2–3 недели (Виксне, 1988). Родители продолжают кормить и лётных птенцов (Самородов, 1979; Виксне, 1988).

Чёрная крачка *Chlidonias niger* (Linnaeus, 1758)

Чёрная крачка относится к диффузно гнездящимся факультативно-колониальным видам (Зубакин, 1988). Нередко меняет места гнездования, однако в случае неизменности условий может поселяться в одних и тех же местах в течение нескольких лет. Величина колоний чёрных крачек обычно составляет 5–20 гнёзд, реже меньше 5 или 20–50 пар, ещё реже отмечаются колонии в 100 и более пар, отдельными парами гнездится лишь в виде исключения (Долгушин, 1962; Зиновьев, 1980; Зубакин, 1981; Виксне, 1983; Мальчевский, Пукинский, 1983; Мищенко, 1983). В крупных колониях крачек гнезда располагаются группами (Зубакин, 1988). Численность поселений значительно колеблется год от года (Зубакин, 1988). Среднее расстояние между соседними гнёздами в колониях в разных частях ареала составляет от 1,3 м до 4,3 м (Бородулина, 1953; Долгушин, 1962; Зубакин, 1988).

Чёрные крачки моногамны. Выводки состоят из двух или трех птенцов, которые появляются на свет асинхронно, в течение 2-3 дней (Servello, 2000; Shealer, Haverland, 2000). Как и у многих других видов с полувыводковым типом развития (обзор: Glassey, Forbes, 2002), старшие птенцы выводка чёрных крачек обычно рождаются более крупными (Chapman Mosher, 1986).

В первое время после вылупления птенцы стараются держаться ближе к гнезду и друг к другу, а родители постоянно обогревают их (Зубакин, 1988). Начиная с третьего дня жизни, птенцы крачек могут отделяться от своих

сибсов, значительно удаляться от гнезда и даже уходить в другой участок колонии, при этом оставаясь в её пределах (Cuthbert, 1954, Firstencel 1987, Hall, 1988, Зубакин, 1988).

Кормят птенцов оба родителя, 65-85 раз в сутки. Корм передают из клюва в клюв (Зубакин, 1988). В состав диеты обычно входят водные и околоводные насекомые и их личинки (Cramp, 1985; Зубакин, 1988), и, в меньшей степени, рыба (Gilbert, Servello, 2005). Как и у других крачек (Feare, 1975; Preddey, 2008; Watson et al., 2012), кормления птенцов родителями продолжается и после подъёма на крыло (Chapman Mosher, 1986).

Для чёрных крачек, как и большинства других видов крачек, характерны воздушные формы демонстрационного поведения; по сравнению с чайками наземные демонстрации отличаются гораздо меньшим разнообразием (Baggerman et al., 1956; Cramp, 1985). Однако известны случаи прямой наземной агрессии: в период активных перемещений птенцов по колонии (в возрасте старше 3 дней) взрослые птицы начинают отличать чужих птенцов от своих и нападать на них (Бородулина, 1960; Мальчевский, Пукинский, 1983; Зубакин, 1988).

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

2.1 Место сбора материала и объекты исследования

Исследования проводились в 2011-2014 гг. в колониях чайковых птиц, расположенных в Карасукском районе Новосибирской области. В 2011 и 2012 гг. – в колонии озёрной чайки на оз. Титово ($53,751^{\circ}$ с.ш.; $77,975^{\circ}$ в.д.); в 2013 г. – в колонии озёрной чайки на озере Кривое ($53,816^{\circ}$ с.ш.; $77,035^{\circ}$ в.д.); в 2014 г. – в колонии чёрной крачки, в пойме реки Карасук ($53, 678^{\circ}$ с.ш.; $77,910^{\circ}$ в.д.).

Из колоний озёрных чаек, насчитывающих около 1000 гнездовых пар, выбирались наиболее удобные для исследования участки, по возможности ближе к центру колонии, включающие 118 (в 2011 г.), 135 (в 2012 г.) и 170 (в 2013 г.) гнёзд. Колония черной крачки (73 пары) исследовалась в 2014 году.

Гнезда вместе с околוגнездовыми участками огораживали плавучими загородками из ДВП и пенопласта, группами по 10-30 (рис. 1), что позволяло отлавливать птенцов для проведения измерений и тестов.



Рисунок 1. Огороженная группа гнёзд озёрной чайки в 2012 г.

2.2 Оценка плотности гнездования и родительских характеристик

На стадии насиживания яиц гнёзда из изучаемых участков колоний были нанесены на схему с точностью до 5 см. Картирование выполняли в полярных координатах. В центре (в 2013, 2014 гг.) или на краю (2011, 2012 гг. изучаемого участка колонии располагался теодолит ТД-10 с закреплённым на нём лазерным дальномером, а на расстоянии 70 м от него – вертикальная рейка (база). В окрестности гнезда устанавливали шест длиной 3 м. На верхнем конце шеста был закреплён отвес и отражательная поверхность, обращённая к теодолиту. Гирька отвеса устанавливалась точно над центром гнездового лотка. С теодолита считывали горизонтальный угол между направлением на базу и направлением на гнездо, а с дальномера – расстояние до гнезда. Эта процедура выполнялась поочередно для всех гнезд колонии. Полярные координаты гнёзд переводили в декартовы, принимая направление на базу за ось ординат. Для каждого гнезда оценивали среднее расстояние до трех ближайших соседей (R_3). Отмечали количество яиц в каждом гнезде. Измеряли длину и ширину каждого яйца и рассчитывали объём. В качестве родительских характеристик учитывали количество отложенных яиц, объём первого отложенного яйца (V_1) и средний объём яиц каждой кладки (V_m), дату рождения первого птенца ($ДВ_1$) и интервал между рождениями первого и третьего птенцов каждого выводка.

2.3 Эксперимент «перекрёстное воспитание»

Эксперимент проводился в колонии озёрной чайки, в 2011г., чтобы исключить влияние поведения родителей и выявить непосредственную роль неродственных социальных взаимодействий в формировании поведенческих характеристик птенцов. Из колонии был выбран участок, включавший 70 гнёзд. Распределение параметра R_3 на исследованном участке было смещено влево и отличалось от нормального (критерий Колмогорова-Смирнова, $p > 0,1$). Гнёзда разделили по медиане R_3 , составившей 1,00 м, на «плотные» и «разреженные». 35 кладок были перенесены в гнёзда другой группы, отличавшиеся от родных по параметру R_3 не менее чем на 0,30 м. Даты рождения птенцов были заранее определены методом водяных проб (Михельсон, Леиньш, 1963). Эксперимент был спланирован так, чтобы интервал между $ДВ_1$ в приёмных и родных гнёздах не превышал 5 дней.

2.4 Оценка динамики роста и выживаемости птенцов

Каждого родившегося птенца метили алюминиевым кольцом с индивидуальным номером. Фиксировалась дата рождения, очередность выклева в своём выводке. Для погибших определялась дата смерти. В 2011-2014 гг. производились изменения длины черепа птенцов вместе с клювом в 1-й, 8-й и 15-й дни жизни. В 2011, 2013 и 2014 гг. в те же дни проводилось взвешивание птенцов. В 2013 г. длина черепа и масса птенцов были измерены также на 21-й день жизни. Для оценки качества питания птенцов рассчитывался индекс массы как остаток линейной регрессии массы по длине черепа (Kim et al., 2011).

2.5 Наблюдения за поведением птенцов и их родителей в естественных условиях.

Видеосъёмка поведения чаек и крачек в естественных условиях проводилась в 2012-2014 гг. Птенцов метили индивидуально, комбинациями цветных меток: растворами бриллиантового зеленого, метиленового синего и азур-эозина.

Видеосъёмка гнездовых территорий чаек проводилась в течение 45 мин, утром, в 2012 г. – в 9-й и 15-й, в 2013 г. – в 9-й, 15-й и 21-й день жизни старшего птенца выводка (интервал между выклевами младшего и старшего — не более двух дней). При обработке видеозаписей отмечали реакцию птенцов на прилёт родителя: подбегание к приземляющейся птице с последующим преследованием или выжидание (выпрашивание на месте). Фиксировали попытки птенцов украсть еду из чужих гнёзд (клептопаразитизм), а также случаи нарушения гнездовой территории и реакцию птенцов на нарушителя: агрессивную или неагрессивную. В 2012 г. отмечали все агрессивные взаимодействия между птенцами, включая драки между сибсами, и для каждого птенца вычисляя частоту прямых атак (клевков) на других птенцов. Мы не могли провести прямую оценку успешности выпрашиваний для птенцов озёрной чайки из-за низкой частоты кормлений (не чаще 1 раза за 45-минутное наблюдение). Успешность

выпрашиваний оценивали опосредовано. Поскольку птенцы чаек получают от родителей общую порцию корма (Виксне, 1988), успешности выпрашивания птенцов одного выводка равны. У чаек стимулом для выпрашивания служит клюв взрослой птицы (Tinbergen, 1951). Следовательно, чем чаще птенцы видят родителя, тем чаще они выпрашивают. При этом, чем больше времени родители проводят с птенцами, тем меньше времени остаётся на полёты за кормом (Друзьяка и др., 2015). Таким образом, успешность выпрашиваний у птенцов чаек находится в обратной зависимости от времени, проводимого с родителями. Поэтому для того, чтобы оценить успешность выпрашиваний птенцов каждого выводка, мы учитывали время присутствия родителей на гнездовой территории. Общая продолжительность отснятых и обработанных видеозаписей поведения озёрной чайки составила 239,8 ч.

Видеосъёмки поведения крачек проводили в течение 20 мин. для каждого выводка, в возрасте птенцов 6-8 дней, в первой половине дня. При обработке видеозаписей учитывали перемещения птенцов между гнёздами и случаи совместных выпрашиваний еды птенцами из разных выводков. Отмечали все агрессивные взаимодействия и для каждого птенца, участвовавшего в них, рассчитывали частоту прямых атак. Успешность выпрашивания для каждого птенца определяли как долю актов выпрашивания, завершившихся кормлением. В случаях, когда выводок был рассредоточен по разным гнёздам, или просто не обнаруживался в течение первых минут наблюдения, снимали наиболее многочисленную группу птенцов. По истечении 20 минут, по возможности непрерывно, переходили к видеосъёмке следующего по плану выводка.

Всего было отснято 9,4 ч видеозаписей поведения птенцов в естественной среде. Для исследования поведения каждого птенца использовали только непрерывные видеозаписи (птенец не выходил из кадра) продолжительностью не менее 10 минут. Для анализа успешности выпрашиваний использовали видеозаписи, где целевой птенец в возрасте 6-8

дней выпрашивал не менее 2 раз и получал еду не менее 1 раза. Для оценки склонности 6-8-дневных птенцов к клептопаразитизму использовали видеозаписи, содержащие не менее 1 кормления не целевого птенца. Для учёта агрессивного поведения использовали непрерывные видеозаписи продолжительностью не менее 53 минут, на которых целевой птенец посетил хотя бы 1 чужое гнездо. Кроме того, для каждого птенца по видеозаписям были установлены: количество посещаемых чужих гнёзд; максимальное количество птенцов, с которыми он совместно выпрашивал корм в возрасте 6-8 дней (все эти птенцы были опознаны, и для каждого установлена возрастная категория: старше или младше целевого птенца); частота выпрашиваний корма и получения пищи.

Общая продолжительность видеозаписей составила 9,4 ч.

2.6 Оценка уровня неофобии

Тесты проводились с птенцами озерной чайки, в 2012 г., в возрасте 13-15 дней, в первой половине дня. На родное гнездо тестируемого выводка помещали яркую пластиковую кормушку диаметром 10 см со смесью варёных яиц и риса. При появлении экспериментатора птенцы покидали гнездо. После этого еда находилась вне поля зрения птенцов, на гнезде видна была только незнакомая кормушка. После ухода экспериментатора, наблюдатель, сидящий в укрытии выжидал 10 минут. Если за это время хотя бы один из птенцов возвращался на гнездо, наблюдатель начинал видеосъёмку происходящего на гнезде. Видеосъёмка завершалась в тот момент, когда весь корм был съеден птенцами или взрослыми чайками.

Основной задачей эксперимента, не вошедшей в данную работу, было уточнение возраста приобретения навыка самостоятельного питания. Однако, на этапе обработки видеозаписей мы сочли возможным использовать полученные данные для определения уровня неофобии птенцов.

При обработке протоколов и видеозаписей эксперимента «Кормушка на гнезде» учитывали, вернулся ли на гнездо каждый из птенцов выводка в

течение 10 минут после ухода экспериментатора. Возвращение в этот срок считали признаком низкой неophobia.

2.7 Оценка уровня исследовательской активности

Тест проводился с птенцами озёрной чайки в 2013 г., в возрасте 7-9 дней, с 14:00 до 20:00 часов. Экспериментальная установка представляла собой квадратный участок акватории 2х2 м, огороженный плавучими загородками (рис. 2). В ее центральной части были расположены три «острова» (кочки) диаметром около 0,5 м, покрытых растительностью, привычной для птенцов (тростником и рогозом), а на них – 5 кормушек с едой. Для того чтобы избежать влияния родителей, установка располагалась на расстоянии около 50 м от границы колонии и была замаскирована крышей из непрозрачного полиэтилена. Выводок целиком помещался на воду рядом с одним из «островов». В течение 20 минут проводили видеосъёмку. В качестве параметра исследовательской активности учитывали время от помещения на воду до начала посещения кормушек: чем меньше это время, тем выше исследовательская активность. Подобный тест (оценка параметров поведения в среде, приближенной к естественной для вида и содержащей кормушки с едой) ранее использовался для оценки исследовательской активности 5-недельных больших синиц (Verbeek et al., 1994) и был адаптирован нами для птенцов чаек.



Рисунок 2. Установка для оценки уровня исследовательской активности и проведения теста «Закрытое поле».

2.8 Оценка реакции на стрессирующую ситуацию.

2.8.1 Тест «Открытое поле»

Тест проводился для птенцов озёрной чайки в 2011-2012 гг и для птенцов чёрной крачки. Для озёрной чайки 1-й тест проводился в возрасте 2-4 дней, 2й – в возрасте 7-9 дней, и 3й – в возрасте 13-15 дней. Для птенцов чёрной крачки 1й тест проводился в возрасте 7-9 дней, и 2й – в возрасте 13-15 дней. Эксперимент проводили в интервале с 12:00 до 21:00 часов. К этому времени практически все птенцы на колонии получили пищу от родителей по несколько раз. Установка размещалась поблизости от колонии и представляла собой полый пластиковый цилиндр с толстыми (не менее 5 см) стенками, полом и потолком, заполненными монтажной пеной (рис. 3). Арена, помещавшаяся в основание цилиндра, представляла собой круг диаметром 75 см, расчерченный на 24 фрагмента (рис. 4). Под потолком располагалась видеокамера, управляемая с компьютера через USB-

подключение, и 4 светодиодные лампочки. Лампочки включались снаружи. Птенцов доставляли к месту проведения эксперимента партиями по 4-6 особей, в приоткрытом (для доступа свежего воздуха) пластиковом контейнере. Птенцы ожидали тестирования в том же контейнере. Для каждого птенца время ожидания не превышало 60 минут. Протокол был одинаковым во все годы исследования. Птенца помещали в центр арены и оставляли в темноте на 2 минуты, а затем включали свет и в течение 5 минут проводили видеосъемку.



Рисунок 3. Установка «Открытое поле». Вид снаружи.

Тест «Открытое поле» проводили под открытым небом, в изменчивых условиях, далёких от стандартных лабораторных. Чтобы избежать ошибок при интерпретации результатов, в 2011-2012 гг. мы исследовали зависимость

поведения птенцов в «Открытом поле» от атмосферного давления и температуры воздуха в час проведения эксперимента. Архивные данные о погоде в районе Карасукской метеостанции, расположенной на расстоянии 3,5 км от колонии озёрных чаек на оз. Титово, мы получили на сайте <http://www.pogodaiklimat.ru/weather.php?id=29814>.

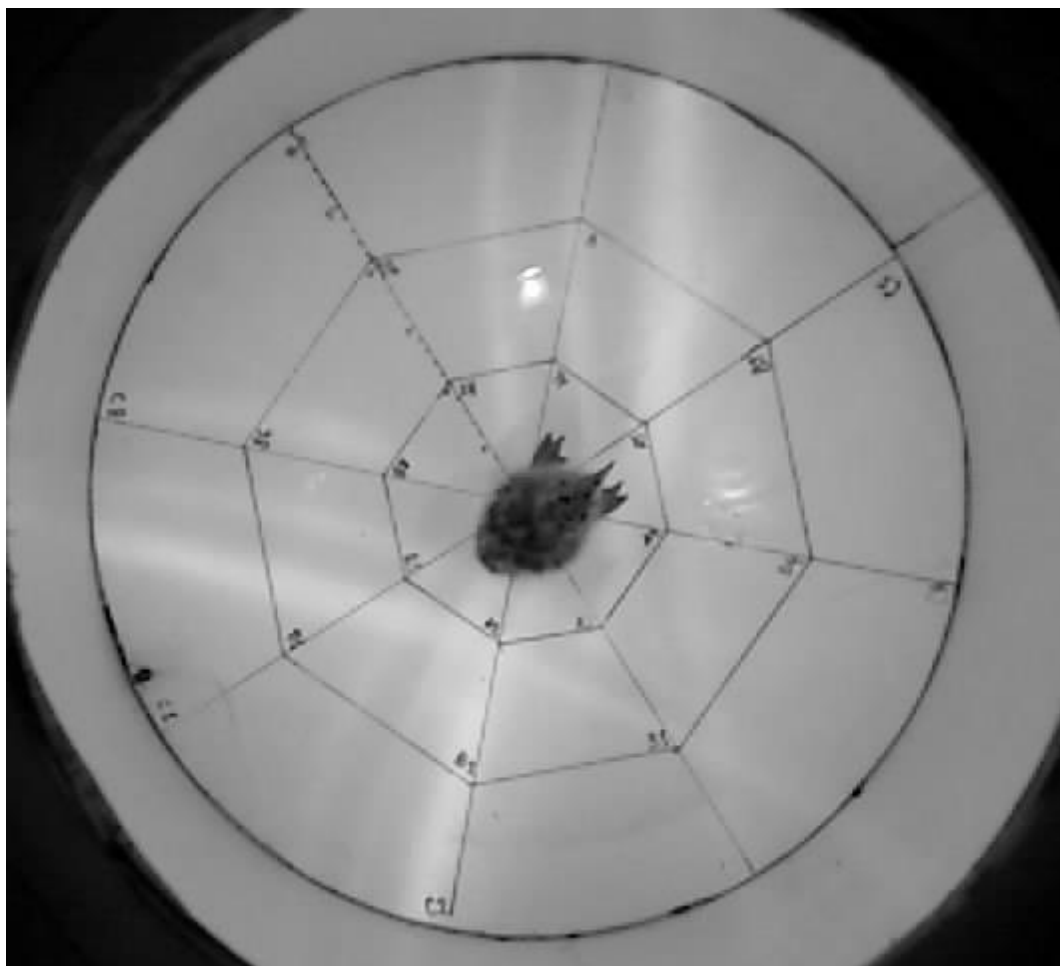


Рисунок 3. Птенец озёрной чайки на арене «Открытого поля» в 2012 г.

2.8.2 Тест «Закрытое поле»

Тест «Открытое поле», проведенный нами в 2012г., не позволял оценить реакцию птенцов на стрессирующую ситуацию с достаточно высокой точностью, поскольку многие птенцы не проявляли локомоторной активности во время теста (глава 3.1). Чрезмерный страх в тесте «Открытое поле», выражающийся в сниженной локомоторной активности, легко устраняется при помещении животного в новую среду, приближенную к

естественной (грызуны: Genaro, Schmidek, 2000). Поэтому, вместо «Открытого поля» с птенцами озёрной чайки в 2013 г. проводился разработанный нами тест «Закрытое поле». Стрессовое воздействие в этом тесте было более мягким: птенцы вместе со своими сибсами помещались в среду, близкую по своим характеристикам к родной. Стрессирующим фактором была изоляция от родного гнезда.

Установка и процедура теста были теми же, что и для оценки исследовательской активности: выводок помещали в центр огороженного участка акватории, рядом с одним из островов. Тест проводили трижды с одними и теми же птенцами: в возрасте 7-9, 13-15 и 19-21 день. Поведение птенцов в течение 20 минут снимали на видеокамеру. Попад в установку, птенцы, прежде всего, пытались выбраться из неё, плавая вдоль стенок и уделяя особое внимание технологическим отверстиям, расположенным по углам. Затем птенцы выходили на сушу и, как правило, оставались там до конца эксперимента. В первом тесте птенцы, находясь на острове, некоторое время проявляли исследовательский интерес к кормушкам с едой. В последующих тестах – занимались фуражировкой, используя опыт предыдущих посещений установки (глава 3.1).

При обработке видеозаписей эксперимента во всех трёх тестах учитывали время от начала эксперимента до выхода на сушу, задержку первого посещения кормушки, время пребывания в воде, на суше и в углах установки, а также время локомоторной активности и задержку чистки оперения.

Исследования на грызунах показали, что носители активного поведенческого типа в опасной или неприятной ситуации склонны своим поведением устранять потенциальную причину стресса. Так, в тесте для крыс из дикой популяции, устойчиво различавшихся своей агрессивностью, в домашнюю клетку устанавливали провод под небольшим напряжением. После знакомства с проводом, неагрессивные крысы старались держаться на

безопасной дистанции, а агрессивные смело приближались и закапывали его в подстилку (Venus et al, 1987).

На этом основании мы оценивали реакцию птенцов озёрной чайки на изоляцию от родного гнезда. Более продолжительные попытки выбраться из установки «Закрытое поле» соответствовали активному преодолению стрессовой ситуации, а менее продолжительные – пассивному. С учётом анализа распределений исследованных параметров поведения, и связей между ними (глава 3.1), в качестве параметров реакции на стрессирующую ситуацию решили использовать время пребывания в углах для первого теста и время выхода на сушу для последующих.

2.9 Выявление поведенческих типов птенцов

В качестве маркера поведенческого типа мы использовали реакцию птенцов на стрессирующую ситуацию. Достаточно точную количественную оценку этой характеристики выполнили при помощи тестов «Открытое поле» и «Закрытое поле». Во всех исследованных колониях чайковых птиц реакция на стрессирующую ситуацию была связана по крайней мере с одной из других форм поведения птенцов (агрессивность, интенсивность выпрашивания, исследовательская активность, неофобия, склонность к клептопаразитизму) и, в большинстве случаев, оказалась устойчивой во времени. Результаты проверки маркеров на временную устойчивость и связанность с другими поведенческими характеристиками подробно описаны в главе 3.

Для озёрной чайки в 2011, 2012 гг. и чёрной крачки в 2014 г., реакция птенцов на стрессирующую ситуацию оценивалась в тесте «Открытое поле». Стресс у птенцов вызывала полная изоляция от привычной среды обитания и социального окружения, включающего родителей и сибсов. Социальная изоляция ранее применялась в качестве стрессового воздействия для исследования физиологических параметров стрессовой реакции у птенцов большой синицы (Fucikova et al., 2009).

В качестве параметров реакции на стрессирующую ситуацию для птенцов чаек использовали время от включения света до начала локомоторной активности (задержку локомоторной активности). Для птенцов крачек, более пассивных по сравнению с чайками (глава 3.2), использовали дополнительные параметры – время от включения света до первой визуальной ориентации (поворота головы) и количество поворотов головы. Эти параметры были положительно связаны с задержкой локомоторной активности, но более вариабельны (глава 3.2). Меньшее время до начала локомоторной активности (у чаек) или поворота головы (у крачек) соответствовало активному преодолению стрессовой ситуации, а большее – пассивному.

2.10 Объём собранного материала

Озёрная чайка, 2011 г.

Картировано и огорожено 118 гнёзд. Во всех гнёздах измерены яйца, определены сроки выклева, окольцованы и измерены в первый день жизни все успешно вылупившиеся птенцы. Выживаемость птенцов отслежена до 15 дня жизни для всей огороженной части колонии. Морфологические параметры 75 птенцов из 41 выводка регулярно измерялись до 15-го дня жизни.

Эксперимент с подменой яиц был проведён для 35 гнёзд с полными кладками, из которых успешно вылупилось 80 птенцов (5 – в выводках по 1 птенцу, 24 – в выводках из 2 птенцов и 51 – в выводках из 3 птенцов). Тест «Открытое поле» был запланирован для 58 птенцов из 22 выводках (1 птенец – в выводках из одного птенца, 12 – в выводках из 2 птенцов и 45 – в выводках из 3 птенцов). «Открытое поле» планировали также для 18 птенцов из 7 выводков, для которых подмены яиц не проводилось (6 – в выводках из 2 птенцов и 12 – в выводках из 3 птенцов). До третьего теста дожили 30 птенцов из выводках с подменёнными яйцами (14 – одиноких и 16 – в выводках из 2 птенцов) и 12 – из выводков без подмены яиц (1 – одинокий в своём выводке, 8 – в выводках из 2 птенцов и 3 – в полном

выводке). Видеозаписи «Открытого поля» для птенцов, не доживших до 15 дней, были удалены из выборки. Видеозаписи «Открытого поля» 2-4-дневных птенцов, тестирувавшихся промокшими, также были удалены из выборки (10 видеозаписей). 1 видеозапись тестирования 7-9-дневного птенца и 2 видеозаписи тестирования 13-15-дневных птенцов оказались испорченными. Таким образом, в выборке осталось 32 первых тестирования, 41 второе и 40 третьих.

Озёрная чайка, 2012 г.

Картировано и огорожено 135 гнёзд. Во всех гнёздах измерены яйца, определены сроки выклева, окольцованы и измерены в первый день жизни все успешно вылупившиеся птенцы. Выживаемость птенцов отслежена до 15 дня жизни для всей огороженной части колонии. Морфологические параметры 104 птенцов из 52 выводков регулярно измерялись до 15-го дня жизни.

Тест «Открытое поле» был запланирован для 55 выводков, среди которых был 49 выводков из полных кладок (47 – по 3 яйца и 2 – по 4) и 6 выводков из неполных кладок (2 яйца). К моменту съёмки первого эксперимента в этих выводках оставалось суммарно 122 птенца (10 одиноких, потерявших обоих sibсов, 46 – оставшихся с одним sibсом, 66 – с двумя sibсами). В третьем эксперименте участвовало 106 птенцов: 16 птенцов погибли. Птенцов, погибших в возрасте менее 15 дней, исключили из выборки. Из-за неисправностей оборудования (недостаточная освещённость арены, ошибка кодировки файлов видеозаписей), проявившихся во второй половине периода проведения теста «Открытое поле», пришлось исключить из выборки 36 видеозаписей третьего эксперимента и 14 видеозаписей второго эксперимента. Однако, это не повлияло на характеристику выборки: исходное распределение дат выклева птенцов не изменилось (Критерий Колмогорова-Смирнова: $N=106$, $N=70$, $p>0,1$). Также из выборки исключили 5 птенцов в возрасте 2-4 дня, которые попали в «Открытое поле» промокшими.

Видеозаписи поведения птиц в естественной среде были сделаны для 33 7-9 дневных птенцов из 12 выводков (10 полных выводков из трёх птенцов, 1 выводок из двух птенцов из неполной кладки и 1 птенец, у которого погибли оба sibса). В возрасте 13-15 дней снимали тех же 33 птенцов из 12 выводков, и, кроме них, в выборку включили ещё для 6 птенцов из двух полных выводков.

В результате, мы имели видеозаписи поведения в естественной среде в возрасте 7-9 дней для 27 птенцов из 12 выводков, для которых были успешно проведены все 3 теста «Открытое поле». В возрасте 13-15 дней количество таких птенцов увеличилось до 32 птенцов из 14 выводков.

Озёрная чайка, 2013 г.

Картировано и огорожено 170 гнёзд. Во всех гнёздах были измерены яйца, определены сроки выклева, окольцованы и измерены в первый день жизни все успешно вылупившиеся птенцы. Выживаемость птенцов отслежена до 21 дня жизни для всей огороженной части колонии. Морфологические параметры 140 птенцов из 80 выводков регулярно измерялись до 21-го дня жизни.

Тест «Закрытое поле» был запланирован для 34 выводков, среди которых был 31 выводок из полных кладок (29 – по 3 яйца и 2 – по 4) и 3 выводка из неполных кладок (2 яйца). К моменту съёмки первого эксперимента в этих выводках оставалось суммарно 84 птенца (2 одиноких, потерявших обоих sibсов, 30 – оставшихся с одним sibсом, 48 – с двумя sibсами и 4 – с тремя родными sibсами). В третьем эксперименте участвовало 75 птенцов: 4 птенца к этому моменту погибли, и ещё 5 – потеряны в результате повреждения загоронок, окружавших их гнёзда.

Съёмка поведения в естественной среде проводилась для 58 гнёзд, среди которых были 4 гнезда с неполными кладками и 3 гнезда с кладками из 4 яиц. Были обработаны все видеозаписи теста «Закрытое поле» и соответствующие им видеозаписи поведения выводков и их родителей в естественной среде. 13 птенцов из 84, снимавшихся в первом тесте

«Закрытое поле», в возрасте 7-9 дней были обнаружены живущими на чужих гнёздах, в приёмных выводках. Мы дополнительно обработали видеозаписи поведения этих птенцов с их приёмными сибсами и родителями в естественной среде. 2 из 13 птенцов не обнаружили на первой съёмке поведения в естественной среде. Их место жительства удалось определить позже, но данные о поведении их приёмных родителей для возраста 7-9 дней отсутствуют.

Чёрная крачка

Колонию чёрной крачки, насчитывающую 73 гнезда, картировали целиком. Были огорожены 62 гнезда (все, кроме 11 краевых гнёзд, наиболее удалённых от ближайших соседей). Во всех без исключения гнёздах были измерены яйца и определены даты вылупления птенцов. Все птенцы окольцованы и измерены в первый день жизни. Выживаемость птенцов отслежена для всей огороженной части колонии. Морфологические параметры 62 птенцов из 37 выводков регулярно измерялись до 21-го дня жизни.

Первичный тест «Открытое поле» (возраст птенцов 7-8 дней) был запланирован для 26 выводков: 24 из полных кладок (3 яйца) и 2 из неполных (2 яйца). До дня проведения теста в полном составе дожил 1 выводок с тремя птенцами и 2 выводка с двумя птенцами (неполные кладки). В 13 выводках из полных кладок выжило по 2 птенца, и в 10 – по одному. Одна из видеозаписей теста (птенец из неполной кладки) по техническим причинам оказалась испорченной. Таким образом, первый тест был успешно проведён для 43 птенцов.

В результате естественной смертности, количество птенцов, доживших до второго теста «Открытое поле», сократилось до 28. Среди них были 10 выводков с двумя выжившими птенцами (один из них – из неполной кладки) и 8 выводков с одним выжившим.

Изначальный план предполагал 20-минутные видеосъёмки поведения птенцов каждого выводка в день, когда старшему птенцу исполнялось 8 дней.

Мы недооценили активность перемещений птенцов между гнёздами (подробнее в главе 3). В результате, наблюдатель придерживался намеченного плана только в случае, если весь выводок целиком находился на одном из гнёзд огороженной группы (так вели себя 77,4% (24 из 31) выводков). В случаях, когда выводок был рассредоточен по разным гнёздам, или просто не обнаруживался в течение первых минут наблюдения, снимали наиболее многочисленную группу птенцов. По истечении 20 минут, по возможности непрерывно, переходили к видеосъёмке следующего по плану выводка. В результате, видеозаписи поведения в естественной среде не были произведены для 11 птенцов из 43, первично протестированных в «Открытом поле». Вместо этого, было снято поведение 15 непротестированных птенцов, входивших в состав 9 выводков: 4 выводка из полных кладок по 2 птенца, 1 выводок из неполной кладки с двумя птенцами, два выживших птенца из кладки с 5 яйцами, и два последних выживших птенца из двух выводков полных кладок. Также мы успели сделать видеозаписи поведения 8 птенцов из выборки, изначально предназначенной для эксперимента «Открытое поле», до того, как они погибли (в возрасте менее 8 дней).

Объёмы выборок для оценки связей между поведением птенцов в естественной среде и поведением в «Открытом поле» представлены в таблице 1.

Таблица 1. Объём выборок поведенческих параметров для птенцов чёрной крачки.

оцененные параметры поведения в естественной среде	всего птенцов (выводков)	птенцов (выводков), протестированных в «Открытом поле»	
		1 тест	2 тест
кол-во посещаемых чужих гнёзд и совместно выпрашивающих птенцов	55 (31)	32 (22)	19 (15)
успешность выпрашивания	24 (16)	17 (10)	10 (7)
клептопаразитизм	43 (34)	27 (20)	18 (14)
агрессивность	20 (18)	13 (11)	8 (7)

В двух правых столбцах таблицы представлены количества птенцов, для которых были оценены параметры поведения в естественной среде и проведён тест «Открытое поле».

Объёмы выборок, полученных для каждой исследованной колонии, представлены в таблице 2.

Таблица 2. Общие сведения о материале

вид	год	количество картирован- ных гнёзд	количество измеренных птенцов (выводков)	количество протестирован- ных в «ОП» или «ЗП» птенцов (выводков)	количество видеосъёмок птенцов (выводков) в естественной среде
озёрная чайка	2011	118	75 (41)	32 (27)	0(0)
	2012	135	104 (52)	70 (47)	32(14)
	2013	170	140 (80)	75 (34)	75(44)
чёрная крачка	2014	73	62 (37)	28 (18)	55(32)
итого:		496	381 (210)	205 (126)	162 (90)

ГЛАВА 3. КОМПЛЕКС ИНДИВИДУАЛЬНЫХ ПОВЕДЕНЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК ПТЕНЦОВ ОЗЁРНОЙ ЧАЙКИ И ЧЁРНОЙ КРАЧКИ

3.1 Выбор параметров для оценки реакции на стрессирующую ситуацию

3.1.1. Тест «Открытое поле»

Тест «Открытое поле» был разработан для оценки эмоциональной реактивности крыс и мышей (Зорина и др, 2002; Hall, 1934). В настоящее время область применения теста включает в себя оценку исследовательской активности и неophobia, не только у грызунов, но и у некоторых видов птиц. У куриных реакция страха и торможение исследовательского поведения характеризуется подавлением вокализации и двигательной активности (Ginsburg et al, 1974; Jones et al, 1992). В качестве параметров для оценки уровня неophobia птиц используются латентные периоды ходьбы и вокализаций, количество прыжков и дефекаций, а в качестве параметров исследовательской активности – количество перемещений из клетки в клетку, общая продолжительность ходьбы, количество обойденных клеток и количество вокализаций (Faure et al, 1983; Okuliarová et al, 2007), а также количество актов визуальной ориентации (поворотов головы, Archer, 1973). Для оценки поведенческих реакций на стрессирующие ситуации допустимо применение тех же тестов, что и для оценки неophobia, в том числе и теста «Открытое поле» (Будаев и др, 2015).

Ранее «Открытое поле» никогда не применялось для изучения поведенческих реакций чайковых птиц. В данной главе мы приводим сравнение поведения чаек и крачек в «Открытом поле», а также оценку вариабельности некоторых поведенческих параметров, с целью выбрать наиболее подходящие из них в качестве маркеров поведенческого типа.

У птенцов озёрной чайки, в 2011 году, в возрасте 2-4 дня распределения логарифмированной задержки локомоторной активности и количества перемещений из фрагмента в фрагмент отличались от нормального (критерий

Лиллиефорса, $N=32$, $p<0,01$). Распределение задержки локомоторной активности было смещено вправо, поскольку 28,1% (9 из 32) птенцов не перемещались во время эксперимента. Распределение количества перемещений было смещено влево, поскольку 68,75% (22 из 32) птенцов не прошли достаточного расстояния, чтобы пересечь ближайшую границу фрагмента. В повторных тестах задержка локомоторной активности достоверно уменьшилась по сравнению с первичным значением (критерий Вилкоксона, 2й тест: $N=31$, $p=0,000$; 3й тест: $N=30$, $p=0,001$), а количество переходов – увеличилось (критерий Вилкоксона, 2й тест: $N=31$, $p=0,002$; 3й тест: $N=30$, $p=0,023$), что можно объяснить снижением неophobia. В возрасте 7-9 и 13-15 дней, время начала локомоторной активности имело логнормальные распределения (критерий Лиллиефорса, 7-9 дней, $N=41$, $p>0,20$; 13-15 дней, $N=40$, $p>0,20$). Распределения количеств переходов из фрагмента в фрагмент по-прежнему были смещены влево (критерий Лиллиефорса, 7-9 дней, $N=41$, $p<0,01$; 13-15 дней, $N=40$, $p<0,01$).

Значительная часть птенцов не совершила ни одного перехода: 29,27% (12 из 41) 7-9-дневных и 35,00% (14 из 40) 13-15 дневных птенцов. Ещё 36,58% (15 из 41) 7-9-дневных и 35,00% (14 из 40) 13-15-дневных птенцов совершили от 1 до 10 переходов. Количества перемещений оставшихся птенцов (7-9 дней: 34,15% (14 из 41); 13-15 дней: 30,00% (12 из 40)) варьировали от 11 до 135 (рис. 4).

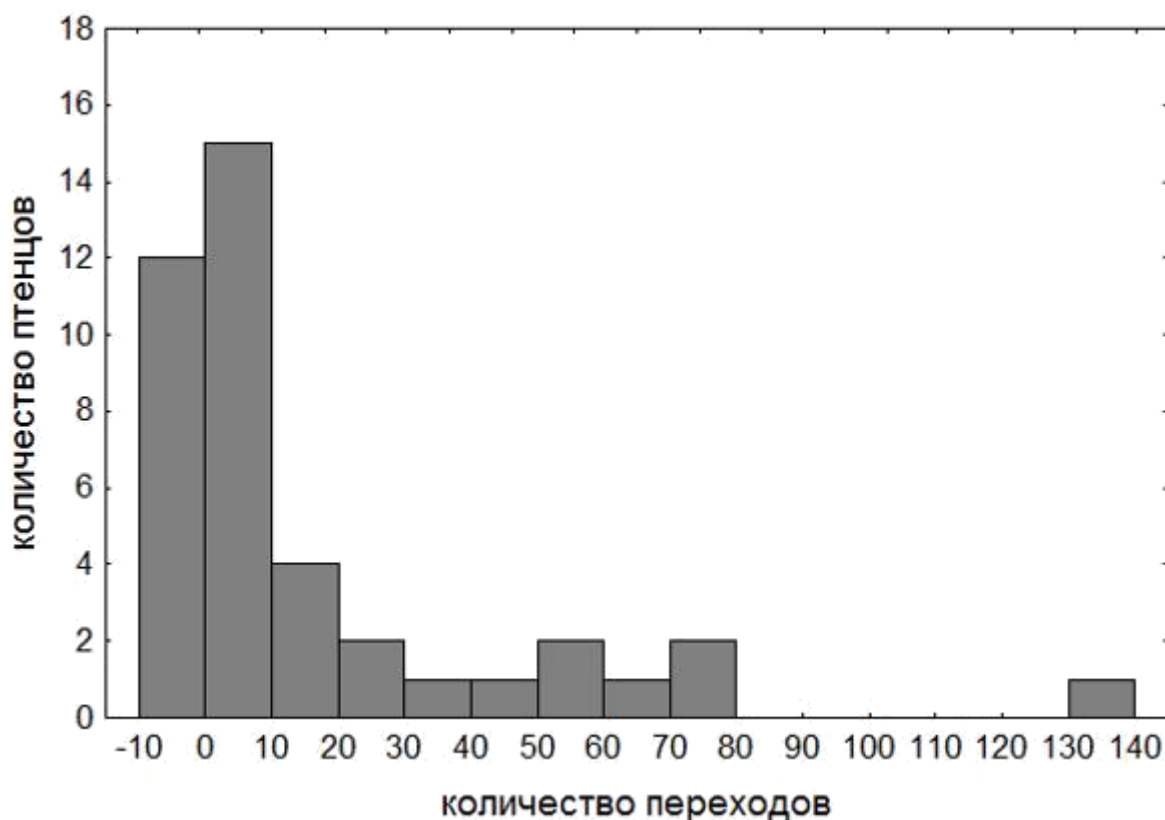


Рисунок 4. Распределение количеств переходов 7-9-дневных птенцов озёрной чайки из фрагмента в фрагмент в тесте «Открытое поле» в 2011 г.

В каждом из тестов задержка локомоторной активности была отрицательно связана с количеством перемещений из фрагмента в фрагмент (корреляции Спирмена: 2-4 дня: $R_s = -0,495$, $p = 0,004$; 7-9 дней: $R_s = -0,653$, $p = 0,000$; 13-15 дней: $R_s = -0,397$, $p = 0,011$).

Таким образом, задержка локомоторной активности была более вариабельным параметром, чем сама локомоторная активность, и была признана лучшим параметром теста «Открытое поле», отражающим реакцию птенцов озёрной чайки на стрессирующую ситуацию.

В 2012 г. задержка локомоторной активности птенцов озёрной чайки в тесте «Открытое поле» не уменьшалась в повторных тестах (критерий Вилкоксона, тесты 1 и 2: $N = 87$, $p = 0,494$; тесты 1 и 3: $N = 65$, $p = 0,619$) и была существенно больше, чем в 2011 г. в возрасте 7-9 и 13-15 дней (рис. 5).

Распределение логарифмированной задержки локомоторной активности в каждом тесте отличалось от нормального (критерий Лиллиефорса, $p < 0,01$) и было смещено вправо, поскольку 28,7% (25 из 87), 29,3% (27 из 92) и 30,0%

(21 из 70) птенцов соответственно не перемещались во время экспериментов, что делало невозможным достаточно точно оценить реакцию таких птенцов на стрессирующую ситуацию.

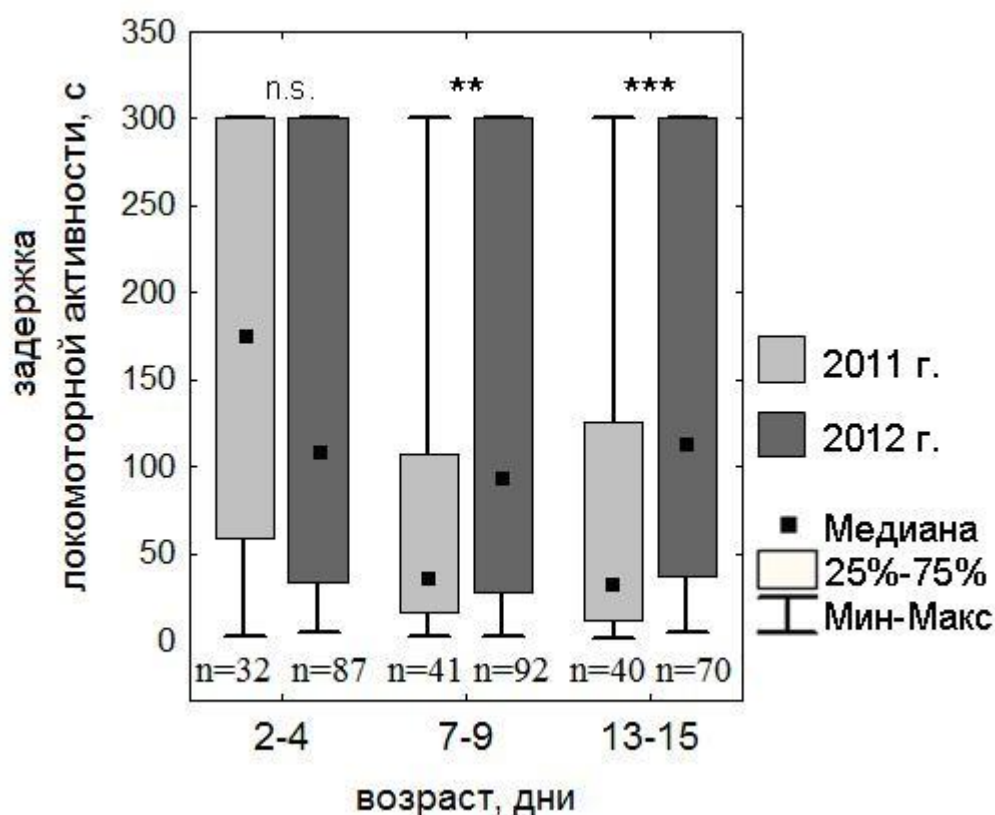


Рисунок 5. Годовые различия активности птенцов озёрной чайки в тесте ОП. ** - $p < 0,01$, *** - $p < 0,001$, критерий Манна-Уитни.

Мы посчитали, что повышенная активность птенцов озёрной чайки в «Отрытом поле» в 2011 году – это скорее исключение, чем норма для этого вида. Птенцы из колонии, исследованной этот год, значительно отставали в росте (глава 4.3) и, следовательно, хуже питались. Стресс (Spencer, Verhulst, 2007), в том числе пищевой (Carere et al., 2005), может способствовать развитию активного поведенческого типа. Маловероятно, что на развитие активной реакции на стрессирующую ситуацию мог повлиять эксперимент с перекрёстным воспитанием. Птенцы, жившие у приёмных родителей не показали достоверных отличий с контрольными по задержке локомоторной активности ни в одном из тестов (U-тест, 2-4 дня, перекрёстное воспитание: 116,5 [51,8; 276,3] с (N=24), контроль: 300 [149,5; 300,0] с (N=8), $p=0,065$; 7-9 дней, перекрёстное воспитание: 76,8 [13,0; 67,5] с (N=29), контроль: 117,0

[21,3; 212,3] с (N=12), $p=0,223$; 13-15 дней, перекрёстное воспитание: 91,7 [11,3; 146,0] с (N=29) контроль: 47,0 [11,5; 46,8] с (N=12), $p=0,417$).

Таким образом, низкий уровень активности в «Открытом поле», проявленный птенцами озёрной чайки в 2012 году был, вероятнее всего, типичным для этого вида.

Активность поведения животных в «Открытом поле» может быть существенно снижена из-за страха перед средой, не только новой, но и непохожей по своим характеристикам на родную. Так, например, Генаро и Шмидек (2000) сравнивали эффективность трёх тестов для оценки исследовательской активности крыс: обычное «Открытое поле», «Открытое поле с убежищем» и «сложная среда с убежищем». По сравнению со «сложной средой» и «Открытым полем с убежищем», обычное «Открытое поле», очевидно, было особенно неприятным для животных тестом, потому что вызывало более сильную эмоциональную реакцию (повышенное количество дефекаций); время выхода из убежища было значительно больше для «Открытого поля с убежищем», чем для «сложной среды с убежищем»; а двигательная активность в тесте со сложной средой была выше, чем в обоих тестах с «Открытым полем». Результаты этой работы наглядно демонстрируют, как важно учитывать параметры родной среды обитания животного при выборе или при разработке лабораторных испытаний (Genaro, Schmidek, 2000).

В связи с этим мы разработали вместо «Открытого поля» новый тест, «Закрытое поле», с условиями, приближенными к естественным для птенцов озёрной чайки.

Птенцы крачек вели себя ещё более пассивно, чем птенцы чаек в 2012г.: (U-тест, 7-9 (7-8) дней: 2012 – 93 [28; 300] (N=92), 2014 – 300 [291; 300] (N=28), $p=0,000$; 13-15 дней: 2012 – 113 [37; 300] (N=70), 2014 – 300 [300; 300] (N=28), $p=0,000$). Поэтому, в качестве параметров реакции на стрессирующую ситуацию для крачек использовали количество и задержку визуальных ориентаций. Количество визуальных ориентаций птенцов крачек

в возрасте 7-8 дней имело распределение, не отличающееся от нормального (критерий Колмогорова-Смирнова, $p > 0,20$) и было достаточно вариабельным в возрасте 14-15 дней (рис. 5)

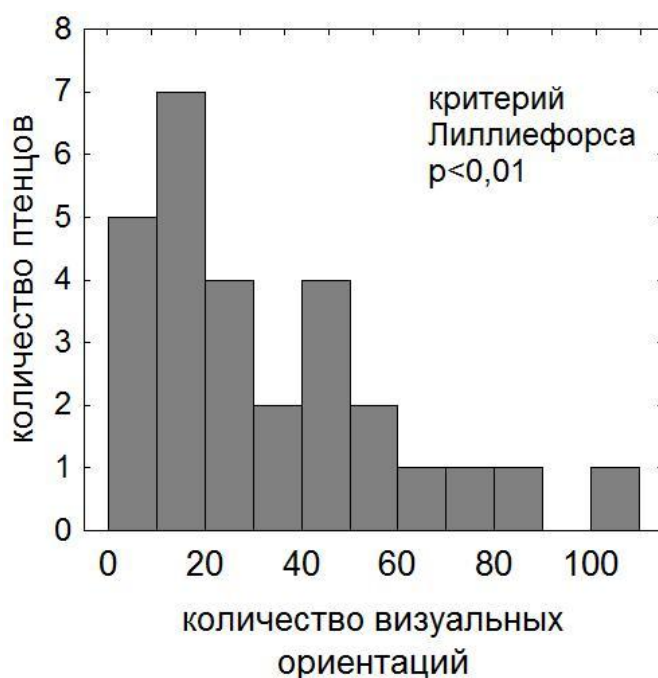


Рисунок 5. Распределение количества визуальных ориентаций 13-15-дневных птенцов крачек в «Открытом Поле»

И в 2011, в и 2012 гг. задержка локомоторной активности 7-9-дневных птенцов во втором тесте «Открытое поле» оказалась связанной с погодными условиями: температурой воздуха и атмосферным давлением (таблица 3).

Характер обнаруженных связей различался: в 2011 году птенцы были более активны при низком давлении и высокой температуре воздуха, а в 2012 году наоборот – при высоком давлении и низкой температуре. Атмосферное давление, при котором тестировались 7-9-дневные птенцы в 2012 году, было существенно выше, чем в 2011 (U-тест, 1005,3 [1003,8; 1009,1] ГПа (N=42), 1014,6 [1012,5; 1022,7] ГПа (N=42)), а температура не различалась (U-тест, 22,4 [15,6; 27,3] °C (N=42), 23,0 [17,1; 28,5] °C (N=42)). Температура отрицательно коррелировала с атмосферным давлением в оба периода (2011: N=42, $R_s = -0,779$, $p = 0,000$; 2012: N=92, $R_s = -0,678$, $p = 0,000$).

Вероятно, истинной причиной обнаруженных корреляций поведения птенцов с температурой были зависимости активности птенцов от

атмосферного давления, характер которых действительно мог меняться в зависимости от абсолютной величины этого погодного параметра.

параметр	возраст птенцов (дни) и год исследования					
	2-4		7-9		13-15	
	2011	2012	2011	2012	2011	2012
дата эксперимента	-0,279	-0,117	-0,248	0,402***	-0,027	-0,001
температура воздуха	-0,220	-0,101	-0,382*	0,339***	-0,009	0,021
атм. давление	0,183	0,119	0,327*	-0,380***	0,194	0,024

Таблица 3. Зависимость задержки перемещений в «Открытом поле» от погодных условий. В ячейках представлены коэффициенты корреляции Спирмена, R_s . * $p < 0,05$; *** $p < 0,001$.

В 2012 году дата тестирования была отрицательно связана с атмосферным давлением ($N=92$, $R_s=-0,579$, $p=0,000$), а в 2011 – подобной связи обнаружено не было ($N=42$, $R_s=-0,221$, $p=0,160$). Вероятно, связь задержки локомоторной активности с датой эксперимента, проявившаяся лишь один раз, для второго тестирования, в 2012 году, была следствием зависимости поведения птенцов от атмосферного давления, а не от даты выклева.

Анализируя связи между поведением 7-9-дневных птенцов в «Открытом поле» и другими биологическими параметрами, мы учитывали описанные здесь зависимости активности птенцов от погодных условий.

3.1.2. Тест «Закрытое поле»

Попадая в «Закрытое поле», птенцы некоторое время плавали вдоль стенок, в попытках выбраться из установки, особое внимания уделяя углам и технологическим отверстиям в них. Пребывание в углах установки явно свидетельствовало об активном преодолении стрессующей ситуации, но распределение времени пребывания в углах было сильно смещено вправо: в первом тесте 52,0 % (39 из 75) птенцов не посещали углы совсем, во втором

количество таких птенцов составило 36,0 % (27 из 75), а в третьем – 38,7 % (29 из 75). Однако, птенцы, не посещавшие углы, тоже некоторое время искали выход из установки, плавая вдоль загоронок и между островов перед тем, как выбраться на сушу.

Время выхода на сушу было положительно связано с временем, проведённым в углах и вообще в воде во всех трёх тестах (таблица 4), поскольку, выбравшись на сушу однажды, птенцы уже не покидали её, по крайней мере надолго. Кроме того, время выхода на сушу было положительно связано со временем локомоторной активности (таблица 4): на суше птенцы мало перемещались, в основном занимаясь чисткой оперения и, в последних двух тестах, фуражировкой.

Таблица 4. Связь времени выхода на сушу с другими параметрами поведения в «Закрытом поле»

параметр поведения в "Закрытом поле"	возраст проведения теста, дни		
	7-9	13-15	19-21
время в воде	0,452***	0,366**	0,448***
время в углах	0,409***	0,559***	0,593***
время локомоторной активности	0,463***	0,591***	0,581***
время фуражировки	-0,085	-0,214 '	-0,195 '
задержка посещения кормушек	0,176	0,523***	0,332*
задержка чистки оперения	0,351**	0,415***	0,195 '

Представлены коэффициенты корреляции Спирмена, R_s . * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$; ' $p < 0,1$ (уровень тенденции).

Распределение времени выхода на сушу в «Закрытом поле» в первых двух тестах было логнормальным (в обоих тестах критерий Лиллиефорса,

$N=75$, $p>0,20$). Распределение логарифмированного времени выхода на остров в последнем тесте «Закрытое поле» представляло смесь двух гауссиан (рис. 6), что позволило разделить всех птенцов на 30 «активных» и 45 «пассивных» с помощью ЕМ-алгоритма (метода, применяемого для разделения смесей вероятностных распределений: Королёв, 2007).

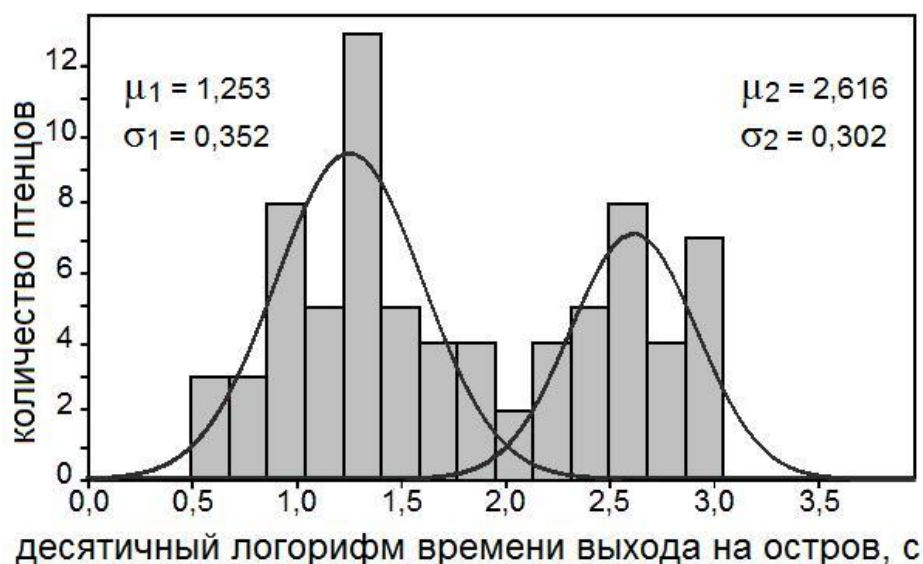


Рисунок 6. Распределение десятичного логарифма времени выхода на остров в тесте «Закрытое поле» у птенцов озёрной чайки в возрасте 19-21 день, 2013 г.

Птенцы озёрной чайки в 2013г. по-разному реагировали на кормушки в «Закрытом поле» в зависимости от номера эксперимента. В первом тесте лишь 32,0% (24 из 75) птенцов посетили хотя бы одну кормушку, во втором количество птенцов, посещавших кормушки оставляло уже 56,0% (42 из 75), в третьем – 58,7% (44 из 75). Наблюдаемые доли птенцов, посещавших кормушки в каждом тесте, отличались от ожидаемых, рассчитанных на основе предположения о независимости посещаемости кормушек от номера теста ($\chi^2_2=12,95$; $p=0,002$): в первом тесте кормушки посетила меньшая доля птенцов. Причина вряд ли была и в возрасте птенцов: 80% (60 из 75) птенцов уже в первом тесте собирали на островах мелких беспозвоночных, находившихся вне кормушек. При этом, от теста к тесту птенцы всё большее время проводили в воде (критерий Вилкоксона с поправкой Бонферрони: 1-й и 2-й тесты: $N=75$, $p=0,000$; 2-й и 3-й тесты: $N=75$, $p=0,000$), т.е. повышение

посещаемости кормушек не могло быть связано и с временем, проводимом птенцами на островах. В первом тесте время посещения первой кормушки не было связано со временем выхода на сушу ($N=24$, $R_s=-0,042$, $p=0,845$), но во втором и третьем тестах было связано положительно: (2-й тест: $N=42$, $R_s=0,523$, $p=0,000$; 3-й тест: $N=44$, $R_s=0,332$, $p=0,028$). Во втором и третьем тестах интервал между временем выхода на сушу и первым посещением кормушки, для птенцов, не посещавших кормушек в предыдущих тестах, достоверно не различался (U-тест: 2-й тест: 181,4 [24,3; 368,7] ($N=31$); 3-й тест: 76,6 [19,1; 195,3] ($N=11$), $p=0,310$), и в целом был существенно меньше, чем в первом тесте (U-тест: 1-й тест: 292,9 [161,6; 552,1] ($N=24$); 2-й или 3-й тест: 111,3 [24,3; 330,5] ($N=42$), $p=0,009$). Наблюдаемые результаты свидетельствуют о том, что пребывая на островах в первом тесте, птенцы значительное время уделяли исследованию новой среды, а во втором и третьем тестах занимались фуражировкой, используя опыт предыдущих посещений «Закрытого поля».

Время выхода на сушу мы использовали как параметр реакции птенцов на стрессирующую ситуацию во втором и третьем тестах. В первом тесте выход на сушу можно было рассматривать не только как завершение попыток выбраться из установки, но и как проявление исследовательского поведения. Поэтому в первом тесте мы судили об активности реакции птенца на стрессирующую ситуацию только по времени пребывания в углах.

3.2 Временная устойчивость реакции на стрессирующую ситуацию

На первом этапе анализа комплекса индивидуальных поведенческих характеристик птенцов мы оценили устойчивость характеристики, измеренной с наибольшим разрешением: реакции на стрессирующую ситуацию. Характеристику считали устойчивой на временном промежутке, если её параметры, измеренные в начале и в конце промежутка, положительно коррелировали между собой (Будаев и др., 2015).

Для птенцов озёрной чайки, протестированных в 2011 г. в «Открытом поле», задержка локомоторной активности была устойчивой в периоды 3-9 и 9-15 дней. В 2013 году реакция птенцов озёрной чайки на стрессирующую ситуацию, оцениваемая по времени выхода на остров в тесте «Закрытое Поле», была устойчивой в возрасте птенцов 15-21 день (таблица 5). При этом, время пребывания птенцов в углах установки проявило устойчивость как на временном промежутке 9-15 дней, так и в возрасте 15-21 день. Для чёрных крачек задержка визуальных ориентаций и их количество также показали устойчивость на единственном исследованном временном промежутке 9-15 дней (таблица 5).

В 2012 году для задержки локомоторной активности в тесте «Открытое поле» не было обнаружено устойчивости на рассмотренных временных промежутках (таблица 5). Одно из вероятных объяснений этого – низкое разрешение метода «Открытое поле» в ситуациях малой активности птенцов. Возможно также, что наблюдаемое отсутствие устойчивости – следствие сильного влияния погодных условий на поведение птенцов во втором тесте (глава 3.1.1). С другой стороны, контекстная и временная устойчивость поведенческого типа может быть нарушена вследствие перенесённого в раннем возрасте сильного стрессового воздействия (серая крыса: Grasseva et al., 2011) или недостаточно сбалансированного питания (зебровая амадина: Noguera et al., 2015). Мы предполагаем, что таким стрессовым воздействием могли быть постоянные территориальные ссоры между родителями птенцов: в 2012 г. в исследованной нами части колонии наблюдалась повышенная, по сравнению с 2011 и 2013 годами, гнездовая плотность и дефицит мест для постройки гнёзд. Известно, что у колониальных птиц повышенная плотность гнездования может сопровождаться частыми конфликтами между гнездящимися птицами (Панов, 1983; Ros, 1999), а относительно низкий в период насиживания уровень агрессивности повышается после выклева птенцов (Харитонов, 1981).

Таблица 5. Параметры поведения птенцов в тестах «Открытое Поле» и «Закрытое Поле», выбранные в качестве маркеров персоналий, и их временная устойчивость.

вид	тест	Параметр	год	период устойчивости, дни жизни		
				3-9	9-15	15-21
озёрная чайка	ОП	задержка локомоторной активности, с	2011	0,366 * (n=31)	0,461 ** (n=39)	-
	ОП	задержка локомоторной активности, с	2012	0,068 (n=87)	-0,017 (n=70)	-
	ЗП	время выхода на остров, с	2013	-	-	0,299 ** (n=76)
	ЗП	время в углах, с	2013	-	0,309** (n=75)	0,481*** (n=75)
чёрная крачка	ОП	задержка визуальной ориентации, с	2014	-	0,382* (n=28)	-
	ОП	количество визуальных ориентаций, с	2014	-	0,693*** (n=28)	-

Показана достоверность связей между значениями параметров, измеренных в начале и в конце указанного периода: корреляции Спирмена, * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,01$.

В 2013 г. реакция птенцов озёрной чайки на прилёт родителей оставалась устойчивой (воспроизводилась от наблюдения к наблюдению) в возрасте 7-21 день: из 33 птенцов, кормления которых были зафиксированы во всех возрастах, 16 демонстрировали одну и ту же реакцию на прилёт родителя (10 – выжидание, 6 – подбегание) вне зависимости от возраста, тогда как воспроизводимость одинаковой реакции в трёх наблюдениях, ожидаемая при случайном её выборе, составляет всего 7 из 33 (таблица 3, критерий χ^2 с поправкой Йейтса: $df=1$, $p=0,0014$).

Таблица 6. Временная устойчивость реакции птенцов озёрной чайки на родителя в 2013г.

реакция на родителя в возрасте 7-9, 13-15 и 19-21 дней		число птенцов			
		ожидаемое		наблюдаемое	
устойчивая	В В В	5	7	10	16
	П П П	2		6	
неустойчивая	В В П	9	25	8	16
	В П В	4		2	
	В П П	6		5	
	П В В	2		0	
	П В П	3		1	
	П П В	1		0	

В - выжидание; П - подбегание; В П П - выжидание в возрасте 7-9 дней и подбегание в возрасте 13-15 и 19-21 день.

В 2012 г. реакция птенцов озёрной чайки на прилёт родителя была более активной, чем в 2013 г.: птенцы чаще подбегали к родителю и в возрасте 7-9, и в возрасте 13-15 дней (рис. 7). При этом, устойчивости реакции на прилёт родителей в 2012 г. обнаружено не было: из 14 птенцов, кормления которых были зафиксированы в обоих исследованных возрастах, 7 демонстрировали одну и ту же реакцию на прилёт родителя (2 – выжидание, 5 – подбегание) вне зависимости от возраста, что статистически не отличается от ожидаемой воспроизводимости одинаковой реакции (таблица 7, критерий χ^2 с поправкой Йейтса: df=1, p=1,0000).

В целом, исследованные поведенческие характеристики птенцов были устойчивыми во временных интервалах, не превышающих одной недели у обоих видов. На более продолжительных временных промежутках устойчивости выявлено не было (2011, задержка локомоторной активности: N=30, Rs=0,167, p=0,377; 2013, время в углах «Закрытого поля»: N=75, Rs=0,124, p=0,290).

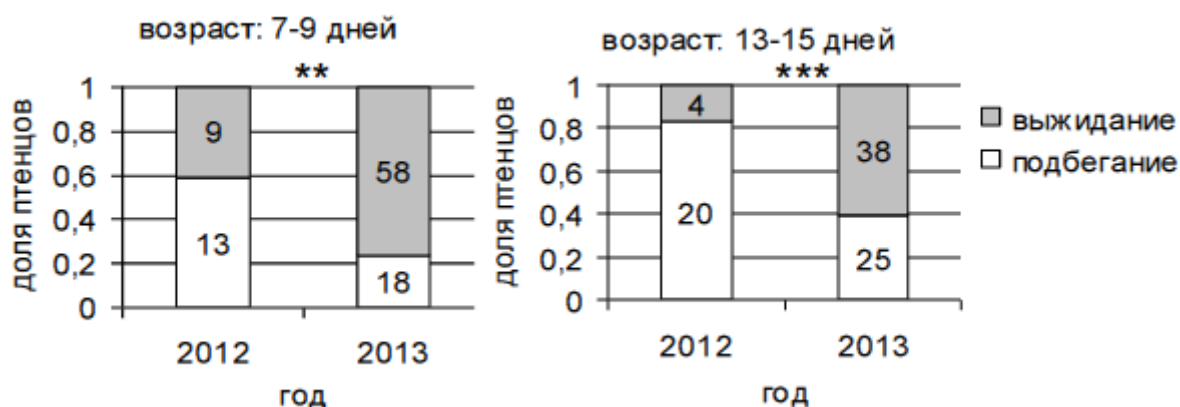


Рисунок 7. Интенсивность выпрашивания корма птенцами озёрной чайки в разные годы. ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$, точный двусторонний критерий Фишера.

Таблица 7. Воспроизводимость реакции птенцов озёрной чайки на родителя в повторных наблюдениях в 2012г.

реакция на родителя в возрасте 7-9 и 13-15 дней		число птенцов			
		ожидаемое		наблюдаемое	
устойчивая	В В	1	8	2	7
	П П	7		5	
неустойчивая	В П	5	6	5	7
	П В	1		2	

В - выжидание; П - подбегание; В П - выжидание в возрасте 7-9 дней и подбегание в возрасте 13-15 дней.

Исследование устойчивости персональных характеристик в онтогенезе ранее проводилось у цыплят домашних кур в возрасте 4-40 недель (Favati et al, 2015). В отличие от птенцов озёрной чайки, в период до обретения независимости от родителей (4-8 недель) цыплята показали устойчивость исследовательского поведения, оцениваемого в модифицированном тесте «Открытое поле» (на арене были расположены разнообразные предметы, мотивирующие цыплят к исследованию). Однако цыплята находились на более поздней стадии развития, чем исследованные нами птенцы чайковых

птиц. Кроме того, цыплята были выращены в стандартных лабораторных условиях, в то время как мы исследовали птенцов из дикой популяции.

Можно заключить, что подверженность исследуемой популяции разнонаправленным средовым и социальным воздействиям, особенно на ранних стадиях развития, может существенно снизить устойчивость поведения в онтогенезе. Действие социальных факторов на развитие поведенческого типа у колониальных чайковых птиц продемонстрировано ниже, в нашей работе.

3.2 Связь реакции на стрессирующую ситуацию с неофобией

В 2012 г. 13-15-дневные птенцы озёрной чайки, вернувшиеся на родное гнездо с установленной на нём кормушкой в течение первых 10 минут, раньше начинали передвигаться по арене «Открытого поля» (были активнее в стрессовой ситуации), чем остальные (рис. 8). Таким образом, у птенцов озёрной чайки активность реакции на стрессирующую ситуацию отрицательно связана с неофобией.

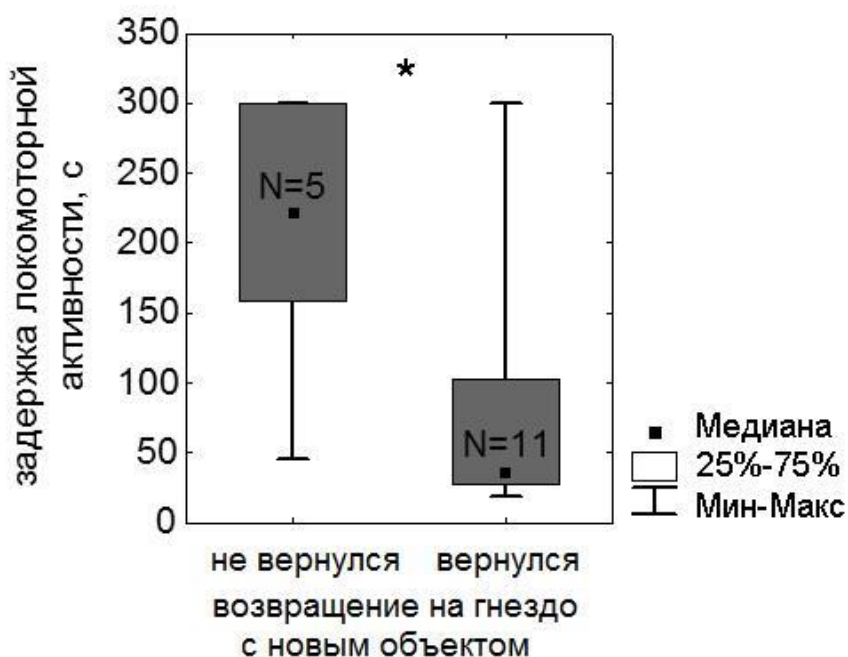


Рисунок 8. Связь реакции на стрессирующую ситуацию с неофобией у птенцов озёрной чайки в 2012г. * $p < 0,05$, критерий Манна-Уитни.

3.3 Связь реакции на стрессирующую ситуацию с исследовательской активностью

В 2013 г. кормушки, размещённые в незнакомой среде (будущем «Закрытом поле»), за 20 минут посетили 30,2 % (26 из 86) 7-9 дневных птенцов озёрной чайки. Из них лишь 23,1% (6 из 26) посетили более одной кормушки. По-видимому, небольшая посещаемость кормушек была связана с ранним возрастом птенцов и отсутствием у большинства из них навыков самостоятельного питания. Время посещения 1й кормушки было отрицательно связано со временем выхода на остров в тесте «Закрытое поле» в возрасте 19-21 день (рис. 9). Можно заключить, что у птенцов озёрной чайки уровень исследовательской активности в новой среде положительно связан с поведенческой активностью в стрессирующей ситуации.

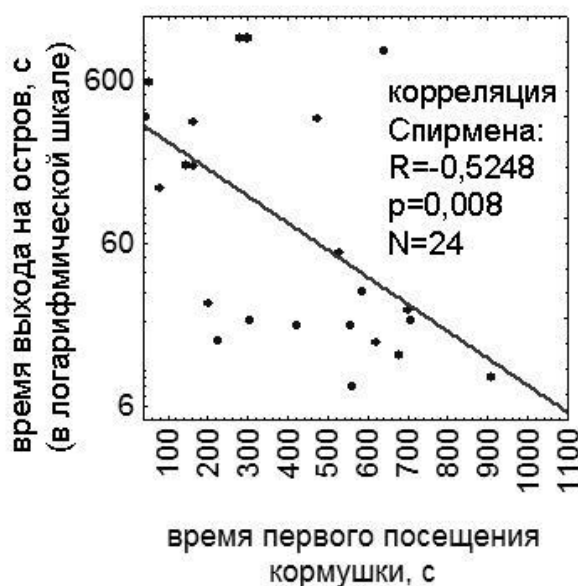


Рисунок 9. Связь реакции на стрессирующую ситуацию с исследовательской активностью у птенцов озёрной чайки в 2013г.

3.4 Связь реакции на стрессирующую ситуацию с агрессивностью

Нарушения гнездовых территорий выводков озёрной чайки в 2012 г. наблюдались в 28,6% (4 из 14) наблюдений для возраста 7-9 дней и в 35,7% (5 из 14) наблюдений для возраста 13-15 дней. В 2013 г. нарушения гнездовых территорий наблюдались реже: в 19,5% (8 из 41) наблюдений для возраста 7-9 дней, в 11,9% (5 из 42) наблюдений для возраста 13-15 дней и в

11,4% (5 из 44) наблюдений для возраста 19-21 день. На уровне тенденции, в 2012 г. нарушения территорий 7-15-дневных птенцов происходили чаще, чем в 2013 г., (точный двусторонний критерий Фишера, $p=0,097$).

Прямые атаки на нарушителя территории в 2012 г. чаще наблюдались со стороны 13-15-дневных птенцов по сравнению с 7-9-дневными, тогда как в 2013 г. роста частоты прямых атак с возрастом не наблюдалось (рис. 10). Частота проявления агрессивной реакции на нарушителей не различалась между годами для 7-9-дневных птенцов (точный двусторонний критерий Фишера, $p=1,000$), но была достоверно выше в 2012 г. для 13-15-дневных птенцов (точный двусторонний критерий Фишера, $p=0,045$).

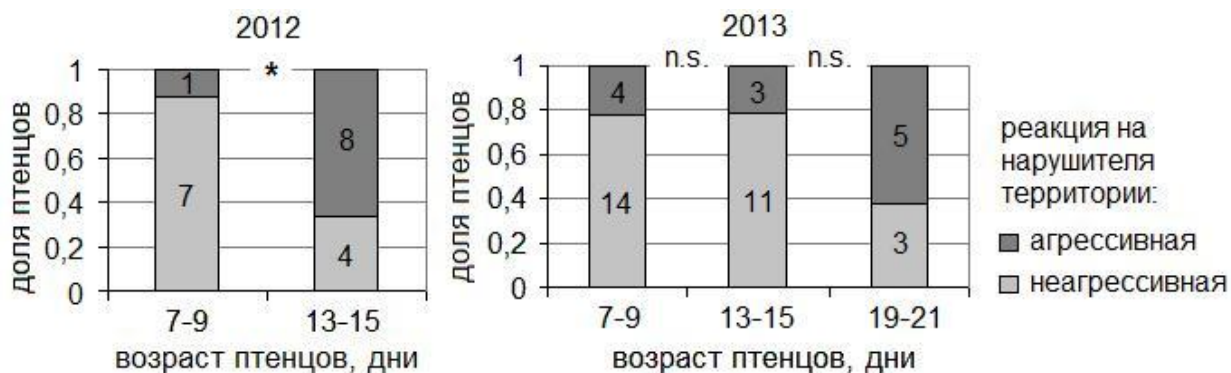


Рисунок 10. Возрастная динамика территориальной агрессивности птенцов озёрной чайки в 2012 и 2013 гг. * $p<0,05$, точный двусторонний критерий Фишера.

Время выхода на остров в возрасте 19-21 день не зависело от возраста проявления агрессивной (критерий Краскела-Уоллиса: $N=11$, $\chi^2_2=0,17$, $p=0,918$) или неагрессивной (критерий Крассела-Уоллиса: $N=18$, $\chi^2_2=0,26$, $p=0,876$) реакции на нарушение территории. Поэтому, мы объединили выборки, посчитав всех птенцов, хотя бы однажды прореагировавших на нарушителя агрессивно, «агрессивными». Птенцы, агрессивно реагировавшие на нарушителей гнездовой территории в возрасте 7-21 день, показали более активную реакцию на стрессирующую ситуацию в возрасте 19-21 день (рис. 11),

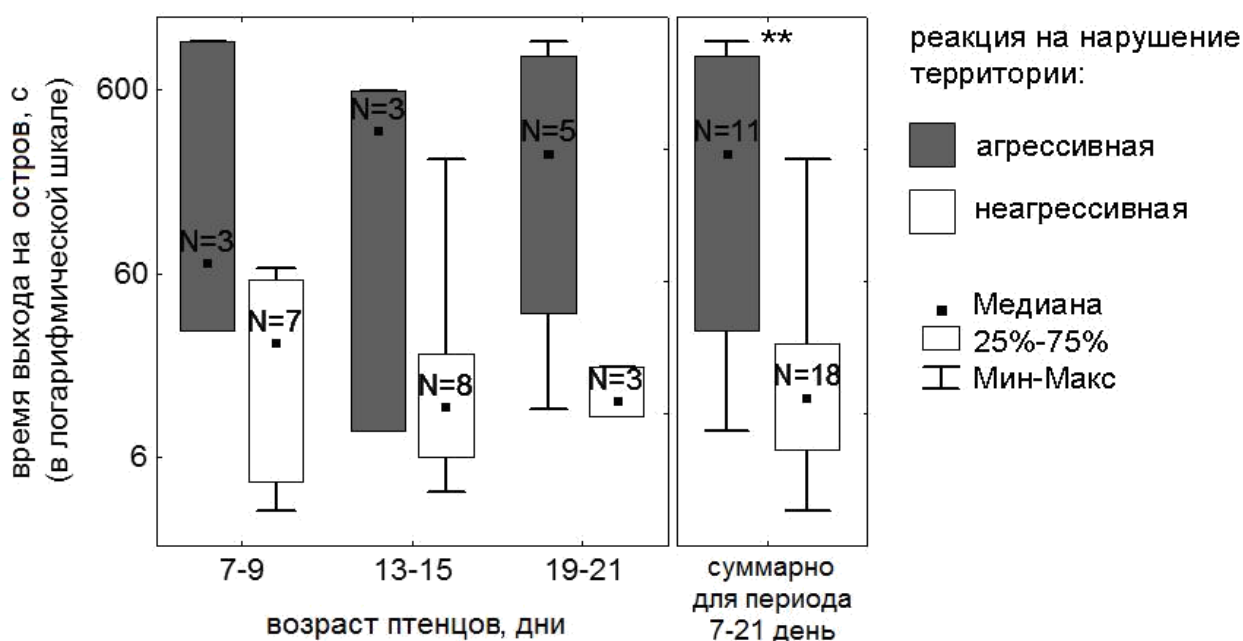


Рисунок 11. Связь агрессивности с реакцией на стрессирующую ситуацию в возрасте 19-21 день в 2013г. ** $p < 0,01$, U-тест.

но не различались по поведению в «Закрытом поле» в более ранних возрастах (U-тест, 7-9 дней, время в углах, агрессивные: 0,0 [0,0; 23,3] с (N=11), неагрессивные: 88,5 [0,0; 397,0] с (N=18), $p=0,239$; 13-15 дней, время выхода на сушу, агрессивные: 56,6 [37,9; 201,0] с (N=18), неагрессивные: 38,0 [22,7; 141,1] с (N=18), $p=0,225$).

В 2012 г. не было обнаружено связи между территориальной агрессивностью птенцов в возрасте 13-15 дней и задержкой локомоторной активности в тесте «Открытое поле» в том же возрасте (агрессивные: 230,25 [127,38; 300] (N=4), неагрессивные: 171 [82,63; 254,25] (N=4), критерий Манна-Уитни: $p=0,554$). Причиной этого мог быть недостаточный размер выборки. Поэтому, в качестве альтернативного параметра для оценки агрессивности птенцов мы использовали суммарную частоту прямых атак на нарушителей территории, сибсов и птенцов из других выводков, встреченных за пределами родного гнезда. Частота прямых атак птенцов озёрной чайки в возрасте 9-15 дней не была связана с задержкой локомоторной активности в тесте «Открытое поле» в возрасте 13-15 дней (корреляция Спирмена, N=24, $R=-0,033$, $p=0,878$), но оказалась связанной с неофобией: птенцы, в возрасте 13-15 дней в течение 10 минут не

вернувшиеся на гнездо с кормушкой значительно реже атаковали других (рис. 12).

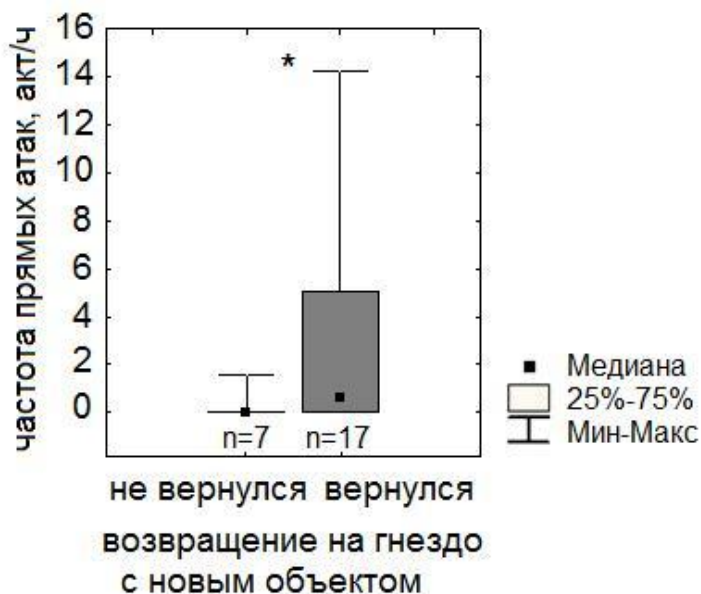


Рисунок 12. Связь агрессивности с неофобией у 13-15-дневных птенцов озёрной чайки в 2012 г.

Наконец, 6-8-дневные птенцы чёрной крачки, первыми атаковавшие других птенцов в возрасте от 3 до 8 дней, позже начинали перемещения и (на уровне тенденции) визуальные ориентации в тесте «Открытое поле» (задержка перемещений, с: 295,0 [122,0; 300,0] (N=7); 64,5 [17,5; 212,0] (N=6); критерий Манна-Уитни, $p=0,031$; задержка ориентаций, с: 17,0 [13,0; 27,0] (N=7), 7,0 [10,0; 56,0] (N=6); критерий Манна-Уитни, $p=0,052$), т.е. агрессивные птенцы в тесте «Открытое поле» вели себя пассивнее.

Хотя для 19-21-дневных птенцов озёрной чайки была обнаружена положительная связь агрессивности с активностью в тесте «Закрытое поле», в возрасте до трёх недель агрессивность чайчат не была связана с реакцией на стрессирующую ситуацию, а у птенцов чёрной крачки эти характеристики демонстрировали отрицательную связь.

Последний результат согласуется с литературными данными: введение тестостерона 2-недельным цыплятам уменьшало количество поворотов головы в тесте «Открытое поле», что автор объясняет воздействием тестостерона на механизм фиксации внимания (Archer, 1973). «Медленный»

способ исследования новой среды, выражающийся в продолжительном осмотре каждого объекта, характерен для пассивных особей (большая синица, Verbeek et al, 1996). У птенцов озёрной чайки частота проявления птенцом агрессивного по отношению к неродственным особям поведения напрямую зависит от концентрации андрогенов в желтке яйца, из которого он появился на свет (Muller et al, 2009). Исследования, проведённые на мышах показали, что уровень плазменного тестостерона у новорожденных мышат агрессивной линии ниже, чем у неагрессивной, несмотря на то, что во взрослом состоянии, уровень тестостерона выше у агрессивных мышей (de Ruiter et al., 1992). У мышей неагрессивной линии (LAL) введение тестостерона в первый день жизни (что, на наш взгляд аналогично кратковременным подъёмам тестостерона при проявлении агрессии у чайковых птиц) приводит к ещё большему снижению агрессивности во взрослом состоянии, а у мышей противоположной линии (SAL) - не влияет на агрессивность (Compaan et al., 1992).

Возможно, подобный процесс происходит и у чайковых птиц в естественной среде: птенцы с повышенным пренатальным уровнем тестостерона раньше других начинают вступать в агрессивные конфликты с неродственными птицами и, в случае если их генетически обусловленный поведенческий тип пассивный, с возрастом становятся ещё пассивнее.

По наблюдениям Эйзинга с соавторами (Eising et al, 2006), эффект материнских андрогенов в виде повышенной агрессивности птенцов продолжает наблюдаться даже через год после выклева, однако эти данные получены при помощи искусственного введения гормонов в яйца, генетически детерминированные персоналии которых не были известны. Возможно, повышенная восприимчивость ЦНС пассивных особей к тестостерону связана не только с пренатальным уровнем этого гормона а также и с другими, пока неизвестными факторами.

Если наше предположение о эскалации пассивности птенцов чайковых птиц вследствие раннего вступления в агрессивные взаимодействия неверно,

то последний результат говорит только о нарушении связи между характеристиками, входящими в состав поведенческого синдрома: агрессивностью и реакцией на стрессирующую ситуацию. Подобный эффект может наблюдаться в результате перекрёстного воспитания (грызуны: Venus, Henkelmann, 1998; Котенкова и др., 2017) или стрессового воздействия (трехиглая колюшка: Bell, Sih, 2007; большая синица: Carere et al, 2005; Groothuis, Carere, 2005). Возможно, наблюдаемые отклонения от «классического» поведенческого синдрома – результат нашего влияния на естественную среду. Однако, онтогенез персоналий изучен ещё недостаточно (Groothuis, Trillmich, 2011). Не исключено, что отрицательная связь между агрессивностью и активностью реакции на стрессирующую ситуацию в раннем возрасте – это, всё же, этап нормального развития поведения колониальных чайковых птиц.

3.5 Связь реакции на стрессирующую ситуацию с поведением выпрашивания

В 2012 г. птенцы озёрной чайки, подбегавшие к родителю в возрасте 7-9, раньше выжидавших проявляли локомоторную активность в «Открытом поле» в возрасте 13-15 дней, т.е. были активнее. Птенцы, подбегавшие к родителю в возрасте 13-15, также проявили локомоторную активность раньше, однако в этом случае связь не была достоверной (рис. 13).

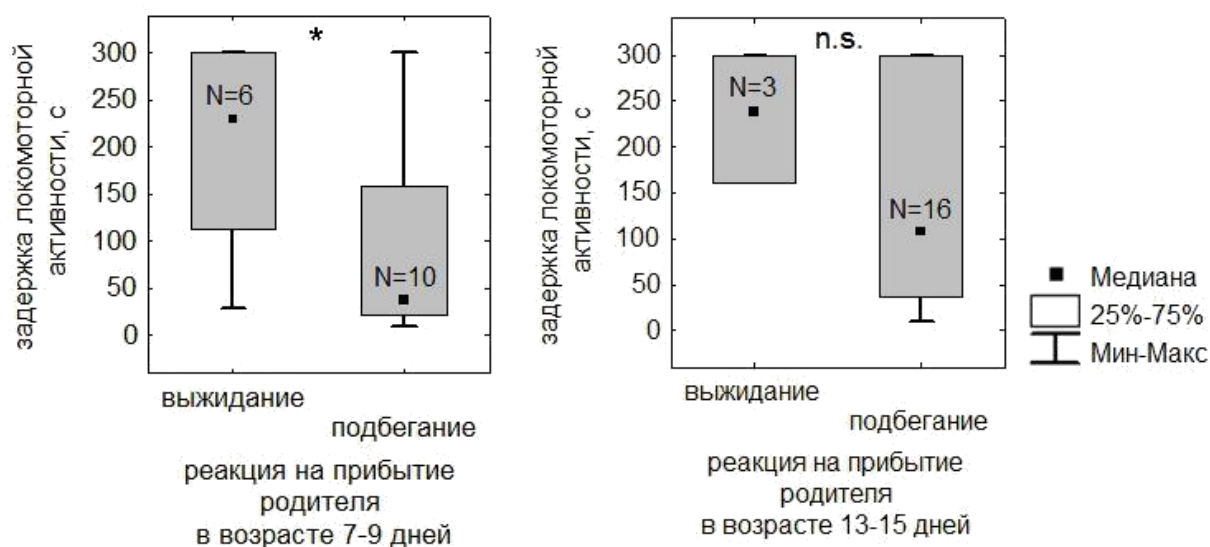


Рисунок 13. Связь реакции на стрессирующую ситуацию с поведением выпрашивания у птенцов озёрной чайки в 2012г. * $p < 0,05$, критерий Манна-Уитни.

В 2013 г. птенцы озёрной чайки, за весь период наблюдения чаще подбегавшие к родителю, чем выжидавшие, позже остальных выходили на остров в «Закрытом поле» в возрасте 19-21 день, т.е. были активнее (рис. 14).

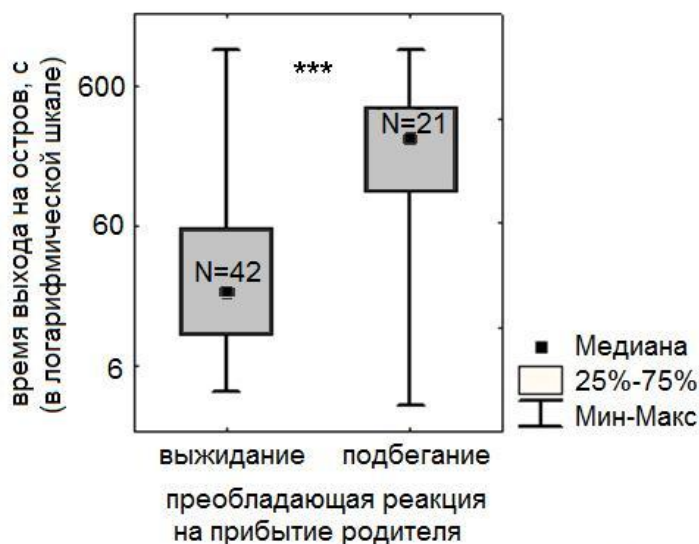


Рисунок 14. Связь реакции на стресс с поведением выпрашивания у птенцов озёрной чайки в 2013г. * $p < 0,05$, критерий Манна-Уитни.

В целом, можно заключить, что у птенцов озёрной чайки активность реакции на стрессирующую ситуацию положительно связана с активностью выпрашивания корма у родителей.

3.6 Связь реакции на стрессирующую ситуацию с клептопаразитизмом

Мы выделяли у птенцов два типа клептопаразитизма: выпрашивание корма у чужих родителей и поедание корма, уже доставленного чужими родителями на чужое гнездо.

Для озёрной чайки совместные выпрашивания корма птенцами из разных выводков были очень редким явлением, а для чёрной крачки – обычным (рис. 15).



Рисунок 15. Соотношение долей птенцов, принимавших участие в совместных выпрашиваниях у озёрной чайки и у чёрной крачки.

У птенцов чёрной крачки не было выявлено связи между количеством чужих гнёзд, посещённых при выпрашиваниях корма у чужих родителей, и задержкой визуальных ориентаций в «Открытом поле» в возрасте 7-9 и 13-15 дней (7-9 дней: $N=43$, $R_s=-0,200$, $p=0,199$; 13-15 дней: $N=28$, $R_s=-0,149$, $p=0,450$). В 2013 г. птенцы озёрной чайки, участвовавшие в совместных выпрашиваниях (в том числе, переселившиеся на чужие гнёзда), не отличались по времени выхода на остров в «Закрытом поле» от остальных

(U-тест, время выхода на остров (с), 19-21 день,: 121,15 [17,98; 394,73] (N=16), 30,8 [14,1; 262,5] (N=59), $p=0,319$). Таким образом, ни у одного из исследованных видов выпрашивание корма у чужих родителей не было связано с поведенческим типом птенца.

У птенцов чёрной крачки поедание еды, доставленной птенцам из чужих выводков, осуществлялось в форме грабежей: выхватывания порций корма (чаще стрекоз, реже – мелкой рыбы), доставшихся птенцам из других выводков от родителей. За этим занятием были замечены 67,4% (29 из 43) птенцов. Птенцы, участвовавшие в грабежах, демонстрировали меньшую задержку визуальных ориентаций в тесте «Открытое поле» (U-тест, задержка визуальных ориентаций (с), 7-9 дней, не клептопаразиты: 36,3 [7,0; 77,0] (N=6), клептопаразиты: 3,0 [2,0; 4,5] (N=21), $p=0,005$; 13-15 дней, не клептопаразиты: 11,5 [8,0; 36,5] (N=5), 3,0 [2,0; 3,5] (N=13), $p=0,026$), т.е. были активнее других.

У озёрной чайки поедание птенцами еды, доставленной чужими родителями, принимало форму краж: некоторые птенцы посещали гнёзда соседних выводков в отсутствие взрослых птиц и собирали еду, оставшуюся на гнезде после кормления. При этом птенцы-клептопаразиты могли стать жертвами агрессивных нападений со стороны птенцов-хозяев гнезда (см. гл. 3.3). В 2012 г. за кражами еды было замечено только 3,7% птенцов озёрной чайки (1 из 27, находившихся под наблюдением в обоих исследованных возрастах: 7-9 и 13-15 дней). Единственный птенец-клептопаразит был замечен при краже еды с одного из соседних гнёзд дважды, в разных возрастах. В 2013 г. при попытках украсть еду из чужого гнезда было замечено уже 25,7% птенцов (18 из 70, находившихся под наблюдением во всех трёх возрастах: 7-9, 13-15 и 19-21 день). При этом в возрасте 7-9 дней клептопаразитизм наблюдался у 8,5% птенцов (6 из 71), в возрасте 13-15 дней – у 11,1% (8 из 72), а в 19-21 день – 10,7% (8 из 75). В 2013 году птенцы озёрной чайки, хотя бы раз замеченные при попытках украсть еду,

значительно раньше выходили на остров в последнем тесте «Закрытое поле», т.е. были пассивнее, чем остальные (рис. 16).

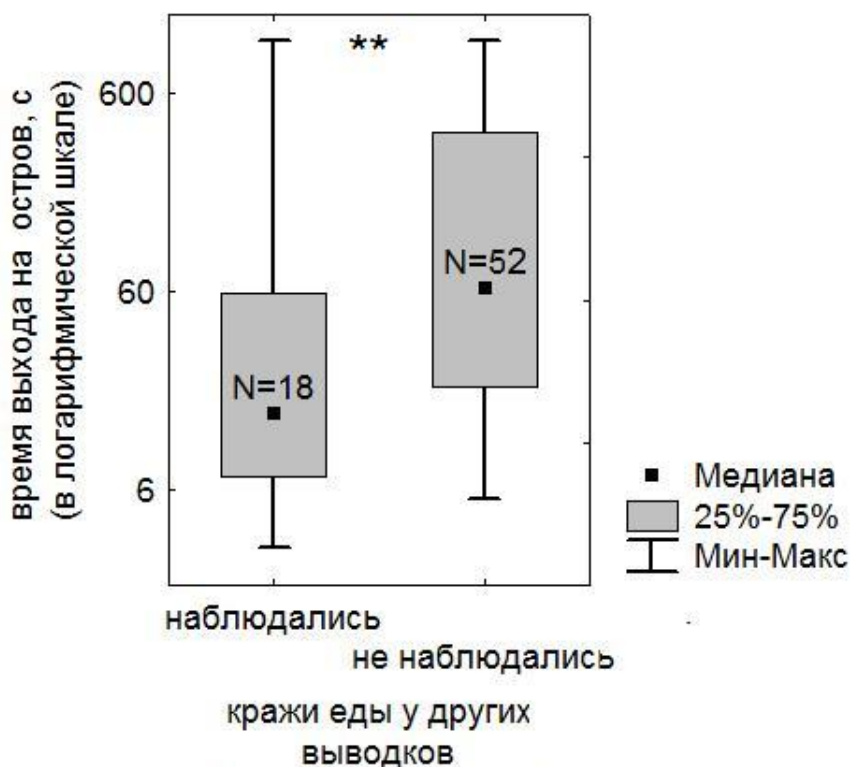


Рисунок 16. Связь реакции на стрессирующую ситуацию и склонности к клептопаразитизму у птенцов озёрной чайки в 2013 году. ** $p < 0,01$ критерий Манна-Уитни.

Таким образом, воровство еды у соседних выводков было связано с поведенческими типами птенцов у обоих исследованных видов, однако, связи эти имели различный характер, в зависимости от формы, которую принимал клептопаразитизм. У чаек воровство еды проявлялось в форме краж: собирание еды, оставшейся на чужих гнёздах после кормлений, осуществлялось в отсутствие взрослых птиц и имело успех только если не встречало агрессивного сопротивления со стороны птенцов - хозяев гнезда. Птенцы чаек, замеченные при попытках клептопаразитизма, имели пассивный поведенческий тип. В то же время, у крачек воровство еды осуществлялось активными птенцами, в форме грабежей: непосредственного отбирания порций корма у других птенцов сразу после кормления родителями. Очевидно, различия в формах клептопаразитизма у чаек и крачек связаны с другими видовыми особенностями поведения: кражи еды,

практикующиеся птенцами крачек, неосуществимы у чаек. Озёрные чайки обладают развитым территориальным поведением, кормят птенцов полупереваренной пищей и подолгу присутствуют на гнезде как во время, так и после каждого кормления. В то же время, чёрные крачки обладают менее развитой территориальностью, мы ни разу не наблюдали нападений взрослых птиц на птенцов, посещавших чужие гнёзда. К тому же, у крачек родитель передаёт единицу корма из клюва в клюв одному из птенцов и сразу улетает. Процесс передачи корма занимает не более секунды, тогда как его поедание птенцом происходит в отсутствие родителя и может продолжаться ещё в течение 1-2 минут. В это время другим птенцам предоставляются широкие возможности для грабежа. При этом, мы ни разу не наблюдали у птенцов крачек подбирания корма с гнезда, поскольку он съедается без остатка сразу после кормления.

В целом, можно сделать вывод, что птенцы колониальных птиц, обладающие пассивным поведенческим типом, способны к клептопаразитизму в форме кражи, в то время, как активные птенцы более предрасположены к грабежам. Нам не известно работ по исследованию связей между поведением клептопаразитизма и персоналиями животных.

Однако, полученные нами результаты вполне согласуются с характеристиками активных и пассивных особей. Смелые и агрессивные активные особи, как правило, оказываются более конкурентоспособными в ситуациях, которые можно разрешить при помощи ранее сформированных шаблонов поведения (внутренних стимулов). Однако это порой не позволяет им адекватно реагировать на изменения среды (домовая мышь: Van Oortmerssen et al., 1985; большая синица: Drent, Marchetti, 1999). В то же время, пассивные особи при принятии решений в большей степени руководствуются внешними стимулами и поэтому легко изменяют своё поведение вслед за меняющимися обстоятельствами (домовая мышь: Van Oortmerssen et al., 1985; большая синица: Drent, Marchetti, 1999). При обучении они более полагаются на собственный опыт, чем на пример других

особей (большая синица: Drent, Marchetti, 1999). Чтобы успешно заниматься клептопаразитизмом в колонии озёрных чаек, птенцу необходимо методом проб и ошибок обнаружить гнездо, где после кормления остаётся еда, а птенцы достаточно толерантны к нарушителям гнездовой территории, и, кроме того, выждать момент отсутствия взрослых птиц. Таким образом, кража – это «интеллектуальная» задача, которую невозможно решить с помощью агрессивного и смелого, но стереотипного поведения. В то же время, при непосредственном отбирании еды у других птенцов в колонии чёрной крачки важнее быть решительным и агрессивным, чем обладать качествами, присущими пассивным особям.

В целом, у птенцов озёрной чайки выявлены корреляции между устойчивой во времени реакцией на стрессирующую ситуацию, агрессивностью, неофобией, исследовательской активностью, интенсивностью выпрашивания корма у родителей и склонностью к клептопаразитизму. У птенцов чёрной крачки выявлены корреляции между устойчивой во времени реакцией на стрессовую ситуацию и агрессивностью.

Наши результаты согласуются с литературными данными. Реакция на стрессирующую ситуацию (Benus et al, 1987), агрессивность (Verbeek et al., 1996; Benus et al., 1991), неофобия (Oers et al., 2004), исследовательская активность (Verbeek et al., 1994) и интенсивность выпрашивания корма (Carere et al., 2005) ранее были обнаружены в составе поведенческого синдрома у птиц и млекопитающих. Исключение составляют различные формы клептопаразитизма, связь которых с активностью реакции на стрессирующую ситуацию впервые показана нами на птенцах колониальных чайковых птиц.

ГЛАВА 4. ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ С РОДИТЕЛЯМИ КАК ФАКТОР РАЗВИТИЯ ПЕРСОНАЛИЙ ПТЕНЦОВ

В данной главе мы рассматриваем возможность положительной связи между успешностью выпрашиваний корма у родителей и активностью формирующегося поведенческого типа птенцов озёрной чайки и чёрной крачки. По нашему предположению, успешность выпрашивания корма у птенцов озёрной чайки находится в обратной зависимости от времени пребывания родителей на гнездовой территории. У птенцов обоих видов успешность выкармливания птенцов, а значит и выпрашивания, может быть связанной с другими родительскими характеристиками: датой начала размножения, размерами гнездовой территории, размерами кладки, объёмом яиц (Друзяка и др, 2005), и синхронностью выклева птенцов (Groothuis et al, 2008). Перечисленные характеристики взрослых птиц могут зависеть от их персоналий (Groothuis et al, 2008). Таким образом, при исследовании роли успешности выпрашивания корма или поведения родителей в формировании поведенческих типов птенцов из природной популяции, необходимо учесть и связи этих поведенческих типов с характеристиками родителей. Это позволит сделать поправку на возможное влияние генетической наследственности и материнский эффект. Поэтому, кроме интересующих нас связей между успешностью выпрашивания и реакцией птенцов на стрессирующую ситуацию, мы подробно рассматриваем известные нам характеристики взрослых птиц, их связи между собой и с поведенческими типами птенцов.

Видовые особенности и условия конкретного года неизбежно влияют на все упомянутые показатели и на связи между ними (Becker, Erdelen, 1986; Becker et al., 1999; Друзяка и др., 2005). Формирование персоналий птенцов также зависит от условий среды, меняющейся в разные годы (Verbeek, 1998; Carere et al, 2005). Поэтому мы рассмотрели показатели успеха размножения взрослых птиц и их влияние на поведенческие типы птенцов отдельно для каждой исследованной колонии и постарались объяснить обнаруженные различия.

4.1. Показатели качества размножения взрослых птиц и связи между ними

4.1.1. Показатели качества размножения чёрной крачки

Выклев птенцов в колонии чёрной крачки, исследованной нами в 2014 г., происходил с 20 июня по 5 июля. Пик выклева пришёлся на 26 мая. Колония насчитывала 73 гнезда. Расстояние между центрами ближайших гнёзд варьировало от 0,62 до 8,51 м. Медианное значение составило 1,53 м. Размеры и плотность исследованной колонии, а также сроки выклева, были типичными для колоний чёрной крачки в Новосибирской области (Зубакин, 1988).

Доля неполных кладок (1 или 2 яйца) составляла 20,5% (15 из 73), полных (3 яйца) – 78,1 % (57 из 73). Одна кладка содержала 5 яиц. Выклев произошёл в 87,5% (21 из 24) яиц из 2-яйцовых гнёзд и 78,4% (134 из 171) яиц из 3-яйцовых гнёзд. Количества яиц, успешно инкубированных в полных и неполных кладках не отличались от ожидаемых ($\chi^2_1=1,08$, $p=0,299$), рассчитанных на основе общей доли успешно инкубированных яиц, составившей 79,5% (155 из 195).

Не было обнаружено достоверной связи между выживаемостью птенцов в возрасте 1-8 дней и размерами кладок. В выводках из двух птенцов, появившихся из полных кладок (3 яйца), 56,3% (9 из 16) дожили до 8-дневного возраста, из неполных (2 яйца) – 57,1% (8 из 14) (критерий χ^2 с поправкой Йейтса: $\chi^2_1=0,10$, $p=0,749$). Не было обнаружено и связи между выживаемостью птенцов в возрасте 1-8 дней и начальными размерами их выводков. В выводках из двух птенцов до 8 дней дожили 56,7% (17 из 30), в выводках из трёх птенцов – 45,8% (44 из 96) ($\chi^2_1=1,07$, $p=0,300$). В целом, выживаемость птенцов в возрасте 1-8 дней составила 48,5% (63 из 130) птенцов. Погибло к этому возрасту 51,5% птенцов, что значительно превышает 30-36%, приведённые В.А. Зубакиным (1988) для птенцов, не доживших до подъёма на крыло, по данным, собранным в колониях Окского заповедника и Кустанайской области.

Средняя по выводку масса 8-дневных птенцов была связана с количеством сибсов, доживших до 8-дневного возраста (ANOVA, $F(2, 34)=6,32$; $p=0,005$) и составила $26,3\pm 1,6$ г ($N=15$) для птенцов, у которых погибли все сибсы, $32,3\pm 1,3$ г ($N=19$) для птенцов, у которых остался 1 сибс, и $35,9\pm 2,9$ г ($N=4$) для птенцов, у которых выжили оба сибса. Таким образом, основной причиной смертности нам представляется голодание птенцов, связанное с качеством выкармливания родителями.

Средние размеры яиц не различались между полными и неполными кладками (ANOVA, 2 или 3 яйца, $F(1,66)=0,376$, $p=0,376$). Количество яиц в кладке не было связано с расстоянием до ближайших соседских гнёзд и датой выклева старшего птенца выводка (U-тест, R_3 , 2 яйца: $N=12$, 3 яйца: $N=56$, $p=0,618$; DB_1 , 2 яйца: $N=11$, 3 яйца: $N=49$, $p=0,571$). Расстояния до ближайших соседских гнёзд, средний объём яиц и дата рождения старшего птенца выводка не были связаны между собой (корреляции Спирмена, R_3 и DB_1 : $N=63$, $R_s=0,168$, $p=0,187$; R_3 и V_m : $N=72$, $R_s=0,041$, $p=0,730$; DB_1 и V_m : $N=62$, $R_s=0,136$, $p=0,292$).

Средние по выводку длина черепа и масса птенцов на 8-й день жизни находились в обратной зависимости от даты выклева старшего птенца (H_8 : $N=43$, $R_s=-0,653$, $p=0,000$; M_8 : $N=43$, $R_s=-0,416$, $p=0,006$), так же как и количество птенцов выводка, доживших до 8 дня ($N=54$, $R_s=-0,604$, $p=0,000$). Чем раньше вылуплялись птенцы, тем лучше их кормили родители и тем больше были шансы выжить. Успех выкармливания птенцов у крачек как правило отрицательно связан с датой начала размножения благодаря сразу двум факторам: (1) большей репродуктивной успешности родителей, способных приступить к размножению раньше остальных, и (2) отрицательной зависимости количества доступных кормовых ресурсов от даты выкармливания птенцов (Arnold et al, 2004).

4.1.2. Сравнительная характеристика исследованных колоний озёрной чайки

Выклев птенцов в исследованных колониях озёрной чайки происходил с 18 мая по 6 июня в 2011 г., с 15 мая по 1 июня в 2012 г., и с 23 мая по 9 июня в 2013 г. Пики выклева пришлись, соответственно, на 22, 19 и 27-28 мая.

Гнездовая плотность в исследованных участках колоний не различалась между колонией 2011 года, расположенной на озёре Титово, и колонией 2013 года на озере Кривое, но на озёре Титово в 2012 г. была достоверно выше (рис. 17)

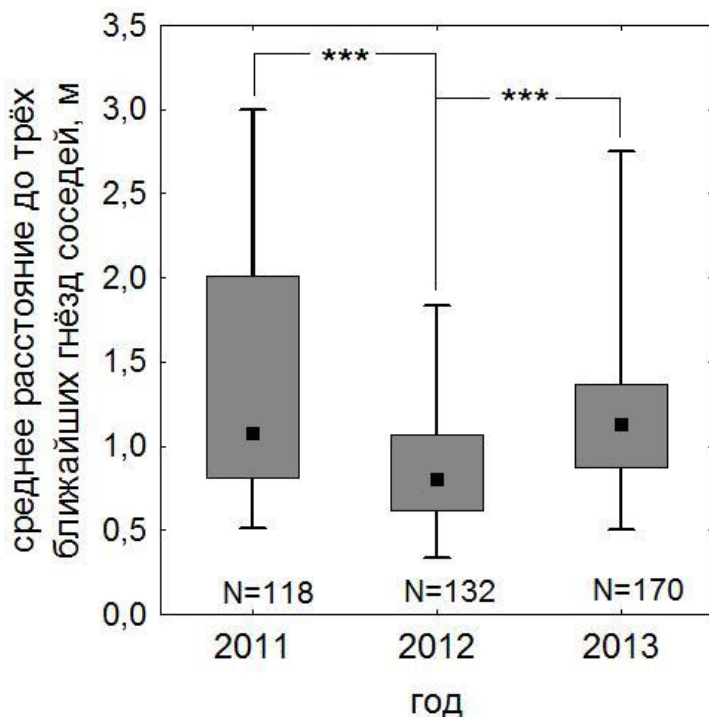


Рисунок 17. Годовые различия гнездовой плотности исследованных колоний озёрной чайки. Критерий Манна-Уитни с поправкой Бонферрони: *** $p < 0,0003$.

На озёре Титово основная масса чаек строит гнёзда на заломках прошлогоднего рогоза, которые весной, при высоком уровне воды, лишь немного выдаются над поверхностью. В 2012-2013 годах уровень воды в озёре Титово значительно снизился по сравнению с предыдущими годами. В результате, на месте, где обычно располагалась колония озёрных чаек, в

конце апреля образовались участки сухого прошлогоднего рогоза, возвышавшиеся над уровнем воды на 1 м и более. По краям этих участков располагались относительно ровные площадки, образованные сухим рогозом, горизонтально лежащим на воде. Чайки признали эти площадки единственными местами, пригодными для гнездования. Однако, места на этих площадках было значительно меньше, чем на заломах в обычные годы. Таким образом, сформировался дефицит гнездовых мест, приведший к повышенной гнездовой плотности в 2012 г. и полному покиданию колонии чайками в следующем, 2013 году.

Размеры кладок в исследованных участках колоний варьировали от 1 яйца до 5 (таблица 8). Доли неполных кладок (1 или 2 яйца) составили: в 2011 г. – 19,5 %, (23 из 118), в 2012 г. – 30,4% (41 из 135), в 2013г. – 27,6% (47 из 170). Соотношение полных и неполных кладок не отличалось от ожидаемого ($\chi^2_2 = 4,14$, $p = 0,126$), рассчитанного на основе доли неполных кладок за 3 года, составившей 26,2% (111 из 423). Доли увеличенных (по сравнению с нормальным для вида размером) кладок были небольшими, они составили: в 2011г. – 5,1% (6 из 118); в 2012г. – 6,7% (9 из 135); в 2013г. – 2,4% (4 из 119).

размер кладки (яиц)	число кладок (шт)		
	2011 г.	2012 г.	2013 г.
1	2	4	8
2	21	37	39
3	89	85	119
4	6	8	4
5	0	1	0

итого: 118 135 170

Таблица 8. Размеры кладок озёрной чайки в исследованных участках колоний.

В 2011г. выклев произошёл в 64,3% (27 из 42) яиц из 2-яйцовых гнёзд и 71,9% (192 из 267) яиц из 3-яйцовых гнёзд. Количества яиц, успешно инкубированных в полных и неполных кладках не отличались от ожидаемых

($\chi^2_1=1,02$, $p=0,312$), рассчитанных на основе общей доли успешно инкубированных яиц, составившей 70,9% (219 из 309). В 2012 и 2013 гг. инкубация успешнее проходила в полных кладках (2012: 2 яйца: 31,1% (23 из 74), 3 яйца: 56,9% (145 из 255), 2 или 3 яйца: 51,1% (168 из 329), $\chi^2_1=15,26$, $p=0,000$; 2013: 2 яйца: 44,9% (35 из 78), 3 яйца: 70,0% (250 из 357), 2 или 3 яйца: 65,5% (285 из 435), $\chi^2_1=17,93$, $p=0,000$).

Успех выклева в кладках из трёх яиц различался между годами ($\chi^2_2=16,17$, $p=0,000$) и был достоверно ниже в 2012 г. по сравнению с 2011 г. (критерий χ^2 с поправкой Бонферрони, $\chi^2_1=12,91$, $p=0,000$) и 2013 г. ($\chi^2_1=11,27$, $p=0,001$). Между 2011 и 2013 гг. достоверных различий обнаружено не было ($\chi^2_1=0,26$, $p=0,609$). Успех выклева в кладках из двух яиц так же различался между годами ($\chi^2_2=12,06$, $p=0,002$). Попарные сравнения показали, что в 2012г. успех выклева был ниже, чем в 2011г. (критерий χ^2 с поправкой Бонферрони, $\chi^2_1=12,04$, $p=0,001$). В остальных двух случаях различия не были достоверными (2011 и 2013: $\chi^2_1=4,12$, $p=0,042$; 2012 и 2013: $\chi^2_1=3,06$, $p=0,080$).

Ни в одной из изученных колоний не было обнаружено достоверной связи между выживаемостью птенцов в возрасте 1-8 дней и размерами кладок. В 2012 г. среди птенцов из полных кладок (3 яйца) 86,4% (38 из 44) дожили до 8-дневного возраста, из неполных (2 яйца) – 81,6% (13 из 16) (точный критерий Фишера: $p=0,689$), в 2013 г. эти значения составили, соответственно, 68,5% (37 из 54) и 66,7% (16 из 24) (критерий χ^2 с поправкой Йейтса: $\chi^2_1=0,01$, $p=0,920$). В 2011 г. выживаемость птенцов из неполных кладок составила 83,3% (20 из 24) и была выше, чем из полных (59,1% (26 из 44)) на уровне тенденции (точный критерий Фишера: $p=0,058$).

Ни в одной из изученных колоний озёрной чайки не было обнаружено связи между выживаемостью птенцов в возрасте 1-8 дней и начальными размерами их выводков (таблица 9).

Год	доля птенцов, доживших до 8 дней, в зависимости от количества сибсов			достоверность различий выживаемости по χ^2	
	2 сибса	1 сибс	0 сибсов	χ^2_2	p
2011	76,3% (103 из 135)	67,6% (46 из 68)	56,3% (9 из 16)	2,74	0,254
2012	83,9% (78 из 93)	85% (51 из 60)	60% (9 из 15)	3,88	0,144
2013	68,4% (121 из 177)	67,9% (53 из 78)	56,7% (17 из 30)	1,63	0,443

Таблица 9. Связь между выживаемостью птенцов до 8 дней и количеством родившихся сибсов. В ячейках представлены доли выживших птенцов в процентах, а также абсолютные количества выживших и родившихся птенцов в скобках.

В целом, доля птенцов, доживших до 8 дней, составила 72,2% (158 из 219) в 2011 г. 82,1% (138 из 168) в 2012 г. и 76,0% (191 из 285) в 2013 г. и различалась между исследованными колониями ($\chi^2_2=12,14$, $p=0,002$).

Попарные сравнения показали, что в 2012 г. выживаемость птенцов была достоверно выше, чем в 2013 г. (критерий χ^2 с поправкой Бонферрони: $\chi^2_1=12,16$, $p=0,000$). В остальных случаях достоверных различий обнаружено не было (2011 и 2012: $\chi^2_1=5,28$, $p=0,022$; 2011 и 2013: $\chi^2_1=1,53$, $p=0,216$).

Средние размеры яиц в исследованных колониях не зависели ни от года ($F(2, 370)=2,02$, $p=0,135$), ни от количества яиц в кладке ($F(1, 370)=0,80$, $p=0,373$), ни от взаимодействия этих факторов ($F(2, 370)=0,76$, $p=0,469$).

Средняя по выводку длина черепа птенцов не зависела от количества птенцов в выводке (1 2 или 3), доживших до 8-дневного возраста ($F(2, 132)=0,51$, $p=0,602$) и от взаимодействия факторов года и количества птенцов в выводке ($F(4, 132)=0,42$, $p=0,796$). Качество выкармливания птенцов озерной чайки в 2011 году было значительно ниже по сравнению с 2012 и 2013: в выводках, состоящих из двух птенцов, средняя длина черепа с

клювом в 2011 г. была меньше, чем в 2012 г. и 2013 г., тогда как между 2012 и 2013 гг. таких различий не было (рис. 18).

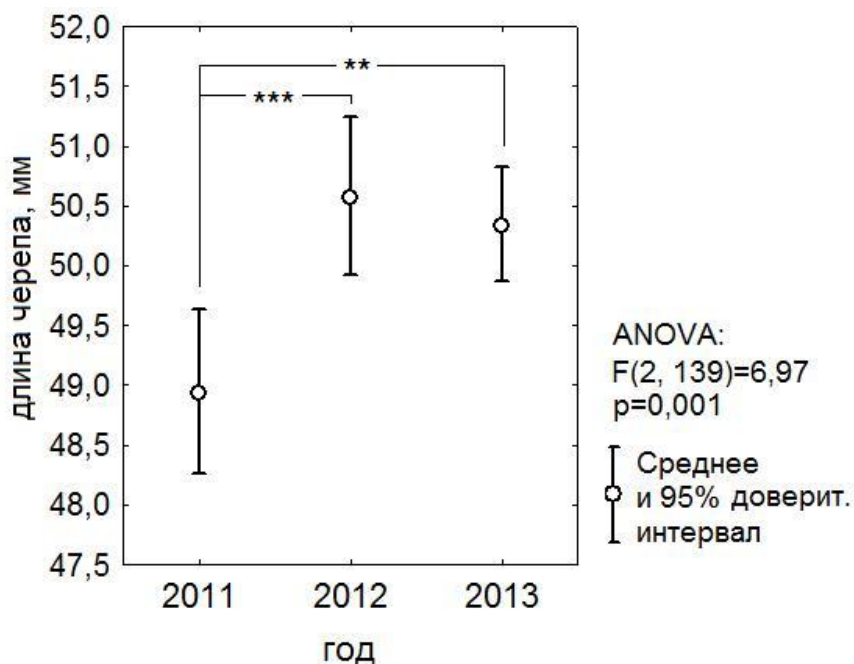


Рисунок 18. Средняя по выводку длина черепа 8-дневных птенцов озёрной чайки в исследованных колониях. Межгрупповые сравнения: критерий Fisher LSD, ** $p<0,01$; *** $p<0,001$.

Последний результат сохранился и для 15-дневных птенцов ($F(2, 142)=8.50$, $p=0.000$; Fisher LSD, 2011 и 2012: $p=0.007$; 2011 и 2013: $p=0.000$; 2012 и 2013: $p=0.478$). Средняя по выводку масса 15-дневных птенцов оказалась достоверно ниже в 2011 г., чем в 2013 г. и, кроме того, находилась в обратной зависимости от количества птенцов в выводке, доживших до 8-дневного возраста (рис. 19).

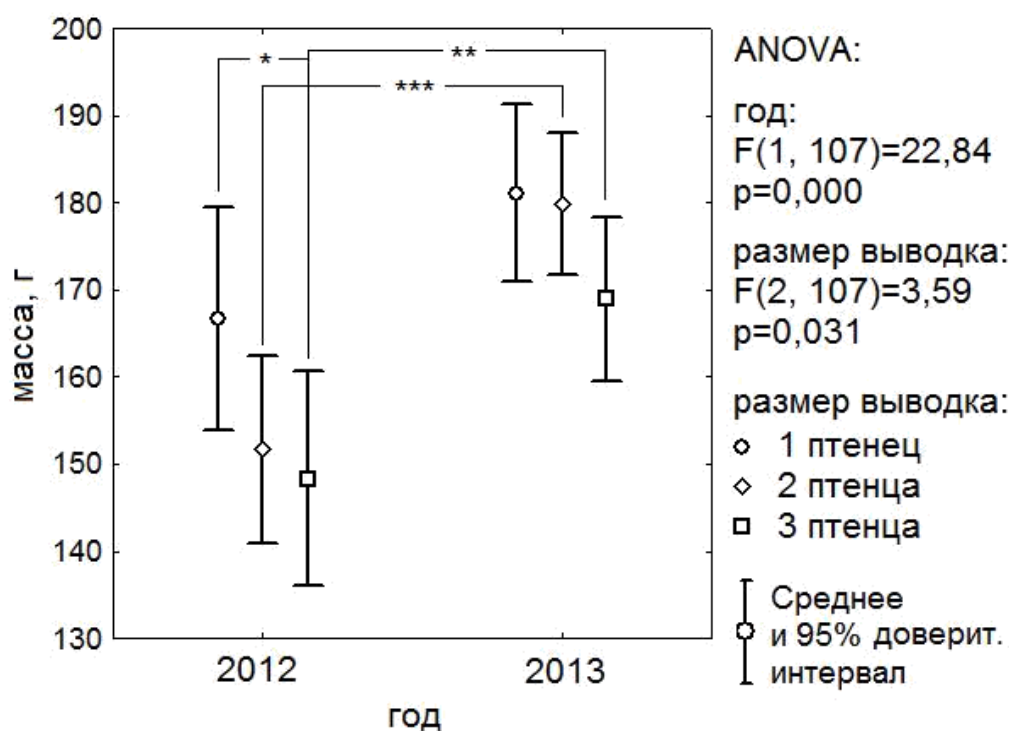


Рисунок 19. Средневыводковая масса 15-дневных птенцов озёрной чайки в зависимости от размеров выводка и колонии. Межгрупповые сравнения: критерий Fisher LSD, * $p<0,05$; ** $p<0,01$; *** $p<0,001$.

Основные различия между исследованными колониями озёрной чайки, которые могли бы повлиять на результаты нашего исследования, – это отставание птенцов 2011 года в росте, очевидно обусловленное более скудной кормовой базой, и повышенная гнездовая плотность 2012 года, объясняемая дефицитом мест, пригодных для гнездования.

Различия условий среды, наблюдаемые между годами, согласуются с обнаруженными различиями между поведенческими типами птенцов разных лет. В 2011 году птенцы показали большую активность в тесте «Открытое поле» (глава 3.1), чем в 2012 году. При этом, судя по интенсивности выпрашивания и частоте проявления территориальной агрессии, поведенческий тип птенцов 2012 года был активнее, чем поведенческий тип птенцов 2013 года. Таким образом, в год с дефицитом пищевых ресурсов (2011) птенцы демонстрировали наибольшую активность, что согласуется с литературными данными. Так, голодный год существенно повлиял на соотношение активных и пассивных слётков в природной популяции

больших синиц в Голландии, увеличив число активных птиц (Verbeek, 1988; Carere et al., 2005).

Различия между активностью птенцов в 2012 (год с повышенной гнездовой плотностью и нормальной кормовой базой) и в 2013 (год с нормальными гнездовой плотностью и кормовой базой) годах обсуждаются в главе 6.

4.1.3 Внутригодовые связи показателей размножения в исследованных колониях

Озёрная чайка, 2011 г.

В 2011 г. не было обнаружено достоверной связи размера кладки с другими характеристиками родительской пары: размером территории (R_3 неполных (2 яйца) кладок: 0,98 [0,70; 1,78], $N=21$; R_3 полных (3 яйца) кладок: 1,09 [0,82; 2,15], $N=89$; U-тест, $p=0,555$), датой рождения старшего птенца (ДВ1 неполных (2 яйца) кладок: 23.05 [21.05; 26.05], $N=15$; ДВ1 полных (3 яйца) кладок: 22.05 [21.05; 24.05], $N=82$; U-тест, $p=0,296$) и средним размером яиц (ANOVA, 2 или 3 яйца, $F(1,108)=0,05$, $p=0,819$).

Было обнаружено, что родительские пары чаек, откладывающие меньшие яйца, выводили птенцов позже (корреляция Спирмена, V_1 и ДВ1 $N=92$, $R_s=-0,228$, $p=0,029$; V_m и ДВ1 $N=104$, $R_s=-0,236$, $p=0,016$) и строили гнёзда на большем расстоянии от ближайших соседей (корреляция Спирмена, V_m и R_3 , $N=118$, $R_s=-0,183$, $p=0,047$). Дата выклева первого птенца, в свою очередь, была положительно связана с расстоянием до ближайших соседей (корреляция Спирмена, ДВ1 и R_3 , $N=104$, $R_s=0,221$, $p=0,024$).

Очевидно, обнаруженная нами отрицательная корреляция размеров яиц с размерами гнездовых территорий была связана с тем, что исследованный участок одновременно включал в себя фрагменты центра и периферии колонии. В центре колонии, обладающем повышенной гнёздовой плотностью, обычно наблюдается наибольший успех размножения (Coulson, 1968; Болотников и др., 1979; 1985; Панов, Зыкова, 1982). В частности, откладываются бóльшие по размерам и массе яйца (Тарасов, 1977;

Мельников, 1997). Есть сведения, что птицы, раньше приступающие к размножению и гнездящиеся в центре колонии, принадлежат к старшим возрастным группам (Coulson, White, 1960; Виксне, 1968; Мяндр, 1979; Becker, Erdelen, 1986). Однако, по другим сведениям (Пыжьянов, 1998; Харитонов, 1983), бóльшая конкурентоспособность птиц, выражающаяся в захвате лучших гнездовых мест, не всегда объясняется их возрастом. Так, С.П. Харитоновым (1983б) на озёрной чайке показано, что среди обитателей как центра, так и периферии колоний есть представители всех возрастов. Есть основания предполагать, что конкурентоспособность при захвате гнездовых территорий может определяться не только возрастом, но и индивидуальными поведенческими характеристиками, наследуемыми от родителей. Так, при исследовании системы соседствующих колоний озерной чайки, было установлено, что птенцы из центральной колонии, родившиеся позже (от менее конкурентоспособных родителей), имеют меньше шансов загнеститься в этой колонии в первые 3-4 года половозрелой жизни, и, как правило, вынуждены заселяться в соседние (периферические) колонии (Prevot-Julliard et al., 2001). Исследования на большой синице так же показывают, что особи, обладающие активным поведенческим типом, раньше приступают к размножению (Groothuis et al, 2008).

Озёрная чайка, 2012 г.

На участке колонии озёрных чаек, который мы исследовали в 2012 г., размеры кладок были положительно связаны с размерами территорий (R_3 неполных (2 яйца) кладок: 0,69 [0,54; 0,91], $N=37$; R_3 полных (3 яйца) кладок: 0,86 [0,68; 1,10], $N=85$; U-тест, $p=0,016$). Не было обнаружено связи между размерами кладок и датой рождения старшего птенца (ДВ1 неполных (2 яйца) кладок: 21.05 [19.05; 29.05], $N=14$; ДВ1 полных (3 яйца) кладок: 22.05 [19.05; 26.05], $N=61$; U-тест, $p=0,806$), а также связи между размерами кладок и средним размером яиц (ANOVA, 2 или 3 яйца, $F(1,110)=0,13$, $p=0,715$).

Птицы, откладывающие меньшие яйца, выводили птенцов позже (корреляция Спирмена, V_1 и ДВ1 $N=74$, $R_s=-0,296$, $p=0,010$; V_m и ДВ1 $N=80$, $R_s=-0,446$,

$p=0,000$). Среди гнёзд с полными кладками была обнаружена отрицательная зависимость между объёмом первого отложенного яйца и расстоянием до ближайших гнёзд соседей (корреляции Спирмена, V_1 и R_3 , $N=66$, $R_s=-0,296$, $p=0,016$). Однако, в целом размеры гнездовых территорий не были связаны с размерами яиц и датой рождения первого птенца (корреляции Спирмена, V_1 и R_3 , $N=104$, $R_s=-0,081$, $p=0,415$; V_m и R_3 , $N=123$, $R_s=-0,028$, $p=0,762$; $ДВ_1$ и R_3 , $N=81$, $R_s=-0,013$, $p=0,905$).

Мы не обнаружили связей между синхронностью выклева птенцов из гнёзд с полными кладками и другими родительскими характеристиками (корреляции Спирмена, R_3 : $N=37$, $R_s=0,156$, $p=0,356$; $ДВ_1$: $N=37$, $R_s=-0,186$, $p=0,271$; V_1 : $N=35$, $R_s=0,119$, $p=0,498$; V_m : $N=37$, $R_s=-0,127$, $p=0,466$; время пребывания на гнездовой территории с 7-9-дневными птенцами: $N=11$, $R_s=-0,063$, $p=0,854$; с 13-15-дневными птенцами: $N=13$, $R_s=-0,206$, $p=0,499$).

Не было обнаружено связей время пребывания родителей птенцов на гнездовой территории с другими родительскими характеристиками (корреляции Спирмена, 7-9 дней, V_1 : $N=11$, $R_s=-0,128$, $p=0,707$; V_m : $N=12$, $R_s=0,085$, $p=0,793$; R_3 : $N=12$, $R_s=0,331$, $p=0,293$; $ДВ_1$: $N=12$, $R_s=0,380$, $p=0,223$; 13-15 дней, V_1 : $N=13$, $R_s=-0,254$, $p=0,402$; V_m : $N=14$, $R_s=-0,448$, $p=0,108$; R_3 : $N=14$, $R_s=0,311$, $p=0,279$; $ДВ_1$: $N=14$, $R_s=-0,007$, $p=0,982$).

Главное отличие 2012 года от 2011, в отношении связей между родительскими характеристиками, состоит в том, что чайки, производившие неполные кладки, занимали значительно меньшие территории. Очевидно, причиной тому был дефицит гнездовых мест. В плотных участках колоний озерной чайки наблюдается наибольшая интенсивность агрессивных взаимодействий и минимальные размеры окологнездовых территорий (Bukacinska, Bukacinski, 1993). Коузон с соавторами (1982) полагают, что чрезмерная стрессированность, возникающая при удерживании территории а особо плотных участках колонии может снижать репродуктивный успех пары, в частности, не позволяет откладывать яйца большого размера (Coulson et al., 1982).

Озёрная чайка, 2013 г.

На участке колонии озёрных чаек, который мы исследовали в 2012 г., размеры яиц были положительно связаны с размерами кладок (V_1 , ANOVA, 2 или 3 яйца, $F(1,143)=6,96$, $p=0,009$; V_m , ANOVA, 2 или 3 яйца, $F(1,151)=6,57$, $p=0,011$). Расстояние до ближайших гнёзд соседей – положительно связано с датой выклева старшего птенца (корреляция Спирмена, R_3 и $ДВ_1$: $N=138$, $R_s=0,213$, $p=0,012$). Не было обнаружено связи между размерами кладок и датой рождения старшего птенца ($ДВ_1$ неполных (2 яйца) кладок: 28.05 [27.05; 01.06], $N=23$; $ДВ_1$ полных (3 яйца) кладок: 29.05 [27.05; 01.05], $N=108$; U-тест, $p=0,884$), а также связи между размерами кладок и расстоянием до соседних гнёзд (R_3 неполных (2 яйца) кладок: 1,21 [0,87; 1,43], $N=39$; R_3 полных (3 яйца) кладок: 1,13 [0,86; 1,35], $N=119$; U-тест, $p=0,403$). Не было обнаружено связи между размерами яиц и датой рождения старшего птенца (корреляция Спирмена, 2 яйца: V_1 и $ДВ_1$ $N=22$, $R_s=-0,043$, $p=0,846$; V_m и $ДВ_1$ $N=23$, $R_s=-0,079$, $p=0,721$; 3 яйца: V_1 и $ДВ_1$ $N=102$, $R_s=0,093$, $p=0,353$; V_m и $ДВ_1$ $N=104$, $R_s=0,111$, $p=0,259$). Среди полных кладок была обнаружена положительная связь между расстоянием до ближайших гнёзд соседей и размерами яиц (корреляции Спирмена, R_3 и V_1 , $N=108$, $R_s=0,195$, $p=0,044$; R_3 и V_m , $N=109$, $R_s=0,270$, $p=0,005$).

Интервал между выклевами старшего и младшего птенцов выводков из полных кладок был положительно связан с временем пребывания родителей на гнезде с 13-15-дневными птенцами (рис. 20).

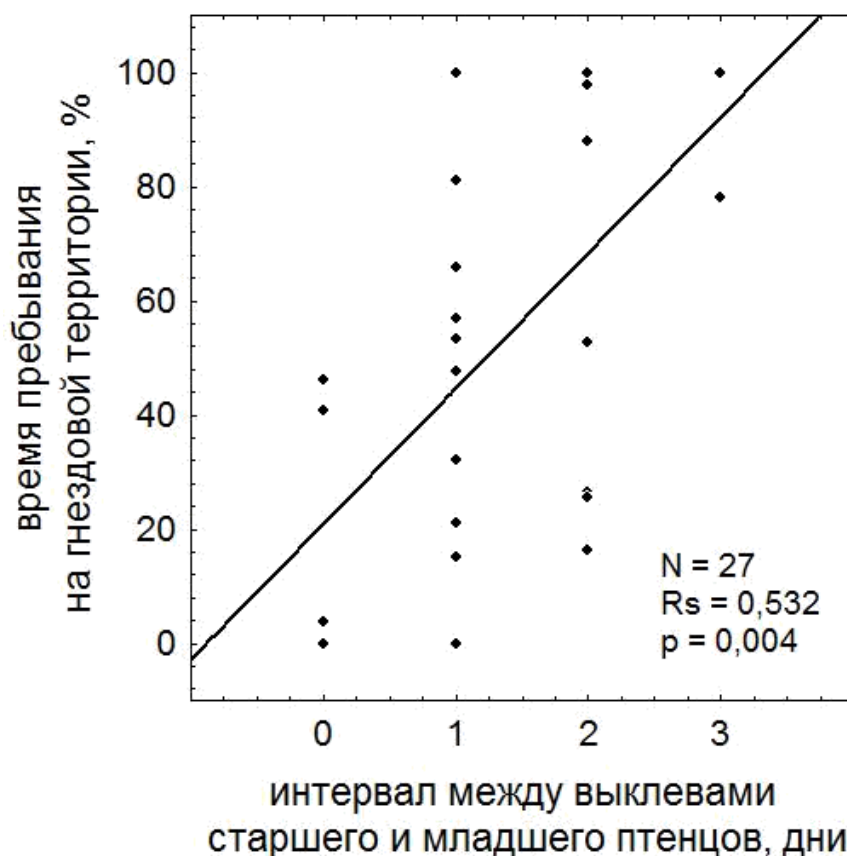


Рисунок 20. Связь между синхронностью выклева птенцов и временем пребывания родителей на гнездовой территории с 13-15-дневными птенцами.

Не было обнаружено связей между синхронностью вылупления птенцов и другими родительскими характеристиками (корреляции Спирмена, R3: N=79, $R_s=0,126$, $p=0,265$; ДВ1: N=78, $R_s=0,021$, $p=0,856$; V1: N=73, $R_s=0,030$, $p=0,799$; Vm: N=77, , $R_s=0,074$, $p=0,521$; время пребывания на гнездовой территории с 7-9-дневными птенцами: N=27, $R_s=-0,046$, $p=0,819$).

В отличие от предыдущих лет исследования, в 2013 г. была найдена положительная связь между размерами яиц и расстоянием до ближайших гнёзд. Подобный результат неоднократно обнаруживался исследователями колониальных чайковых птиц (серебристая чайка: Burger, Lesser, 1980; Coulson et al., 1982; Becker, Erdelen, 1986). Некоторые авторы (Burger, Lesser, 1980; Becker, Erdelen, 1986) считают, что в основе наблюдаемой связи между размерам яиц и гнездовой плотностью лежат территориальные предпочтения птиц, достигших зрелого возраста. Такие особи, с одной стороны, могут удерживать большую территорию, с другой – зрелость репродуктивной

системы позволяет им откладывать более крупные яйца. В 2013 году мы выбрали для исследования центральный участок колонии. Возможно потому, что в пределах выбранного участка не было более и менее предпочитаемых мест для постройки гнёзд, а также не было жёсткого дефицита таких мест, расстояние до соседних гнёзд в этой колонии отражало способность чаек старших поколений защищать большие территории.

4.2 Связь поведенческих типов птенцов с показателями качества размножения их родителей

Озёрная чайка, 2011г.

Дата выклева старшего птенца выводка на уровне тенденции была отрицательно связана с задержкой локомоторной активности в первых двух

параметр	возраст тестирования в "Открытом поле", дни		
	2-4	7-9	13-15
ДВ ₁	-0,303'	-0,273'	-0,001
V ₁	0,373*	0,450**	0,322*
V _m	0,537**	0,525***	0,290'
интервал между выклевками старшего и младшего птенцов выводка	0,288	0,083	-0,360*

Таблица 10. Связь задержки локомоторной активности птенцов в «Открытом поле» с характеристиками родителей в 2012 г. В ячейках представлены коэффициенты корреляций Спирмена. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$; ' $p < 0,1$ (уровень тенденции).

тестах (таблица 10): чем позже чайка отложила яйца, тем активнее её родные птенцы. Поведение птенцов в последнем тесте не было связано с датой выклева старшего птенца выводка (таблица 10). Наконец, объём яиц родных родителей был положительно связан с задержкой локомоторной активности птенцов в «Открытом поле» во всех трёх тестах (корреляции Спирмена, 2-4 дня: V₁ и LP₁, N=32, R_s=0,373, $p=0,035$; 7-9 дней: V₁ и LP₂, N=41, R_s=0,450,

$p=0,003$; 13-15 дней: V_1 и LP_3 , $N=40$, $R_s=0,322$, $p=0,042$). Чем меньше были яйца, отложенные чайками, тем активнее вели себя их птенцы.

Нами была обнаружена отрицательная корреляция размеров яиц с активностью вылупившихся из них птенцов. Кроме того, наблюдалась тенденция, в соответствии с которой птенцы, родившиеся позже, проявляли большую активность. Если предположить, что полученные нами результаты являются следствием генетической связи размеров яиц с персоналиями, это не согласуется с литературными данными, поскольку активные особи раньше приступают к размножению (Groothuis et al, 2008).

В годы депрессии пищевых ресурсов, размеры яиц чайковых зависят от количества пищи, потребляемой самкой (Reid, 1987; Hiom et al., 1991).

Вместе с тем, голодные условия в период гнездования способствуют росту базального уровня кортикостерона в плазме крови размножающихся птиц (*Rissa tridactyla*, Kitaysky et al., 1999), что, в свою очередь, приводит к повышению концентрации этого гормона в белке отложенных яиц (Rubolini et al., 2005). Известно, что пренатальное введение кортикостерона может существенно влиять на психофизиологические характеристики птенцов у разных видов птиц (Rubolini et al., 2005; Wada, Breuner, 2008). Сведения о характере этого влияния противоречивы. Эксперименты по введению кортикостерона в белок свежесложенных яиц средиземноморской чайки (*Larus michahellis*) показали снижение интенсивности выпрашивания по сравнению с контролем в первые двое суток жизни птенцов. Однако, наблюдения за дальнейшим развитием поведенческих характеристик этих птенцов не проводились. Кроме того, введение кортикостерона не повлияло на реакцию страха новорожденных птенцов, оцененную в тесте тонической неподвижности. Авторы исследования не исключают, что снижение интенсивности выпрашивания было связано с общим эффектом замедления эмбрионального развития, оказываемого кортикостероном (Rubolini et al, 2005). Вместе с тем, искусственное повышение базального уровня кортикостерона методом имплантации повышало интенсивность

выпрашивания у 15-дневных птенцов обыкновенной моевки (*Rissa tridactyla*, Kitayski et al, 2001).

Судя по результатам межгодовых сравнений параметров роста птенцов, в 2011 г. кормовая база озёрных чаек находилась в худшем состоянии по сравнению с 2012 и 2013 гг. Мы предполагаем, что в исследованной нами колонии дефицит пищевых ресурсов мог затронуть в первую очередь наименее конкурентоспособных, пассивных, чаек, вследствие чего они отложили яйца меньшего объёма, но с большим содержанием кортикостерона, чем активные. Это могло привести к тому, что птенцы пассивных родителей проявляли повышенную поведенческую активность в первые 15 дней жизни. Данное предположение подтверждается также тем, что общий уровень активности птенцов в 2011 г. был значительно повышен по сравнению с 2012 г.

Озёрная чайка, 2012 г.

В 2012 г. активность птенцов в тесте «Открытое поле» не была достоверно связана с размерами яиц, как в 2011 г (таблица 11). Если придерживаться нашей версии о влиянии дефицита пищи в период откладки яиц на поведенческий тип птенцов, причина этому – большее количество доступных кормовых ресурсов. Задержка локомоторной активности птенцов во втором тесте, в возрасте 7-9 дней, была положительно связана с датой выклева первого птенца выводка (таблица 11). Однако, данный результат по-видимому является артефактом: в этом возрасте птенцы демонстрировали сильную положительную зависимость активности поведения в «Открытом поле» от атмосферного давления (глава 3.1), а атмосферное давление в час эксперимента отрицательно коррелировало с датой его проведения ($N=93$, $R_s=-0,528$, $p=0,000$).

параметр	возраст тестирования в "Открытом поле", дни		
	2-4	7-9	13-15
ДВ ₁	-0,069	0,415***	0,041

V ₁	-0,034	-0,033	0,076
V _m	0,071	0,002	0,028
интервал между выклевами старшего и младшего птенцов выводка	-0,003	-0,046	0,052

Таблица 11. Связь задержки локомоторной активности птенцов в «Открытом поле» с характеристиками родителей в 2012 г. В ячейках представлены коэффициенты корреляций Спирмена. *** $p < 0,001$.

Озёрная чайка, 2013 г.

Для птенцов, появившихся на свет из полных кладок (3 яйца), время, проведённое в углах установки «Закрытое поле», отрицательно коррелировало со средним объёмом яиц их родных родителей (таблица), что аналогично результатам 2011 г., а также с интервалом между выклевами старшего и младшего птенцов родного выводка (таблица 12). Чем меньше был объём яиц и чем синхроннее выклев, тем активнее птенцы. В последующих тестированиях птенцов эти результаты не воспроизводились (таблица 12).

характеристики родителей	параметры поведения в "Закрытом поле" и возраст тестирования птенцов		
	время в углах	время выхода на сушу	
	7-9 дней	13-15 дней	19-21 дней
ДВ ₁	-0,066	0,032	0,066
V ₁	-0,180	-0,052	0,190
V _m	-0,333**	0,024	0,180
интервал между выклевами старшего и младшего птенцов выводка	-0,416***	-0,224	-0,220

Таблица 12. Связь задержки локомоторной активности птенцов в «Открытом поле» с характеристиками родителей в 2013 г. В ячейках представлены коэффициенты корреляций Спирмена. *** $p < 0,001$.

Птенцы из более синхронных выводков проводили больше времени в углах «Закрытого поля» в возрасте 7-9 дней ($N=68$; $R_s=-0,415$; $p=0,000$). Этот результат может быть свидетельством генетического наследования персоналий от родителей. Возрастание концентраций желтковых андрогенов по мере откладки яиц, характерное для активных птиц, приводит к синхронизации выклева птенцов (Groothuis et al, 2008).

4.3 Связь поведенческих типов птенцов с поведением родителей и успешностью выпрашивания

В главе проверяется гипотеза о положительной связи между успешностью выпрашиваний корма у родителей и активностью формирующегося поведенческого типа птенца. Успешность выпрашиваний птенцов озёрной чайки оценивалась опосредовано, через время, проводимое родителем с выводком.

Озёрная чайка, 2012 г.

В 2012 г. задержка локомоторной активности птенцов озёрной чайки в «Открытом поле» в возрасте 13-15 дней оказалась положительно связанной с продолжительностью присутствия их родителей на своём гнезде (% от времени наблюдения) с 13-15-дневными птенцами (рис. 21).

Однако, время, проводимое с родителями в возрасте 7-9 дней, не было связано с задержкой локомоторной активности в тесте «Открытое поле» (7-9 дней: $N=27$, $R_s=-0,034$, $p=0,865$; 13-15 дней: $N=20$, $R_s=-0,099$, $p=0,677$).

На материалах 2013 г. была также обнаружена связь между временем пребывания родительских пар на гнездовой территории с 13-15-дневными птенцами и синхронностью выклева их птенцов (глава 4.2.3), которая, в свою очередь, была связана с реакцией птенцов на стрессирующую ситуацию в раннем возрасте (глава 4.3.3). Синхронность выклева птенцов, по известным нам литературным данным, может коррелировать с поведенческим типом их

матери (большая синица: Groothuis et al, 2008). Время пребывания на гнезде с подросшими птенцами скорее всего также связано с поведенческим типом взрослых птиц.

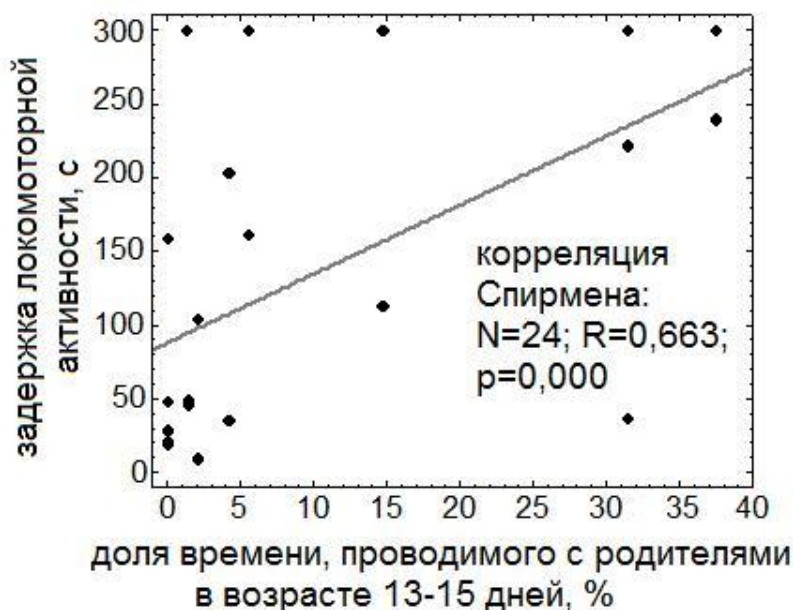


Рисунок 21. Связь времени, проводимого с родителями, с реакцией на стрессирующую ситуацию у птенцов озёрной чайки в 2012 г.

Поэтому, мы считаем, что обнаруженная нами связь времени пребывания родителей с 13-15-дневными птенцами с активностью птенцов в «Открытом поле» также может быть обусловлена генетическим наследованием поведенческого типа от родителей.

Озёрная чайка, 2013 г.

В 2013 г. время выхода птенцов на остров в «Закрытом поле» в возрасте 19-21 дней было отрицательно связано с продолжительностью присутствия родителей на гнезде в возрасте птенцов 7-9 дней (рис. 22).

Чем меньше было время, проведённое с родителями, тем активнее были птенцы. В тестах, проведённых ранее (в возрасте 7-9 и 13-15 дней), эта зависимость не проявлялась (время в углах, 7-9 дней; N=72, $R_s=0,167$, $p=0,159$; время выхода на сушу, 13-15 дней, N=72, $R_s=0,339$). Более того, птенцы, переселившиеся в чужие гнёзда в возрасте до 8 дней, продемонстрировали связь активности с временем, проведённым с приёмными родителями (рис. 23).

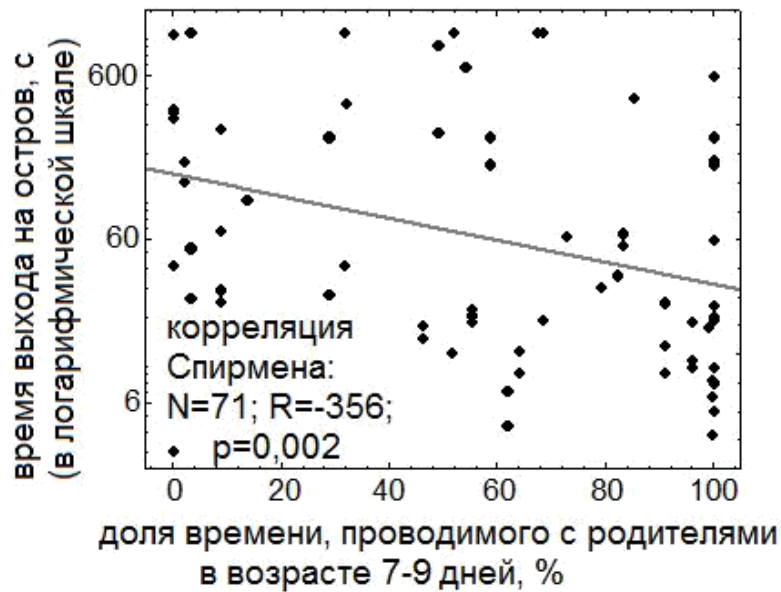


Рисунок 22. Связь времени, проводимого с родителями, с реакцией на стрессирующую ситуацию у птенцов озёрной чайки в 2013 г.

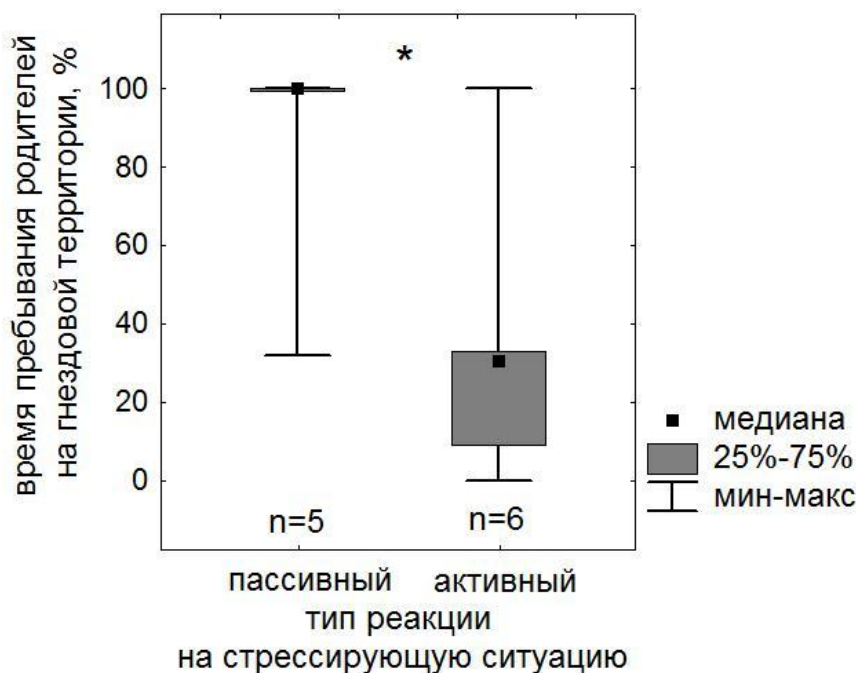


Рисунок 23. Связь между типом реакции на стрессирующую ситуацию в возрасте 19-21 день и долей времени, проведённой с приёмными родителями в возрасте 7-9 дней. Медианный тест, * $p < 0,05$.

Одной из возможных причин повышенной активности птенцов, родители которых подолгу отсутствовали на гнезде, мог быть пищевой стресс, испытываемый как птенцами, так и взрослыми птицами. Так, А.С.

Китайский и его соавторы в работах с обыкновенной моевкой (1999, 2001) показали, что родители и птенцы моевок повышают уровень циркулирующего кортикостерона в ответ на дефицит пищи. При этом, птенцы, в ответ на имплантацию кортикостерона в физиологической дозе, повышают интенсивность выпрашивания, а родители – больше времени проводят в кормовых полётах (Kitaysky et al, 1999; Kitaysky et al, 2001).

Однако, в нашем случае упитанность (BC_8) птенцов в возрасте 8 дней не была связана ни с временем присутствия родителей на гнезде с 7-9-дневными птенцами ($N=63$, $R_s=0,105$, $p=0,415$), ни с реакцией птенцов на родителя (U-тест, BC_8 , выжидающие и подбегающие, 7-9 дней: -1,7 [-5,3; 3,9] ($N=47$), 0,8 [-10,3; 8,3] ($N=10$), $p=0,660$; 13-15 дней: -2,6 [-5,8; 1,9] ($N=31$), 1,2 [-2,1; 4,6] ($N=15$), $p=0,099$; 19-21 день: -3,3 [-5,8; -1,0] ($N=15$), 0,4 [-5,2; 8,3] ($N=25$), $p=0,224$). Поэтому опосредующее влияние стресса, по крайней мере пищевого, можно исключить.

Таким образом, чем больше птенец озерной чайки проводил с родителями в раннем возрасте, тем пассивнее становилась его будущая реакция на стрессирующую ситуацию. Вероятнее всего, эта связь была обусловлена именно поведением родителей, а не генетической наследственностью или материнским эффектом.

Чёрная крачка

У чёрной крачки количество визуальных ориентаций в «Открытом поле» в возрасте 7-8 дней было положительно связано с долей успешных для птенца выпрашиваний ($N=17$; $R=0,489$; $p=0,046$). Эта связь вряд ли могла быть обусловлена генетическим наследованием персоналий от родителей или материнским эффектом, поскольку птенцы выпрашивали корм не только у своих родителей, но и у других взрослых птиц, совместно с соседними выводками. В то же время, мы не обнаружили влияния успешности выпрашиваний в возрасте 6-8 дней на активность птенца (в тесте «Открытое поле») в более позднем возрасте (количество визуальных ориентаций, 13-15 дней, $N=10$, $R_s=0,042$, $p=0,907$).

В исследованной нами колонии чёрные крачки активно выпрашивали корм как у своих, так и у чужих родителей. В совместных выпрашиваниях одновременно участвовали представители от 1 до 6 различных выводков, причём состав групп периодически менялся за счёт перемещений более старших птенцов. Скорее всего, успешность выпрашиваний, оцененная нами для птенцов в возрасте 6-8 дней, не отражала успешности выпрашиваний на протяжении всего периода жизни птенца в колонии. Таким образом, у птенцов чёрной крачки успешность выпрашиваний в раннем возрасте была положительно связана с формирующимся поведенческим типом. Однако, благодаря частым перемещениям птенцов между выпрашивающими группами, этот эффект был краткосрочным.

4.4 Связь поведенческих типов птенцов с качеством питания

Чтобы исключить прямое влияние качества питания птенцов на развитие персоналий, мы рассмотрели связи поведенческих типов с индивидуальными индексами массы. В 2013 г. у птенцов озёрной чайки не было обнаружено достоверной связи между временем выхода на остров в тесте «Закрытое поле» в возрасте 19-21 день и индексами массы на 15-й и 21-й дни жизни (корреляции Спирмена: 15 дней: $N=73$, $R=0,026$, $p=0,827$; 21 день: $N=70$, $R=-0,082$, $p=0,498$). Однако в 2011 г. индекс массы на 15й день жизни оказался отрицательно связанным с задержкой локомоторной активности в «Открытом поле» в возрасте 7-9 и 13-15 дней (корреляции Спирмена: 7-9 дней: $N=38$, $R=-0,466$, $p=0,003$; 13-15 дней: $N=39$, $R=-0,354$, $p=0,027$). Качество выкармливания птенцов озерной чайки в 2011 году было значительно ниже по сравнению с 2012 и 2013: в выводках, состоящих из двух птенцов, средняя длина черепа с клювом в 2011 г. была меньше, чем в 2012 г. (ANOVA, $p=0,006$) и 2013 (ANOVA, $p=0,003$), тогда как между 2012 и 2013 гг. таких различий не было (ANOVA, $p=0,885$). По-видимому, положительная связь активности реакции на стрессирующую ситуацию с качеством выкармливания, обнаруженная в 2011 г., была следствием отрицательной корреляции количества корма, доставляемого выводку, и

времени пребывания на гнезде (Друзья и др., 2015), проявившей себя в год со скудной кормовой базой. Массовое голодание птенцов в 2011 г. объясняет и их повышенную (по сравнению с 2012 г.) активность: в результате общего дефицита пищи родительские пары были вынуждены совершать более продолжительные кормовые вылеты, пропорционально уменьшая время пребывания на гнёздах со своими выводками. У чёрных крачек индивидуальный индекс массы на 8й день жизни был положительно связан с задержкой визуальных ориентаций в «Открытом поле» в возрасте 7-8 дней (корреляции Спирмена: $N=39$, $R=0,319$, $p=0,048$). Хорошо питавшимся птенцы были более пассивными, что исключает обусловленность связи между успешностью выпрашивания и активностью в «Открытом поле» качеством питания. Скорее всего, качество питания было самостоятельным фактором, влиявшим на поведенческий тип.

Таким образом, мы не обнаружили прямого влияния качества питания на формирование персоналий у птенцов озёрной чайки и чёрной крачки. Наш результат согласуется с литературными данными. Так, самки крыс с различными поведенческими типами не различались ни общей продолжительностью контакта с выводком, ни количеством выкормленных детёнышей (Stern, 1997), а у птенцов большой синицы масса на 14-й день жизни не была связана с реакцией на стрессирующую ситуацию (van Oers et al, 2015).

В целом, можно заключить, что высокая успешность выпрашиваний может приводить к формированию активной реакции на стресс у птенцов обоих видов. Однако для полного подтверждения нашей гипотезы необходимы дополнительные исследования, включающие проверку связи между успешностью выпрашивания птенцов озёрной чайки и временем пребывания родителей на гнезде, а также наблюдения за возрастной динамикой успешности выпрашивания у птенцов чёрной крачки.

ГЛАВА 5. ФОРМИРОВАНИЕ ПЕРСОНАЛИЙ ПРИ РАЗНЫХ ФОРМАХ ВНУТРИВЫВОДКОВОЙ КОНКУРЕНЦИИ

В главе рассмотрена возможность формирования разных поведенческих типов у птенцов одного выводка при разных формах внутривыводковой конкуренции: при выпрашивании (чёрная крачка) или при поедании общей порции корма (озёрная чайка).

Для того чтобы установить, есть ли сходство между поведенческими типами птенцов одного выводка, мы сравнивали внутривыводковую изменчивость активности реакции на стрессирующую ситуацию с межвыводковой для каждой колонии.

У 15-дневных птенцов крачек внутривыводковая изменчивость реакций на стрессирующую ситуацию на уровне тенденции была меньше межвыводковой (медианный тест, $N=20$, $\chi^2_9=16,00$, $p=0,0669$). У 15-дневных птенцов чаек в 2011 году, внутривыводковая изменчивость реакций на стрессирующую ситуацию также была на уровне тенденции меньше, чем межвыводковая (критерий Краскела-Уоллиса, 2011г.: $N=26$, $\chi^2_{12}=19,57$, $p=0,0757$), а для 2012 и 2013 гг. этот результат был достоверным (2012г., 13-15 дней: $N=41$, $\chi^2_{18}=30,09$, $p=0,0365$; 2013г., 19-21 день: $N=41$, $\chi^2_{15}=31,45$, $p=0,0076$). Недостоверность результата для птенцов чаек в 2011 г. и для птенцов крачек скорее связана с малыми размерами выборок.

Вероятно также, что недостоверность результатов для чёрной крачки и озёрной чайки в 2011 году действительно связана с наличием дифференциации поведенческих типов внутри выводков. В этом случае, в связи с высокой мобильностью птенцов крачки в изученной нами колонии (глава 2), внутривыводковая дифференциация у крачки скорее связана с попаданием птенцов одного выводка в состав разных выпрашивающих групп (глава 6), чем с внутривыводковой конкуренцией. Так же вероятно, что на внутривыводковую дифференциацию поведенческих типов у озёрной чайки в 2011 г. повлияла повышенная конкуренция на стадии поедания сибсами общей порции корма, связанная со скудностью кормовой базы (глава 4.1).

Не было обнаружено связи между количеством птенцов выводка, доживших до 8-го дня и активностью реакции на стресс в последнем тесте (чайка-2011, критерий Краскела-Уоллиса, задержка локомоторной активности (с), $N(1)=9$, $N(20)=20$, $N(3)=11$, $p=0,253$; чайка-2012, критерий Краскела-Уоллиса, задержка локомоторной активности (с), $N(1)=7$, $N(20)=35$, $N(3)=28$, $p=0,825$; чайка-2013, критерий Краскела-Уоллиса, время выхода на остров (с), $N(1)=8$, $N(20)=31$, $N(3)=30$, $p=0,808$; крачка, U-тест, задержка визуальных ориентаций (с), 1 птенец: 3,0 [2,0; 17,0] ($N=5$), 2 птенца: 3,5 [2,5; 47,5] ($N=19$), $p=0,497$).

Зависимости реакции птенцов на стрессирующую ситуацию от очередности выклева также обнаружено не было (таблица 13).

вид	год	3 птенца		2 птенца	
		N	p	N	p
озёрная чайка	2011	1	-	10	0,263
	2012	3	0,178	14	0,463
	2013	6	0,311	10	0,959
чёрная крачка	2014	1	-	10	0,799

Таблица 13. Связь реакции на стрессирующую ситуацию с очередностью выклева. Приведены количества выводков (N) и значения p для критерия Фридмана (выводки из трёх птенцов) и критерия Вилкоксона (выводки из двух птенцов).

В целом можно заключить, что в возрасте, равном половине срока пребывания птенцов в колонии, внутривыводковая дифференциация персоналий у колониальных чайковых птиц незначительна, вне зависимости от формы конкуренции за еду.

ГЛАВА 6. ВЛИЯНИЕ НЕРОДСТВЕННЫХ КОНТАКТОВ НА ФОРМИРОВАНИЕ ПЕРСОНАЛИЙ ПТЕНЦОВ

Эксперименты в условиях авиария показали, что регулярное общение с соседями и участие в территориальных конфликтах, могут быть важными для формирования социального поведения птенцов чаек (Groothuis, 1992). В частности, такой опыт способствует более раннему развитию репертуара агрессивных демонстраций (гипотеза «вызова», Wingfield et al., 1990). Кроме того, конфликты с соседями по колонии, в том числе и конфликты между взрослыми птицами, происходящие по соседству, могут сыграть роль стрессового воздействия на птенцов, а перенесённый стресс также может способствовать развитию активного поведенческого типа (Spencer, Verhulst, 2007). В данной главе проверяется предположение о том, что один из описанных механизмов может быть задействован и в формировании персоналий: высокая частота контактов с неродственными особями приводит к развитию активного поведенческого типа. У озёрных чаек, как у колониальных птиц с хорошо развитым территориальным поведением, контакты с неродственными особями слишком редки для прямого подсчёта, поэтому мы оценивали их частоту опосредовано, на основе ранее полученной корреляции со средним расстоянием до ближайших соседних гнёзд (Друзья и др., 2015).

В 2011 г. поведение птенцов озёрной чайки в «Открытом поле» не было связано с удалённостью гнезда родных родителей от гнёзд соседей ни в одном из тестов (корреляции Спирмена, 2-4 дня: R_3 и LP_1 , $N=32$, $R_s=0,101$, $p=0,581$; 7-9 дней: R_3 и LP_2 , $N=41$, $R_s=0,106$, $p=0,508$; 13-15 дней: R_3 и LP_3 , $N=40$, $R_s=0,111$, $p=0,497$).

В результате эксперимента с перекрёстным воспитанием, в пределах группы гнёзд, на которых в последствии проводили эксперимент «Открытое поле» связь между объёмом яиц и гнездовой плотностью была разрушена (корреляции Спирмена, V_1 и R_3 , $N=61$, $R_s=-0,007$, $p=0,959$; V_m и R_3 , $N=61$, $R_s=-0,068$, $p=0,575$).

Регрессионная модель десятичного логарифма задержки локомоторной активности 13-15-дневных птенцов в «Открытом поле», построенная по параметрам R_3 (расстояние от гнезда приёмных родителей до ближайших трёх гнёзд соседей) и V_1 (объём первого яйца, отложенного родными родителями) оказалась достоверной ($R^2=0,196$, $F(2, 37)=4,518$, $p=0,018$), а коэффициенты уравнения регрессии, соответствующие переменным R_3 и V_1 – статистически значимыми ($Beta(R_3)=0,335$, $p=0,031$; $Beta(V_1)=358$, $p=0,031$).

Регрессионные модели десятичных логарифмов задержек локомоторной активности 2-4 и 7-9-дневных птенцов, построенные по тем же параметрам, также были достоверными (2-4 дня: $R^2=0,246$, $F(2, 29)=4,735$, $p=0,017$; 7-9 дней: $R^2=0,212$, $F(2, 38)=5,126$, $p=0,011$), коэффициенты уравнения регрессии, соответствующие переменной V_1 были статистически значимыми (2-4 дня: $Beta(V_1)=0,477$, $p=0,007$; 7-9 дней: $Beta(V_1)=0,470$, $p=0,003$), а коэффициенты, соответствующие R_3 – не были статистически значимыми (2-4 дня: $Beta(R_3)=-0,077$, $p=0,642$; 7-9 дней: $Beta(R_3)=0,131$, $p=0,380$).

Наши результаты демонстрируют роль гнездовой плотности в формировании персоналий птенцов озёрной чайки: чем меньше расстояние до соседских гнёзд, тем активнее птенцы. Влияние неродственных социальных контактов на поведенческий тип вступает в силу в возрасте 9-15 дней. Это соответствует возрасту, в котором птенец начинает принимать активное участие в защите гнездовой территории (Харитонов, 1981; Ros, 1999).

В 2013 году птенцы, вышедшие на остров «Закрытого поля» в возрасте 19-21 день раньше остальных (пассивные), жили дальше от соседних гнёзд (рис. 24). Это подтверждает результаты 2011 года и наше изначальное предположение о положительной связи между частотой контактов с неродственными особями и активностью развивающегося у птенцов поведенческого типа.

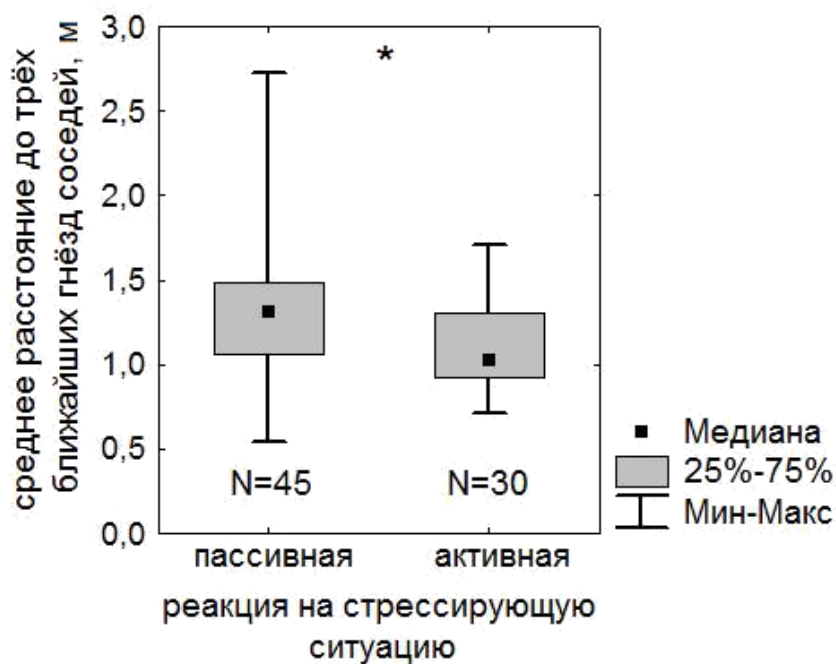


Рисунок 24. Связь реакции на стрессорную ситуацию с близостью гнёзд соседей у птенцов озёрной чайки в 2013 г. * $p < 0,05$, критерий Манна-Уитни.

Интересно то, что в том же 2013 г., родители, подолгу пребывавшие на гнездовой территории со своими выводками, селились ближе к соседям (рис. 25). В соответствии с нашими результатами, описанными в главе 4.3, долгое пребывание родителей со своими выводками способствует формированию пассивного поведенческого типа у птенцов озёрной чайки. То есть, если бы неродственные контакты не способствовали развитию активного поведенческого типа, у птенцов, живущих в условиях высокой гнездовой плотности формировался бы скорее пассивный поведенческий тип.

Мы видим два основных объяснения положительному влиянию гнездовой плотности на развитие поведенческого типа. Первое объяснение состоит в том, что постоянные взаимодействия с птенцами из соседних выводков способствуют более раннему развитию агрессивного поведения (Groothuis, 1992), и это, в конце концов, приводит к большей агрессивности во взрослом состоянии и развитию активного поведенческого типа в целом. Полученная нами положительная связь между агрессивностью птенцов в возрасте 7-21 день и активностью реакции на стресс в 19-21 день (глава 3.4)

подтверждает это предположение. Однако, мы обнаружили и свидетельства против него. У мышат повышение концентрации плазменного тестостерона, аналогичное кратковременному повышению уровня тестостерона у птенцов чайковых птиц, вступающих в агрессивные взаимодействия, приводит к снижению активности у неагрессивной линии и не влияет на активность изначально агрессивных особей (de Ruiter et al., 1992). У крачек птенцы, вступавшие в агрессивные взаимодействия с соседями в возрасте 3-8 дней также оказались пассивнее неагрессивных (глава 3.4).

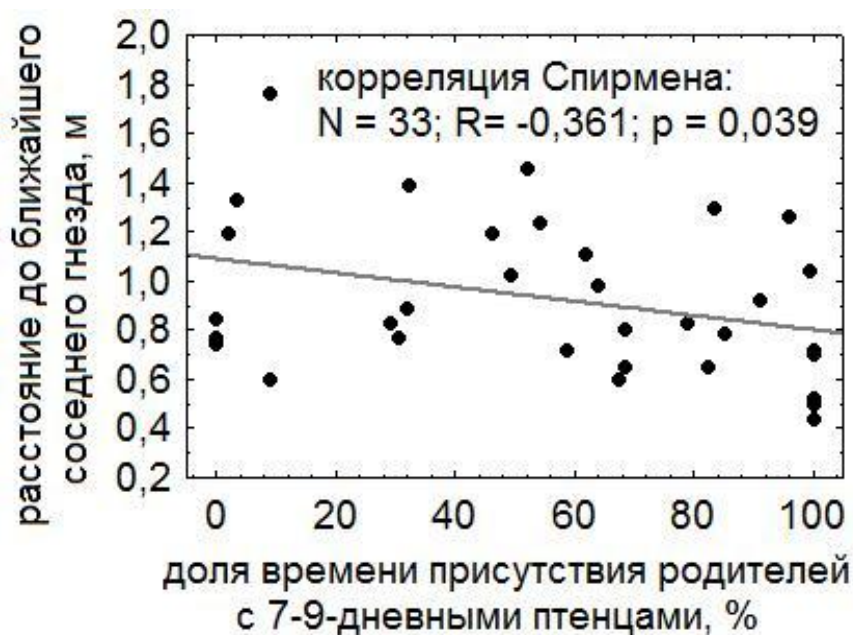


Рисунок 25. Связь поведения родительских пар озёрной чайки с близостью гнёзд соседей, в 2013 г.

Второе объяснение мы видим в том, что постоянные конфликты между взрослыми особями, происходящие на участках повышенной гнездовой плотности, оказывают существенное стрессовое воздействие на птенцов, которое и приводит к развитию у них активного поведенческого типа в более позднем возрасте. Действительно, многие исследования показали, что перенесённый в раннем возрасте стресс может способствовать развитию активного поведенческого типа у взрослого животного, или, по крайней мере, усиливать проявление некоторых поведенческих характеристик, свойственных активному поведенческому типу. Так, введение кортикостерона птенцам зебровой амадины способствовало снижению

неофобии в более позднем возрасте, при этом, правда, снижая способность к доминированию (Spencer et al, 2007). Введение кортикостерона повышало интенсивность выпрашивания у птенцов домового воробья (Loiseau et al, 2007) и обыкновенной моевки (Kitaysky et al, 2001). Голодание или присутствие конкурентов при выпрашивании у птенцов большой синицы не только повышало интенсивность выпрашивания у птенцов, но и через несколько месяцев приводило к развитию активного поведенческого типа (Carere et al., 2005).

На данном этапе наших исследований мы считаем более вероятным второе предположение. Влияние участия в агрессивных контактах с другими птенцами и взрослыми птицами на развитие поведенческого типа у птенцов озёрной чайки нуждается в дальнейшем изучении. В частности, мы предполагаем расширить уже существующую выборку наблюдений контактов птенцов с соседями при помощи многолетнего сбора данных с использованием стандартизованного протокола, а межгодовые различия условий среды учесть, используя адекватные статистические методы, приняв год исследования за один из факторов.

В 2012 г. гнездовая плотность была значительно выше, чем в другие годы (2011: 1,08 [0,81; 1,94] (N=119); 2012: 0,8 [0,62; 1,07] (N=131); 2013: 1,13 [0,88; 1,37] (N=171); U-тест с поправкой Бонферрони, $p=0,000$), наблюдался дефицит мест для постройки гнёзд, а активные птенцы жили в гнёздах, более удалённых от ближайших соседей (рис. 26), что, на первый взгляд, противоречит результатам 2013 года.

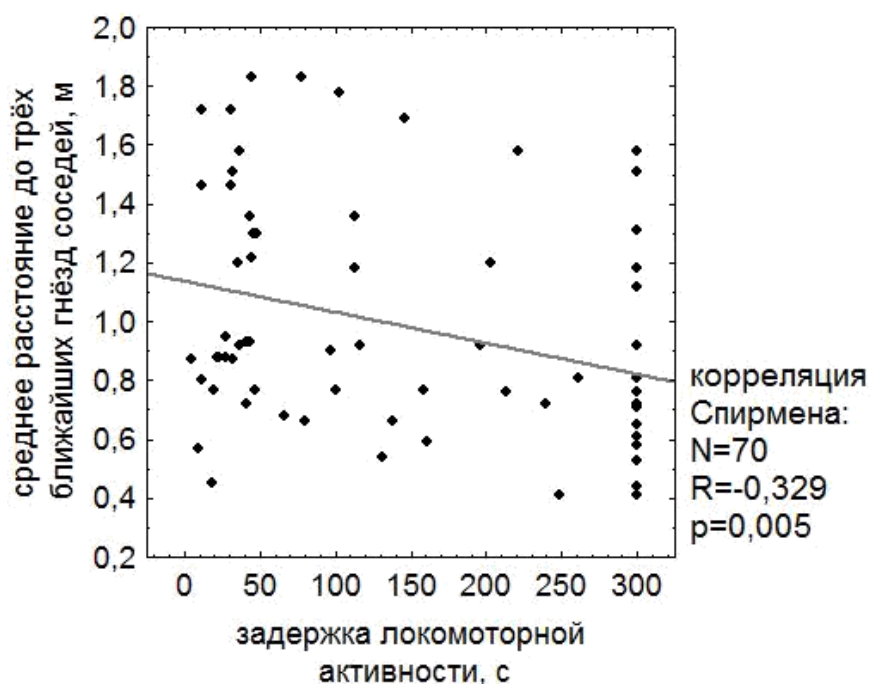


Рисунок 26. Связь реакции на стрессирующую ситуацию с близостью гнёзд соседей у птенцов озёрной чайки в 2012 г.

Возможно, наблюдаемый результат отражает наследуемость персоналий: более конкурентоспособные активные родители в условиях дефицита гнездовых мест занимали большие территории. Кроме того, расстояние до ближайших гнёзд соседей в условиях повышенной гнездовой плотности не могло дать адекватной оценки частоты контактов с соседями: частота взаимодействий между неродственными особями могла иметь одинаково высокий уровень на всех участках колонии, вне зависимости от их относительной гнездовой плотности.

Положительную связь активности птенцов с расстояниями до ближайших гнёзд можно объяснить и воздействием на персоналии материнского эффекта. Показано, что озерные чайки, более агрессивные во время размножения, гнездятся более разреженно (Bukacinska, Bukacinski, 1993), а в желтках яиц из разреженно расположенных гнезд содержание тестостерона выше (Groothuis, Schwabl, 2002). Независимо от влияния соседского окружения, у озёрных чаек повышение концентрации тестостерона в желтках яиц может интенсифицировать проявление у птенцов агрессивных демонстраций (Muller et al., 2009), и демонстраций

выпрашивания (Schwabl, 1993; Eising et al, 2003), приводя к развитию активного поведенческого типа.

В целом, и территориальная агрессивность (гл. 3.4), и интенсивность выпрашивания (гл. 3.2) у птенцов озёрной чайки были выше в 2012 г., чем в 2013 г. Формированию у птенцов 2012 г. более активного поведенческого типа, могла способствовать повышенная, по сравнению с 2013 г., гнездовая плотность, приведшая к более частым контактам между соседними выводками.

По-видимому, высокая частота неродственных социальных контактов действительно может способствовать формированию у птенцов озёрной чайки активного поведенческого типа.

У чёрной крачки количество птенцов, к возрасту 6-8 дней переселившихся с родного гнезда на соседние и выпрашивающих корм совместно с птенцами из других выводков, достигало 90,9% (50 из 55). Количество старших неродственных птенцов, участвовавших в таких выпрашиваниях, было отрицательно связано с задержкой визуальных ориентаций в «Открытом поле» в возрасте 7-8 и 13-15 дней (7-8 дней: $N=32$, $R=-0,409$, $p=0,020$; 13-15 дней: $N=19$, $R=-0,582$, $p=0,009$). Даже у облигатно-колониальных видов, для которых характерно образование плотных группировок птенцов из разных выводков («яслей»), взрослые птицы опекают лишь собственные выводки (Панов, 1983). Стоит ожидать, что чёрные крачки, относящиеся к видам с более развитой территориальностью, тем более кормят только своих птенцов. В таком случае, успешность выпрашиваний не зависит от состава совместно выпрашивающих групп. Мы полагаем, что у крачек участие в процессе выпрашивания чужих старших (более быстрых и сильных) птенцов провоцировало более интенсивное выпрашивание у своих младших, способствуя развитию активного поведенческого типа. Подобный результат был продемонстрирован ранее для птенцов большой синицы: присутствие конкурентов, выпрашивающих более интенсивно, не только повышало у генетически пассивных птенцов собственную интенсивность выпрашивания, но и способствовало развитию активного поведенческого типа (Carere et al, 2005).

Таким образом, частые контакты птенцов с неродственными особями приводят к формированию активного типа у обоих видов. У озёрной чайки эти контакты преимущественно агрессивны, а у чёрной крачки – связаны с совместным выпрашиванием корма птенцами из разных выводков, усиливающим конкуренцию за еду.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование комплекса поведенческих характеристик птенцов озёрной чайки и чёрной крачки показало, что реакция птенцов на стрессирующую ситуацию устойчива в онтогенезе и связана с агрессивностью у обоих видов, у чайки – положительно, а у крачки – отрицательно. Последнее, вероятно, распространяется только на птенцов и связано с особенностями развития поведенческого синдрома. Для птенцов озёрной чайки также показана отрицательная связь реакции на стрессирующую ситуацию со склонностью к клептопаразитизму в форме краж еды с чужих гнёзд, а для птенцов чёрной крачки – положительная связь с клептопаразитизмом в форме выхватывания порций еды у других птенцов в процессе кормления родителями. Для озёрной чайки были также показаны связи реакции птенцов на стрессирующую ситуацию с неофобией, исследовательской активностью и интенсивностью выпрашивания. Таким образом, в исследованных популяциях были обнаружены поведенческие синдромы, что позволило в дальнейшем использовать уровни активности реакции на стрессирующую ситуацию как маркеры поведенческих типов птенцов.

Для птенцов чёрной крачки была показана положительная связь между долей успешных выпрашиваний корма у родителей в возрасте 6-8 дней и активностью реакции на стрессирующую ситуацию в том же возрасте. Для птенцов озёрной чайки была выявлена отрицательная связь между временем, проводимым с родителями в возрасте 7-9 дней и активностью реакции на стрессирующую ситуацию в возрасте 19-21 день. У птенцов чаек стимулом для выпрашивания служит вид родительского клюва, а время, проводимое родителями на гнездовой территории, отрицательно связано с количеством корма, доставляемого выводку. Таким образом, для птенцов чаек доля успешных выпрашиваний корма отрицательно связана со временем, проводимым с родителями. Поэтому, полученные результаты были интерпретированы как положительная зависимость активности

развивающегося поведенческого типа от успешности выпрашиваний в раннем возрасте для обоих видов.

У крачек птенцы конкурируют при выпрашивании индивидуальных порций корма у родителей. В отличие от них, птенцы чаек объединяют свои усилия при выпрашивании общей порции корма и конкурируют уже на стадии её поедания. Сравнение уровней дифференциации поведенческих типов внутри выводков исследуемых видов показало, что в возрасте, равном половине срока пребывания птенцов в колонии, внутривыводковая дифференциация персоналий у колониальных чайковых птиц незначительна, вне зависимости от формы конкуренции за еду.

Эксперимент с перекрёстным воспитанием птенцов озёрной чайки показал положительную зависимость активности формирующегося у птенцов поведенческого типа от плотности гнездования в районе проживания. Эта зависимость была вновь обнаружена в другой год и в другой колонии со сходной плотностью гнездования, для птенцов воспитанных родными родителями. Однако в колонии, характеризующийся дефицитом мест гнездования и повышенной гнездовой плотностью, активный поведенческий тип развивался у птенцов, проживавших на более разреженных участках.

С ростом гнездовой плотности увеличивается частота агрессивных взаимодействий между птенцами и неродственными особями всех возрастов, а также частота и агрессивность конфликтов между взрослыми птицами. Стрессированность птенцов, вызванная этими конфликтами, может способствовать развитию активного поведенческого типа. Кроме того, более частое участие в агрессивных конфликтах способствует раннему развитию агрессивного поведения и, возможно, также играет роль в формировании персоналий. Таким образом, неродственные социальные контакты действительно могут способствовать формированию у птенцов озёрной чайки активного поведенческого типа. Однако это влияние выражено лишь при умеренной гнездовой плотности, легко перекрываясь другими эффектами в условиях дефицита мест гнездования.

Для птенцов чёрной крачки было показано, что формированию активного поведенческого типа может способствовать участие в выпрашивании корма старших птенцов из других выводков, являющихся более сильными конкурентами, чем родные sibсы.

ВЫВОДЫ

1. В популяциях озёрной чайки и чёрной крачки выявлены устойчивые связи между поведенческими характеристиками (поведенческие синдромы): уровень активности птенцов в стрессирующей ситуации устойчив в ходе раннего онтогенеза и связан с другими особенностями поведения. У чайки это положительные связи с исследовательской активностью, территориальной агрессивностью и интенсивностью выпрашивания корма у родителей, и отрицательные – с неохобией и склонностью к клептопаразитизму. У крачки – отрицательная связь с агрессивностью вне территориального контекста и положительная – со склонностью к клептопаразитизму.

2. Формированию активного поведенческого типа у озёрной чайки способствуют более кратковременные визиты родителей к птенцам в раннем возрасте. У обоих видов с формированием активного поведенческого типа связана успешность выпрашиваний, что подтверждает гипотезу об участии обучения в этом процессе.

3. Как у птенцов озёрной чайки, так и у птенцов чёрной крачки, в пределах выводка формируются сходные поведенческие типы. Межвыводковые различия реакций на стрессирующую ситуацию превышают внутривыводковые. Не обнаружено связи поведенческого типа с возрастными различиями сибсов. По крайней мере в первой половине жизни птенцов в колонии, влияние внутривыводковой конкуренции на развитие поведенческих типов незначительно, вне зависимости от её формы.

4. Частые контакты птенцов с неродственными особями приводят к формированию активного поведенческого типа у обоих видов. У чёрной крачки эти контакты связаны с совместным выпрашиванием корма птенцами из разных выводков, усиливающим конкуренцию при выпрашивании. У озёрной чайки эксперимент с перекрёстным воспитанием выявил роль гнездовой плотности в формировании активной реакции на стрессирующую ситуацию.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Ацаркина Н.В. Индивидуальные поведенческие характеристики разведчиков и мобилизованных фуражиров у рыжих лесных муравьёв (Hymenoptera: Formicidae) / Н.В. Ацаркина, И.К. Яковлев, Ж.И. Резникова // Евразийский энтомологический журнал. – 2014. – Т. 13. № 3. – С. 209-218.

Белов А.Б. Зоонозный (птичий) грипп. Прогнозы пандемии и реальность / А.Б. Белов, П.И. Огарков // Журнал микробиологии. – 2008. – № 1. – С. 90-95.

Болотников А.М. О возможных причинах, обуславливающих варьирование длины и ширины птичьих яиц и методах оценки их объема / А.М. Болотников, В.А. Тарасов // Гнездовая жизнь птиц. Пермь: ПГУ. – 1977. – С. 9-12.

Болотников А.М. Происхождение и эволюция колониального гнездования птиц / Болотников А.М., Дьяконов Ю.В., Литвинов Н.А., Скрылева Л.Ф. // Теоретические аспекты колониальности у птиц: Материалы совещания (16-18 октября 1984 г., г. Пущино). – М.: Наука. – 1985. – С. 11-14.

Бородулина Т.Л. Биология и хозяйственное значение чайковых птиц южных водоёмов СССР / Т.Л. Бородулина // Тр. Ин-та морфологии животных им. А.Н. Северцова. М.: Изд-во АН СССР. – 1960. – Вып. 32. – С.3-130.

Бородулина Т.Л. К биологии болотных крачек / Т.Л. Бородулина // Тр. Ин-та морфологии животных им. А.Н. Северцова. М.: Изд-во АН СССР. – 1953. – Вып. 9. – С. 100-117.

Будаев С.В. Индивидуальные различия поведения и механизмы экологической дифференциации на примере рыб / С.В. Будаев, В.Н. Михеев, Д.С. Павлов // Журнал общей биологии. – 2015. – Т. 76. – № 1. – С. 26-47.

Виксне Я.А. Озерная чайка – *Larus ridibundus* Linnaeus, 1766 / Я.А. Виксне // Птицы СССР. Чайковые – М.: Наука. – 1988. – С. 85-98.

Виксне Я.А. Семейство Laridae / Я.А. Виксне // Птицы Латвии: Территориальное размещение и численность. Рига: Зинатне. – 1983. – С. 98-112.

Водолажская Т.И. О режиме насиживания озерной чайки / Т.И. Водолажская // Орнитология. М.: Изд-во МГУ. – 1979. – Вып. 14. – С. 206-207.

Гаузер М.Е. Адаптивная ценность различных типов колониального гнездования у чайковых при отсутствии пресса хищничества / М.Е. Гаузер // Колониальность у птиц: структура, функции, эволюция – Куйбышев: КГУ, 1983. – С. 121-143.

Гольцман М. Е. Что мы теряем, не развивая долговременных полевых индивидуально-ориентированных исследований / М.Е. Гольцман, Е.П. Крученкова // VI Всероссийская конференция по поведению животных. Материалы научной конференции. — Товарищество научных изданий КМК Москва. – 2017. – С. 32-32.

Дегтярев А.Г. Озерная чайка в Центральной Якутии / А.Г. Дегтярев, В.Г. Дегтярев, А.Г. Ларионов // Распространение и численность озерной чайки. М.: Наука. – 1981. – С. 94-98.

Долгушин И.А. Отряд Чайки - Lariformes / И.А. Долгушин // Птицы Казахстана. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР. – 1962. – Т.2. – С. 246-327.

Друзьяка А.В. Выбор родительской стратегии у чайковых зависит от успеха в территориальной конкуренции / А.В. Друзьяка, Д.А. Вайнер, А.Ю. Зотов, М.А. Потапов, В.И. Евсиков // Доклады академии наук. – 2005. – Т. 404, № 6. – С. 846-849.

Друзьяка А.В. Раннее развитие агрессивного поведения и ускоренный рост птенцов озерной чайки (*Larus ridibundus*) в условиях разреженного гнездования / А.В. Друзьяка, М.А. Минина, З.В. Часовских // Зоологический журнал. – 2015. – Т.94. – №1. – С. 1-14.

Зиновьев В.И. Птицы лесной полосы европейской части СССР (Ржанкообразные). / В.И. Зиновьев // Калинин: Калинин. ун-т. – 1980. – 83 с.

Зорина З.А. Основы этологии и генетики поведения: Учебник / З.А. Зорина, И.И. Полетаева, Ж.И. Резникова // 3-е изд., испр. и доп. М.: Издательство Московского университета. – 2013.

Зубакин В.А. Сравнительная экология колониального гнездования чайковых птиц. / В.А. Зубакин // Дис. канд. биол. наук. М.: МГУ. – 1976. – 173 с.

Зубакин В.А. Принцип первоначального разнообразия в эволюции пространственно-этологических структур у птиц / В.А. Зубакин // Современные проблемы изучения колониальности у птиц. Симферополь; Мелитополь. – 1990. – С. 22-26.

Зубакин В.А. Чайковые птицы Московской области и их адаптация к антропогенному ландшафту / В.А. Зубакин // Научные основы обследования колониальных гнездовых околотовных птиц. М.: Наука. – 1981. – С. 51-56.

Зубакин В.А. Черная крачка – *Chlidonias niger* Linnaeus, 1758 / В.А. Зубакин // Птицы СССР. Чайковые – М.: Наука. – 1988. – С. 258-268.

Зыкова Л.Ю. Роль социальных факторов в репродуктивном поведении серебристой чайки (*Larus argentatus* Pontopp) // Колониальность у птиц: структура, функции, эволюция – Куйбышев: КГУ, 1983. – С. 143-157.

Исаков Ю.А. Материалы по экологии обыкновенной чайки (*Larus ridibundus* L.) / Ю.А. Исаков, М.К. Крумина, М.Л. Распопов // Очерки природы Подмосковья и Московской области. М.: МОИП. – 1947. – С. 104-187.

Королев В.Ю. ЕМ-алгоритм, его модификации и их применение к задаче разделения смесей вероятностных распределений. Теоретический обзор [Текст] / В.Ю. Королев // М: ИПИ РАН. – 2007.

Мальчевский А.С. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий / А.С. Мальчевский, Ю.Б. Пукинский // Л.: Изд-во ЛГУ. – 1983. – Т.1. – 480 с.

Мельников М.В. Эколого-морфологические особенности пространственной структуры колоний птиц / М.В. Мельников // Автореферат канд. биол. наук. – М., 1997. – 16 с.

Михельсон Х.А. Изучение динамики популяций некоторых уток в Латвии сплошным кольцеванием насиживающих самок и утят / Х.А.

Михельсон, Г.Т. Леиньш, В.А. Климпиныш, В.К. Лиєпа // Орнитология. – М., 1963. – Вып. 6. – С. 280-292.

Мищенко А.Л. Значение рыборазводных прудов для сохранения орнитофауны в условиях антропогенного ландшафта Московской области / А.Л. Мищенко // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1983. – Т.88. – Вып. 4. – С. 15-25.

Мянд Р.К. К проблеме количественной оценки соотношения колониальности и территориальности / Р.К. Мянд // Современные проблемы изучения колониальности у птиц: Материалы 2-го совещания по теоретическим аспектам колониальности у птиц (26 сентября – 1 октября 1988 г., г. Мелитополь). – Симферополь, Мелитополь: СОНАТ. – 1990. – С. 151-157.

Панов Е.Н. Колониальное гнездование у птиц: общий обзор / Е.Н. Панов // Колониальность у птиц: структура, функции, эволюция – Куйбышев: КГУ. – 1983. – С. 7-37.

Панов Е.Н. Поведение хохотуны (*Larus argentatus cachinans*) на поздних стадиях репродуктивного цикла / Е.Н. Панов, Л.Ю. Зыкова // Зоол. журн. – 1981. – Т. 60, вып. 9. – С. 1658-1669.

Панов Е.Н. Социально обусловленная смертность у птенцов в колониях черноголового хохотуна (*Larus ichthyaetus*). 2. Динамика и размах ювенильной смертности в колониях с различной пространственной структурой/ Е.Н. Панов, Л.Ю. Зыкова // Зоол. журн. – 1982. – Т. 61. – № 9. – С. 1369-1412.

Пыжьянов С.В. Серебристая чайка на Байкале / С.В. Пыжьянов // Иркутск: ИГПУ. – 1997. – 70 с.

Пыжьянов С.В. Механизмы поддержания численности локальных группировок и плотности населения у факультативно-колониальных чайковых/ С.В. Пыжьянов // Автореф. ... д-ра биол. наук. – Иркутск, 1998. – 34 с.

Самородов Ю.А. Экология озерной чайки Наурзумского заповедника (Северный Казахстан) / Ю.А. Самородов // Экология птиц бассейна оз. Байкал. Иркутск: Иркут, ун-т. – 1979. – С. 101-125.

Тарасов В.А. Объем яйца как тест для изучения структуры колонии грачей / В.А. Тарасов // Гнездовая жизнь птиц. – Пермь: ПГУ, 1977. – С. 49-51.

Сиохин В.Д. Ржанкообразные. Колониальные гидрофильные птицы юга Украины под ред. И.И. Черничко./ В.Д. Сиохин, И.И. Черничко, Т.Б. Ардамацкая и др. // Киев: Наук. Думка, 1988. – 176 с.

Фридман В.С. Урбанизация «диких» видов птиц в контексте эволюции урболандшафта / В.С. Фридман, Г.С. Ерёмкин // - Москва, Биологический факультет МГУ. – 2008. – 141 с.

Харитонов С.П. К вопросу о территории и регуляции плотности колонии обыкновенной чайки (*Larus ridibundus*) / С.П. Харитонов // Lindude Kaitumine. Ornitol. kogumik. Tallinn: Valgus. – 1978. – К. 8. – Lk. 82-98.

Харитонов С.П. Взаимоотношения озерных чаек (*Larus ridibundus*) в локальной группировке в пределах колонии / С.П. Харитонов // Зоологический журнал. – 1981. – Т.60. – № 6. – С. 871-877.

Харитонов С.П. Пространственные связи и групповые взаимоотношения озерных чаек в гнездовой период / С.П. Харитонов // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Изд-во МГУ. – 1983. – 16 с.

Харитонов С.П. Процесс формирования пар у озерных чаек / С.П. Харитонов, В.А. Зубакин // Зоологический журнал – 1984. – Т. 63. – № 1. – С. 95-104.

Харитонов С.П. Доминантные отношения между гнездящимися озерными чайками (*Larus ridibundus*) / С.П. Харитонов // Зоологический журнал. – 1989. – Т. 68. – № 7. – С. 110-118.

Харитонов С.П. Пространственно-этологическая структура колоний околородных птиц / С.П. Харитонов // Зоологический журнал. – 2011. – Т.90. – № 7. – С. 846-860.

Целлариус А.Ю. Социальные отношения между самцами и самками у скальной ящерицы браунера (*darevskia brauneri*, *lacertidae*). 2. Поиск постоянного участка обитания, критерии выбора социального партнера и факторы дружественной интеграции диад / А.Ю. Целлариус, Е.Ю. Целлариус, Э.А. Галоян // Зоологический Журнал. – 2016. – Т. 95. – № 11. – С. 1343–1353.

Adams M.J. Personality structure and social style in macaques / M.J. Adams, B. Majolo, J. Ostner, O. Schülke, A. De Marco, B. Thierry, A. Weiss // Journal of Personality and Social Psychology. – 2015. – № 109. – P. 338 –353.

Archer J. A further analysis of responses to a novel environment by testosterone-treated chicks / J. Archer // Behavioral Biology. – 1973. – V. 9. – № 3. – P. 389–396.

Arnqvist G. Sexual cannibalism in the fishing spider and a model for the evolution of sexual cannibalism based on genetic constraints. / G. Arnqvist, S. Henriksson // Evolutionary Ecology. – 1997. – V. 11. – № 3. – P. 255-273.

Baggrman B. Observations on the behaviour of the black tern, *Chlidonias n. niger*, in the breeding area / B. Baggrman, G.P. Baerends, H.S. Heikens, J.K. Mook // Ardea. – 1956. – V.44. – № 1/3. – P. 1-71.

Bailey J.N. The association of DRD4 and novelty seeking is found in a nonhuman primate model / J.N. Bailey, S.E. Breidenthal, M.J. Jorgensen, J.T. McCracken, L.A. Fairbanks // Psychiatric Genetics. – 2007. – V. 17. – P. 23-27.

Becker P.H. Egg size in Herring Gulls (*Larus argentatus*) on Mellum Island North Sea, West Germany: the influence of nest vegetation, nest density, and colony development / P.H. Becker, M. Erdelen // Colonial Waterbirds. – 1986. – V. 9. – P. 68-80.

Bell A.M. Future directions in behavioral syndromes research / A.M. Bell // Proceedings of the Royal Society. London Series B. – 2007. – V. 274. – P. 755-761.

Bengston, S.E. The development of collective personality: the ontogenetic drivers of behavioral variation across groups / S.E. Bengston, J.M. Jandt //

Frontiers in Ecology and Evolution. – 2014. – V. 2. – doi:10.3389/fevo.2014.00081

Benus R.F. Heritable variation in aggression as a reflection of individual coping strategies / R.F. Benus, B. Bohus, J.M. Koolhaas, G.A. Oortmerssen // *Experientia*. – 1991. – V.47. – P. 1008–1019.

Benus R.F. Individual differences in behavioural reaction to a changing environment in mice and rats / R.F. Benus, J.M. Koolhaas, G.A. van Oortmerssen // *Behaviour*. – 1987. – V.100. – P. 105–22.

Benus R.F. Litter composition influences the development of aggression and behavioural strategy in male *Mus domesticus* / R.F. Benus, C. Henkelmann // *Behaviour*. – 1998. – V.135. – P. 1229–1249.

Bohus B. Neuroendocrine states and behavioral and physiological stress responses / B. Bohus, R.F. Benus, D.S. Fokkema, J.M. Koolhaas, C. Nyakas, G.A. van Oortmerssen et al. // In: De Kloet ER, Wiegant VM, De Wied D, editors. *Progress in brain research*, Amsterdam: Elsevier. – 1987. – P. 57–70.

Both C. Pairs of extreme avian personalities have highest reproductive success / C. Both, N.J. Dingemanze, P.J. Drent, J.M. Tinbergen // *Journal of Animal Ecology*. – 2005. – V. 74. – № 4. – P. 667–674.

Bouchard T.J. Genes, evolution, and personality / T.J. Bouchard, J.C. Loehlin // *Behavioural genetics*. – 2001. – V. 31. – № 3. – P. 243–273.

Briskie J.V. Begging intensity of nestling birds varies with sibling relatedness / J.V. Briskie, C.T. Naugler, S.M. Leech // *Proceedings of the Royal Society of London B*. – 1994. – V. 258. – P. 73–78.

Budaev S. Individuality in fish behavior: Ecology and comparative psychology / S. Budaev, D. Zworykin // *J. Ichthyol.* – 2002. – V. 42. – Supplement. P. S189–S195

Bukacinska M. The Effect of Habitat Structure and Density of Nests on Territory Size and Territorial Behaviour in the Black-headed Gull (*Larus ridibundus* L.) / M. Bukacinska, D. Bukacinski // *Ethology*. – 1993. – V. 94. – P. 306–316.

Bukaciński D. Adoption of chicks and the level of relatedness in common gull, *Larus canus*, colonies: DNA fingerprinting analyses / D. Bukaciński, M. Bukacińska, T. Lubjuhn // *Animal Behaviour*. – 2000. – V. 59. – № 2. – P. 289–299.

Burger J. Nest site selection in expanding population of Herring Gull *Larus argentatus* / J. Burger, F. Lesser // *J. Field Ornithol.* – 1980. – V. 45. – P. 270-280.

Buss D.M. Evolutionary Personality Psychology / D.M. Buss // *Annual Review of Psychology*. – 1991. – P. 42. – № 1. – P. 459–491.

Caldji C. Maternal care during infancy regulates the development of neural systems mediating the expression of behavioral fearfulness in adulthood in the rat / C. Caldji, B. Tannenbaum, S. Sharma, D. Francis, P.M. Plotsky, M.J. Meaney // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. – 1998. – V. 95. – № 9. – P. 5335–5340.

Carere C. Effect of social defeat in a territorial bird (*Parus major*) selected for different coping styles / C. Carere, D. Welink, P.J. Drent, J.M. Koolhaas, T.G.G. Groothuis // *Physiology Behavior*. – 2001. – V. 73. – P. 427–433.

Carere C. Fecal corticosteroids in a territorial bird selected for different personalities: daily rhythm and the response to social stress / C. Carere, T.G.G. Groothuis, E. Mostl, S. Daan, J.M. Koolhaas // *Hormones and Behavior*. – 2003. – V. 43. – № 5. – P. 540-548.

Carere C. Shy and bold great tits (*Parus major*): Body temperature and breath rate in response to handling / C. Carere, K. Van Oers // *Stress Physiology Behavior*. – 2004. – V. 82. – P. 905–912.

Carere C. Epigenetic effects on personality traits: early food provisioning and sibling competition / C. Carere, P.J. Drent, J.M. Koolhaas, T.G.G. Groothuis // *Behavior*. – 2005. – V. 142. – № 9-10. – P. 1329-1355.

Chapman M.B.A. Factors influencing reproductive success and nesting strategies in black terns / M.B.A. Chapman // *Dissertation, Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, Canada*. – 1986.

Charrier I. Acoustic communication in a black-headed gull colony: how do chicks identify their parents? / I. Charrier, N. Mathevon, P. Jouventin, T. Aubin // *Ethology*. – 2001. – V. 107. – P. 961-974.

Compaan J.C. Differential effects of neonatal testosterone treatment on aggression in two selection lines of mice / J.C. Compaan, A.J.H. de Ruiter, J.M. Koolhaas, G.A. van Oortmerssen, B. Bohus // *Physiology Behavior*. – 1992. – V. 51. – № 1. – P. 7-10.

Costa J.P.T. NEO personality inventory / J.P.T. Costa, R.R. McCrae // *Psychological Assessment Resources* - Odessa. – 1989.

Cotton P.A. Chick begging strategies in relation to brood hierarchies and hatching asynchrony / P.A. Cotton P.A., J. Wright, A. Kacelnik // *The American Naturalist*. – 1999. – V. 153. – P. 412–420.

Coulson J.C. The effect of age and nest density on the time of breeding of the Kittiwake / J.C. Coulson, E. White // *Ibis*. – 1960. – V. 102. – P. 71-84.

Coulson J.C. Differences in the quality of birds nesting in the centre and on the edges of a colony / J.C. Coulson // *Nature*. – 1968. – V. 217. – P. 478-479.

Coulson J.C. Changes in the breeding biology of the herring gull (*Larus argentatus*) induced by reduction in the size and density of the colony / J.C. Coulson, N. Duncan, C. Thomas // *J. Animal Ecology*. – 1982. – V. 51, № 4. – P. 346-349.

Cramp S. The Birds of the Western Palearctic / S. Cramp // Oxford, London, New York: Oxford Univ. Press. 1985. – V.4. – 960 p.

Cuthbert N.L. A nesting study of the Black Tern in Michigan / N.L. Cuthbert // *Auk*. – 1954. – V. 71. – P. 36-63.

Daniewski W. Effectiveness of divergent selection for open-field activity in rabbits and correlated response for body weight and fertility / W. Daniewski, T. Jezierski // *Behavioural genetics*. – 2003. – V. 33. – № 3. – P. 337-345.

de Ruiter A.J.H. Differential testosterone secretory capacity of the testes of aggressive and nonaggressive mice during ontogeny / A.J.H. de Ruiter, J.M.

Koolhaas, J.N. Keijser, G.A. van Oortmerssen // *Aggressive Behavior*. – 1992. – V. 18. – № 2. – P. 149-157.

de Waal F.B.M. Bonobo sex and society / F.B.M. de Waal // *Scientific American*. – 1995. – V. 272. – P. 58–64.

de Witt T.J. Costs and limits of phenotypic plasticity / T.J. de Witt, A. Sih, D.S. Wilson // *Trends in Ecology & Evolution*. – 1998. – V.13. – № 2. – P. 77-81.

Dingemanse N.J. Fitness consequences of avian personalities / N.J. Dingemanse, C. Both, P.J. Drent, J.M. Tinbergen // *Proceedings of the Royal Society of London B*. – 2004. – V. 271. – № 1541. – P. 847-852.

Dingemanse N.J. The relation between dominance and exploratory behaviour is context-dependent in wild great tits / N.J. Dingemanse, P. de Goede // *Behavioural Ecology*. – 2004. – V. 15. – № 6. – P. 1023-1030.

Drent P.J. Individuality, exploration and foraging in hand-raised juvenile great tits / P.J. Drent, C. Marchetti // *Proceedings of the 22nd international ornithological congress* (Adams NJ, Slotow RH, ed) - Johannesburg: Birdlife South Africa. – 1999. – P. 896–914.

Drent P.J. Realised heritability of personalities in the great tit (*Parus major*) / P.J. Drent, K. van Oers, A.J. van Noordwijk // *Proceedings of the Royal Society of London B*. – 2003. – V. 270. – № 1510. – P. 45-51.

Drury W.H. Defense of feeding areas by adult Herring Gulls and intrusion by young / W.H. Drury, W.J. Smith. // *Evolution*. – 1968. – V. 22. – P. 193-201.

Eaves L.J. Personality and Reproductive Fitness / L.J. Eaves, N.G. Martin, A.C. Heath, J.K. Hewitt, M.C. Neale // *Behavior Genetics*. – 1990. – V. 20 – № 5. – P. 563-568.

Ebner K. Neuroendocrine and behavioral response to social confrontation: residents versus intruders, active versus passive coping styles / K. Ebner, C.T. Wotjak, R. Landgraf, M. Engelmann // *Horm. Behav.* – 2005. – V. 47. – P. 14–21.

Ebstein R.P. Dopamine D4 receptor (D4DR) exon III polymorphism associated with the human personality trait of novelty seeking / R.P. Ebstein, O. Novick, R. Umansky et al. // *Nature Genetics*. – 1996. – V. 12 – P. 78–80.

Eising C.M. Maternal androgens in black-headed gull (*Larus ridibundus*) eggs: consequences for chick development / C.M. Eising, C. Eikenaar, A.G.G. Groothuis // Proceedings of the Royal Society of London B. – 2001. – V. 268. – № 1469. – P. 839-846.

Eising C.M. Yolk androgens and begging behaviour in black headed gull chicks: an experimental field study / C.M. Eising, T.G.G. Groothuis // Animal Behavior. – 2003. – V. 66. – № 6. – P. 1027-1034.

Eising C.M. Avian mothers create different phenotypes by hormone deposition in their eggs / C.M. Eising, W. Muller, T.G.G. Groothuis // Biology Letters. – 2006. – V. 2. – № 1. – P. 20-22.

Evans R.M. Responsiveness of young herring gulls to stimuli from their own and other species: effects of training with food / R.M. Evans // Canadian Journal of Zoology. – 1979. – V. 57. – P. 1452-1457.

Faure J.M. Fear and social motivation as factors in open-field behavior of the domestic chick. A theoretical consideration / J.M. Faure, R.B. Jones, W. Bessei // Behavioral Biology. – 1983. – V. 8. – P. 103-116.

Favati A. The ontogeny of personality traits in the red junglefowl, *Gallus gallus* / A. Favati, J. Zidar, H. Thorpe, P. Jensen, H. Løvlie // Behavioral Ecology. – 2015. – V. 27. – № 2. – P. 484–493.

Feare C.J. Post-fledging parental care in crested and sooty terns / C.J. Feare // Condor. – 1975. – V. 77. – P. 368–370.

Fidler A.E. DRD4 gene polymorphisms are associated with personality variation in a passerine bird / A.E. Fidler, K. van Oers, P.J. Drent, S. Kuhn, J.C. Mueller, B. Kempnaers // Proceedings. Biological Sciences. – 2007. – V. 274. – № 1619. – P. 1685-1691.

Firstencel H. The Black Tern (*Chlidonias niger* Linn.): breeding ecology in upstate New York and results of pesticide residue analyses / H. Firstencel // M.S. thesis. SUNY Brockport, Brockport, NY. – 1987.

Flisikowski K. Variation in neighbouring genes of the dopaminergic and serotonergic systems affects feather pecking behaviour of laying hens / K.

Flisikowski, H. Schwarzenbacher, M. Wysocki et al. // *Animal Genetics*. – 2009. – V. 40. – P. 192–199.

Francis D.D. Nongenomic transmission across generations in maternal behavior and stress responses in the rat / D.D. Francis, J. Diorio, D. Liu, M.J. Meaney // *Science*. – 1999. – V. 286. – № 5442. – P. 1155–1158.

Freeman, H.D. Personality in nonhuman primates: A review and evaluation of past research / H.D. Freeman, S.D. Gosling // *American Journal of Primatology*. – 2010. – V. 72. – P. 653–671.

Fucikova E. Handling stress as a measurement of personality in great tit nestlings (*Parus major*) / E. Fucikova, P.J. Drent, N. Smits, K. van Oers // *Ethology*. – 2009. – V. 115. – P. 366–374.

Gahr M. The ontogeny of the canary HVC revealed by the expression of androgen and estrogen receptors / M. Gahr, R. Metzdorf, S. Aschenbrenner // *Developmental Neuroscience*. – 1996. – V. 8. – P. 311–315.

Gilbert A.T. Insectivory versus piscivory in Black Terns: implications for food provisioning and growth of chicks / A.T. Gilbert, F.A. Servello // *Waterbirds*. – 2005. – V. 28. – № 4. – P. 436–444.

Gilbert M. Mapping H5N1 highly pathogenic avian influenza risk in Southeast Asia / M. Gilbert, X. Xiao, D.U. Pfeiffer et al. // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. – 2008. – V. 105. – № 12. – P. 4769–4774.

Glassey B. Begging and asymmetric nestling competition. In: Wright J, Leonard ML (eds) *Evolution of nestling begging: competition, cooperation and communication* / B. Glassey, S. Forbes // Kluwer Academic, Dordrecht, The Netherlands. – 2002. – P. 269–281.

Gosling S.D. From mice to men: What can we learn about personality from animal research? / S.D. Gosling // *Psychological Bulletin*. – 2001. – V. 127. – P. 45–86.

Gracceva G. Does the early social environment affect structure and consistency of personality in wild-type male's rat? / G. Gracceva, J.M. Koolhaas,

T.G. Groothuis // *Developmental Psychobiology*. – 2011. – V. 53. – № 6. – P. 614-623.

Groothuis T. On the ontogeny of display behaviour in the black-headed gull: I The gradual emergence of the adult forms. / T. Groothuis // *Behaviour*. – 1989a. – V. 109. – P. 76-123.

Groothuis T. On the ontogeny of display behaviour in the black-headed gull: II. Causal links between the development of aggression, fear and display behaviour / T. Groothuis // *Behaviour*. – 1989b. – V. 110. – P. 161-203.

Groothuis T. The influence of social experience on the ontogenetic change in the relation between aggression, fear and display behaviour in black-headed gulls / T. Groothuis, L. van Mulecom // *Animal Behavior*. – 1991. – V. 42. – P. 873-881.

Groothuis T. The influence of social experience on the development and fixation of the form of displays in the black-headed gull / T. Groothuis // *Animal Behavior*. – 1992. – V. 43. – P. 1-14.

Groothuis T. The influence of testosterone on the development and fixation of the form of displays in two age classes of young black-headed gulls / T. Groothuis, G. Meeuwissen // *Animal behaviour*. – 1992. – V. 43. – P. 189-208.

Groothuis T.G.G. Determinants of within- and amongclutch variation in levels of maternal hormones in Black-Headed Gull eggs / T.G.G. Groothuis, H. Schwabl // *Functional Ecology*. – 2003. – V. 16. – № 3. – P. 281-289.

Groothuis T.G.G. Avian personalities: characterization and epigenesis / T.G.G. Groothuis, C. Carere // *Neuroscience Biobehavioral Review*. – 2005. – V. 29. – № 1. – P. 137-150.

Groothuis T. The hormonal control of begging and early aggressive behavior: Experiments in black-headed gull chicks / T. Groothuis, A.F.H. Ros // *Hormones and behaviour*. – 2005. – V.48. – P. 207-215.

Groothuis T.G.G. Selection on personality in a songbird affects maternal hormone levels tuned to its effect on timing of reproduction / T.G.G. Groothuis, C.

Carere, J. Lipar, P.J. Drent, H. Schwabl // *Biology Letters*. – 2008. – V. 4. – P. 465–467.

Groothuis T.G.G. *Unfolding Personalities: The Importance of Studying Ontogeny* / T.G.G. Groothuis, F. Trillmich // *Developmental Psychobiology*. – 2011. – V. 53. – №6. – P.641–655.

Hailman J.P. The ontogeny of an instinct: the pecking response in chicks of the laughing gull (*Larus atricilla* L.) and related species / J.P. Hailman // *Behaviour. Supplement*. – 1967. – V. 15. – P.196.

Hailman J.P. Spectral pecking preference in gull chicks: possible resolution of a species difference / J.P. Hailman // *Journal of Comparative and Physiological Psychology*. – 1969. – V. 67. – P. 465-467.

Hall F.G.A spectroscopic comparison of foetal and maternal blood of the rabbit and goat / F.G.A Hall // *The Journal of Physiology*. – 1934. - V. 82. – №1. – P. 33–37.

Hall J.A. Early chick mobility and brood movements in the Forster's Tern (*Sterna forsteri*) / J.A. Hall // *Journal of Field Ornithology*. – 1988. – V. 59. – P. 247–251.

Hejjas K. Association of polymorphisms in the dopamine D4 receptor gene and the activity-impulsivity endophenotype in dogs / K. Hejjas, J. Vas, J. Topal et al. // *Animal Genetics*. – 2007. – V. 38. – P. 629–633.

Hessing M.J.C. Individual behavioural characteristics in pigs. Appl. / M.J.C. Hessing et al. // *Applied Animal Behaviour Science*. – 1993. – V. 37. – P. 285–295.

Holst Dv. Vegetative and somatic components of tree shrew's behaviour / Dv. Holst // *Journal of the Autonomic Nervous System*. – 1986. – P. 657–670.

Horsfall J.A. Brood reduction and brood division in coots / J.A. Horsfall // *Animal Behavior*. – 1984. – V. 32. – P. 216–225.

Iacovides S. Begging as graded signals of need for food in young ring-billed gulls / S. Iacovides, R.M. Evans // *Animal behaviour*. – 1998. – V. 56. – P. 79-85.

Impekoven M. Calls of very young Blackheaded gull chicks under different motivational states / M. Impekoven // *Ibis*. – 1971. – V. 113. – P. 91-96.

Isles A.R. Common genetic effects on variation in impulsivity and activity in mice / A.R. Isles, T. Humby, E. Walters, L.S. Wilkinson // *Journal of Neuroscience*. – 2004. – V. 24. – № 30. – P. 6733-6740.

James A.S. Dimensions of impulsivity are associated with poor spatial working memory performance in monkeys / A.S. James, S.M. Groman, E. Seu, M. Jorgensen, L.A. Fairbanks, J.D. Jentsch // *Journal of Neuroscience*. – 2007. – V. 27. – P. 14358–14364.

John O.P. The “big-five” factor taxonomy: Dimensions of personality in the natural language and in questionnaires / O.P. John // *Handbook of personality: theory and research* (Pervin, L.A., ed.) - Guilford Press, New York. – 1990.

Kim S.Y. The evolution of multicomponent begging display in gull chicks: sibling competition and genetic variability / S.Y. Kim, J.C. Noguera, J. Morales, A. Velando // *Animal Behavior*. – 2011. – V. 82. – P. 113–118.

Kitaysky A.S. The adrenocortical stress-response of Black-legged Kittiwake chicks in relation to dietary restrictions / A.S. Kitaysky, J.F. Piatt, J.C. Wingeld, M. Romano // *J Comp Physiol B*. –1999. – V. 169. – P. 303-310.

Kitaysky A.S. Corticosterone facilitates begging and affects resource allocation in the black-legged kittiwake / A.S. Kitaysky, J.C. Wingfield, J.F. Piatt // *Behavioural ecology*. – 2001. – V. 12. – №5. – P. 619– 625.

Kolliker M. Begging signals and biparental care: nestling choice between parental feeding locations / M. Kolliker, H. Richner, I. Werner, P. Heeb // *Animal Behavior*. – 1998. – V. 55. – P. 215-222.

Koolhaas J.M. Coping styles in animals: current status in behavior and stress physiology / J.M. Koolhaas, S.M. Korte, S.F. de Boer, B.J. van der Vegt, C.G. van Reenen, H. Hopster et al. // *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*. – 1999. – V. 23. – № 7. – P. 925-935.

Korsten P. Association between DRD4 gene polymorphism and personality variation in great tits: a test across four wild populations / P. Korsten, J.C. Mueller,

C. Hermannstadter, K.M. Bouwman, N.J. Dingemanse, P.J. Drent et al. // *Molecular Ecology*. – 2010. – V. 19. – № 4. – P. 832-843.

Langlet O. Revising some terms of intra-specific differentiation / O. Langlet // *Hereditas*. – 1971. – V. 68. – P. 277-280.

Lee P.C. Wild female African elephants (*Loxodonta africana*) exhibit personality traits of leadership and social integration / P.C. Lee, C.J. Moss // *Journal of Comparative Psychology*. – 2012. – V. 126. – P. 224–232.

Lipar J.L. Maternally derived yolk testosterone enhances the development of the hatching muscle in the red-winged blackbird / J.L. Lipar, E.D. Ketterson // *Proceedings of the royal society B*. – 2000. – V. 267 – P. 2005– 2010.

Liu D. Maternal care, hippocampal glucocorticoid receptor gene expression and hypothalamic– pituitary–adrenal responses to stress / D. Liu, B. Tannenbaum, C. Caldji, D. Francis, A. Freedman, S. Sharma et al. // *Science*. – 1997. – V. 277. – № 5332. – P. 1659-1662.

Malmkvist J. Generalization of fear in farm mink, *Mustela vison*, genetically selected for behaviour towards humans / J. Malmkvist, S.W. Hansen // *Animal Behavior*. – 2002. – V. 64. – P. 487–501.

Mather J.A. Personalities of octopuses (*Octopus rubescens*) / J.A. Mather, R.C. Anderson // *Journal of Comparative Psychology*. – 199. – V. 107. – P. 336–340.

Mathevon N.I. Parent–offspring conflict and the coordination of siblings in gulls / N.I. Mathevon, I. Charrier // *Biology letters*. – 2004. – V. 271. – P. S145-S147.

Maupin J.L. Superfluous killing in spiders: a consequence of adaptation to food-limited environments? / J.L. Maupin, S.E. Riechert // *Behavior Ecology*. – 2001. – V. 12. – № 5. – P. 569-576.

Maurer E.F. Ephemeral habitats and variation in behavior and life history: comparisons of sibling salamander species / E.F. Maurer, A. Sih // *Oikos*. – 1996. – V. 76. – № 2. – P. 337-349.

McComb K. Matriarchs as repositories of social knowledge in African elephants / K. McComb, C. Moss, S.M. Durant, L. Baker, S. Sayialel // *Science*. – 2001. – V. 292. – P. 491–494.

Mendl M. Litter composition affects parental care, offspring growth and the development of aggressive behaviour in wild house mice / M. Mendl, S.E. Paul // *Behaviour*. – 1990. – V. 116. – № 1–2. – P. 90–108.

Michener C.D. A quantitative approach to a problem of classification / C.D. Michener, R.R. Sokal // *Evolution*. – 1957. – V. 11. – P. 130–162.

Momozawa Y. Association between equine temperament and polymorphisms in dopamine D4 receptor gene / Y. Momozawa, Y. Takeuchi, R. Kusunose, T. Kikusui, Y. Mori // *Mammalian Genome*. – 2005. – V. 16. – P. 538–544.

Mueller J.C. Haplotype structure, adaptive history and associations with exploratory behaviour of the DRD4 gene region in four great tit (*Parus major*) populations / J.C. Mueller, P. Korsten, C. Hermannstaedter, T. Feulner, N.J. Dingemanse, E. Matthysen // *Molecular Ecology*. – 2013. – V. 22. – № 10. – P. 2797–2809.

Muller W. Maternal yolk androgens stimulate territorial behaviour in black-headed gull chicks / W. Muller, C. Dijkstra, T.G. Groothuis // *Biology letters*. – 2009. – V. 5. – P. 586–588.

Munafo M.R. Association of the dopamine D4 receptor (DRD4) gene and approach-related personality traits: meta-analysis and new data / M.R. Munafo, B. Yalcin, S.A. Willis-Owen, J. Flint // *Biological Psychiatry*. – 2008. – V. 63. – P. 197–206.

Naguib M. Effects of social conditions during early development on stress response and personality traits in great tits (*Parus major*) / M. Naguib, C. Flörcke, K. van Oers // *Developmental Psychobiology*. – 2011. – V. 53. – № 6. – P. 592–600.

Neuenschwander S. Brood size, sibling competition, and the cost of begging in great tits (*Parus major*) / S. Neuenschwander, M.W.G. Brinkhof, M. Kolliker, H. Richner // *Behavioral Ecology*. – 2001. – V. 14. – P. 457-462.

Noguera J.C. Are you what you eat? Micronutritional deficiencies during development influence adult personality-related traits / J.C. Noguera, N.B. Metcalfe, P.F. Surai, P. Monaghan // *Animal Behaviour*. – 2015. – V. 101. – P. 129-140.

Nuechterlein G.L. Asynchronous hatching and sibling competition in western grebes / G.L. Nuechterlein // *Canadian Journal of Zoology*. – 1981. – V. 59. – P. 994-998.

Overli O. Evolutionary background for stress-coping styles: relationships between physiological, behavioral, and cognitive traits in non-mammalian vertebrates / O. Overli, C. Sorensen, K.G. Pulman, T.G. Pottinger, W. Korzan, C.H. Summers, G.E. Nilsson // *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*. – 2007. – V. 31. – № 3. – P. 396-412.

Padilla D.K. Plastic inducible morphologies are not always adaptive: the importance of time delays in a stochastic environment / D.K. Padilla, S.C. Adolph // *Evolutionary Ecology*. – 1996. – V. 10. – № 1. – P. 105-117.

Reale D. Integrating animal temperament within ecology and evolution / D. Reale, S.M. Reader, D. Sol, P.T. McDougall, N.J. Dingemanse // *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*. – 2007. – V. 82. – № 2. – P. 291-318.

Reznikova Zh. I. Dialog with black box: using Information Theory to study animal language behaviour / Zh.I. Reznikova // *Acta ethologica*. – 2007. – V. 10. – № 1. – P. 1-12.

Reznikova Zh. Division of labour and communication at the individual level in highly social *Formica* ants (Hymenoptera, Formicidae) / Zh. Reznikova // *Russian Entomological Journal*. – 2011. – V. 20. – № 3. – P. 315-319.

Riechert S.E. A test of correlations among fitness-related behavioral traits in the spider, *Agelenopsis Aperta* (Araneae, Agelinadae) / S.E. Riechert, A.V. Hedrick // *Animal Behavior*. – 1993. – V. 46. – № 4. – P. 669-675.

Pierotti R. Patterns of aggression in gulls: asymmetries and tactics in different social categories / R. Pierotti, C. Annett // *The Condor*. – 1994. – V. 96. – P. 590-599.

Ros A.F.H. Role of sensitisation to testosterone in the early development of aggression in the black-headed gull: Doctoral Dissertation, 27.10.1997. / A.F.N. Ros. // University of Groningens. – 1997. – The Netherlands.

Ros A.F.H. Effects of testosterone on growth, plumage pigmentation, and mortality in Black-headed Gull chicks / A.F.H. Ros // *Ibis*. – 1999. – V. 141. – P. 451-459.

Ros A.F.N. Social stimuli, testosterone, and aggression in gull chicks: support for the challenge hypothesis / A.F.N. Ros, S.J. Dieleman, T.G.G. Groothuis // *Hormones and behaviour*. – 2002. – V. 41. – P. 334-342.

Preddey J.M. Post-fledging care of a juvenile New Zealand Fairy Tern (*Sterna nereis davisae*) / J.M. Preddey // *Notornis*. – 2008. – V. 55. – P. 159-161.

Prevot-Julliard A. Hatching date influences age at first reproduction in the black-headed gull / A. Prevot-Julliard, R. Pradel, R. Julliard, V. Grosbois, J. Lebreton // *Oecologia*. – 2001. – V. 127, № 1. – P. 62-68.

Rubolini D. Effects of elevated egg corticosterone levels on behavior, growth, and immunity of yellow-legged gull (*Larus michahellis*) chicks / D. Rubolini, M. Romano, G. Boncoraglio, R.P. Ferrari, R. Martinelli, P. Galeotti, M. Fasola, N. Saino // *Horm Behav*. – 2005. – V. 47 – № 5. – P. 592-605.

Schwabl H. Yolk is a source of maternal testosterone for developing birds / H. Schwabl // *Proceedings of the National Academy of Science of the USA*. – 1993. – V. 90. – P. 11446–11450.

Schwabl H. Hormonal regulation of begging behaviour / Schwabl H., Lipar J. // In: Wright J., Leonard M.L. (Eds.), *The Evolution of Nestling Begging*:

Competition, Corporation and Communication. Kluwer Academic, Dordrecht. – 2002. – P. 221–244.

Servello F. Population research priorities for Black Terns developed from modeling analyses / F. Servello // *Waterbirds*. – 2000. – V. 23. – P. 440–448.

Shealer D.A. Effects of investigator disturbance on the reproductive behavior and success of Black Terns / D.A. Shealer, J.A. Haverland // *Waterbirds*. – 2000. – V. 23. – P. 15-23.

Sih A. Forager uncertainty and the balancing of antipredator and feeding needs / A. Sih // *American Naturalist*. – 1992. – V. 139. – № 5. – P. 1052-1069.

Sih A. Behavioral syndromes: an integrative overview / A. Sih, A.M. Bell, J.C. Johnson // *Trends in Ecology & Evolution*. – 2004. – V. 19. – № 7. – P. 372-378.

Sih A. Behavioral correlations across situations and the evolution of antipredator behaviour in a sunfish–salamander system / A. Sih, L.B. Katsa, E.F. Maurera // *Animal Behavior*. – 2003. – V. 65. – № 1. – P. 29-44.

Sih A. The dynamics of prey refuge use: a model and tests with sunfish and salamander larvae / A. Sih, J.W. Petranks, L.B. Kats // *American Naturalist*. – 1988. – V. 132. – № 4. – P. 463–483.

Smith T. Provisioning rules and begging behaviour in the common tern, *Sterna hirundo* / T. Smith // M.Sc. Thesis, Dalhousie University, Canada. – 2002.

Smith T.E. Provisioning rules and chick competition in asynchronously hatching common terns (*Sterna hirundo*) / T.E. Smith, M.L. Leonard, B.D. Smith // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. – 2005. – V.58. – P. 456–465.

Spencer K. Delayed behavioral effects of postnatal exposure to corticosterone in the zebra finch (*Taeniopygia guttata*) / K. Spencer, S. Verhulst // *Hormones and Behavior*. – 2007. – V.51. – № 2. – P. 273-280.

Stamps J. Begging behavior in budgerigars / J. Stamps, A. Clark, P. Arrowood, B. Kus // *Ethology*. – 1989. – V.81. – P. 177–192.

Stern J.M. Offspring-induced nurturance: animal–human parallels / J.M. Stern // *Developmental Psychobiology*. – 1997. – V. 31. – № 1. – P. 19-37.

Stevenson-Hinde J. Individual differences in young rhesus monkeys: Consistency and change / J. Stevenson-Hinde, R. Stillwell-Barnes, M. Zunz // *Primates*. – 1980. – V. 21. – P. 498–509.

Tinbergen N. On the stimulus situation releasing the begging response in the newly hatched herring gull chick (*Larus argentatus* Pont.) / N. Tinbergen, A.C. Perdeck // *Behaviour*. – 1950. – V. 3. – P. 1–39.

Tinbergen N. *The Study of Instinct* / N. Tinbergen // London: Oxford University Press. 1951.

Tinbergen N. The evolution of behavior in gulls / N. Tinbergen // *Scientific American*. – 1960. – V.203. – P. 118-130.

Tufto J. The evolution of plasticity and nonplastic spatial and temporal adaptations in the presence of imperfect environmental cues / J. Tufto // *American Naturalis*. – 2000. – V. 156. – № 2. – P. 121-130.

Tulley J.J. Additional information on the relationship between intraspecific aggression and antipredator behaviour in the threespined stickleback / J.J. Tulley, F.A. Huntingford // *Ethology*. – 1988. – V. 78. – P. 219–222.

van Oers K. Realized heritability and repeatability of risk taking behaviour in relation to avian personalities / K. van Oers, P.J. Drent, P. de Goede, A.J. van Noordwijk // *Proceedings of the Royal Society of London B*. – 2004. – V. 271. – № 1534. – P. 65-73.

van Oers K. Parental food provisioning is related to nestling stress response in wild great tit nestlings: implications for the development of personality / K. van Oers, G.M. Kohn, C.A. Hinde, M. Naguib // *Frontiers in Zoology*. – 2015. – V. 12(Suppl 1) :S10 DOI: 10.1186/1742-9994-12-S1-S10.

van Oortmerssen G.A. Artificial selection for short and long attack latencies in wild *Mus musculus domesticus* / G.A. van Oortmerssen, T.C.M. Bakker // *Behavioral Genetics*. – 1981. – V. 11. – № 2. – P. 115-126.

van Oortmerssen G.A. Studies in wild house mice: genotype-environment interactions for attack latency /G.A. van Oortmerssen, I. Benus, D.J. van Dijk // *Netherlands Journal of Zoology*. – 1985. – V. 35. – № 1-2. – P. 155-169.

Verbeek M.E.M. Consistent individual differences in early exploratory behaviour of male great tits / M.E.M. Verbeek, P.J. Drent, P.R. Wiepkema // *Animal Behavior*. – 1994. – V. 48. – № 5. – P. 1113-1121.

Verbeek M.E.M. Exploration, aggressive behaviour and dominance in pairwise confrontations of juvenile male great tits / M.E.M. Verbeek, A. Boon, P.J. Drent // *Behaviour*. – 1996. – V. 133. – P. 945–63.

Verbeek M.E.M. Individual behavioural characteristics and dominance in aviary groups of great tits / M.E.M. Verbeek, P. De Goede, P.J. Drent, P.R. Wiepkema // *Behaviour*. – 1999. – V. 136. – P. 23–48.

Verbeek M.E.M. Bold or cautious. Behavioural characteristics and dominance in great tits / M.E.M. Verbeek // PhD thesis, Agricultural University of Wageningen. – 1998.

Verhulst E.C. Evidence from pyrosequencing indicates that natural variation in animal personality is associated with DRD4 DNA methylation. / E.C. Verhulst, A.C. Mateman, M.V. Zwier, S.P. Caro, K.J. Verhoeven, K. van Oers // *Molecular Ecology*. – 2016. – V. 25. – № 8. – P. 1801-1811.

Villain A.S. Parental influence on begging call structure in zebra finches (*Taeniopygia guttata*): evidence of early vocal plasticity / A.S. Villain, I.C. Boucaud, C. Bouchut, C. Vignal // *Royal Society open science* 2. – 2015. – 150497.

Wada H. Transient elevation of corticosterone alters begging behavior and growth of white-crowned sparrow nestlings / H. Wada, C.W. Breuner // *Journal of Experimental Biology*. – 2008. – V. 211. – № 10. – P. 1696–1703.

Watson M.J. Post-fledging brood and care division in the roseate tern (*Sterna dougallii*) / M.J. Watson, J.A. Spendelov, J.J. Hatch // *Journal of Ethology*. – 2012. – V. 30. – P. 29–34.

Wilson D.S. Shy-bold continuum in pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*): An ecological study of a psychological trait / D.S. Wilson., K. Coleman, A.B. Clark, L. Biederman // *Journal of Comparative Psychology*. – 1993. – V. 107. – №3. – P. 250-260.

Wimer R.E. Animal behavior genetics – a search for the biological foundations of behavior / R.E. Wimer, C.C. Wimer // Annual Review of Psychology. – 1985. – V. 36. – P. 171-218.

Wingfield J.C. The challenge hypothesis: theoretical implications for patterns of testosterone secretion, mating systems, and breeding strategies. / J.C. Wingfield, R.E. Hegne, A.M. Jr. Dufty, G.F. Ball // American Naturalist. – 1990. – V. 136. – P. 829–846.

Zhang T.Y. Maternal care and DNA methylation of the glutamic acid decarboxylase I promoter in rat hippocampus / T.Y. Zhang, I.C. Hellstrom, R.C. Bagot, X. Wen, J. Diorio, M.J. Meaney // Journal of Neuroscience. – 2010. – V. 30. – P. 13130–13137.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Публикации в рецензируемых изданиях, рекомендованных ВАК:

1. Друзяка А.В. Раннее развитие агрессивного поведения и ускоренный рост птенцов озёрной чайки (*Larus ridibundus*) в условиях разреженного гнездования / Друзяка А.В., **Минина М.А.**, Часовских З.В. // Зоологический журнал. – 2015. – Т.94. – №1. – С. 1-14. (Druzyaka A.V., **Minina M.A.**, Chasovskikh Z.V. The early development of aggressive behavior and rapid growth of chicks in the black-headed gull (*larus ridibundus*) under diffuse colony nesting. // Biology Bulletin. – 2015. – V. 42. – №9. – P. 808–820.)
2. **Минина М.А.** Использование метода "Открытое поле" для выявления механизма формирования стратегий кормового поведения птенцов озёрной чайки в зависимости от ранней обеспеченности кормом / **Минина М.А.**, Друзяка А.В. // Современные проблемы науки и образования. – 2015. – №5. URL: <https://www.science-education.ru/ru/article/view?id=22168> (дата обращения: 30.11.2017).
3. **Минина М.А.** Влияние взаимодействий с родителями на формирование индивидуальных поведенческих характеристик у птенцов озёрной чайки (*Larus ridibundus*) / **Минина М.А.**, Друзяка А.В., Зотов А.Ю. // Принципы экологии. –2016. – Т.5 – №3. – С.93.
4. Друзяка А.В. Реализация персональных различий птенцов ржанкообразных в условиях гнездовой колонии / Друзяка А.В., **Минина М.А.**, Телегина Я.В., Зотов А.Ю. // Принципы экологии. –2016. – Т.5 – №3. – С.47.

Публикации в других изданиях и сборниках материалов конференций:

5. **Suradeykina (Minina) M.** Exploratory behavior and independent foraging appear to have begun earlier in slow growing, starving chicks of black-headed gulls / **Suradeykina (Minina) M.**, Druzyaka A., Zotov A. // Waterbird Society 37th Annual Meeting, Abstracts. – Brune-Mettcker Druck, Wilhelmshaven, 2013 – P.65.
6. **Минина М.А.** Стратегия самостоятельности и исследовательского поведения спасает медленно растущих и голодающих птенцов озёрной чайки / **Минина М.А.** // Материалы II Международной конференции «современные проблемы биологической эволюции». – М.: ГДМ, 2014. – С. 326.
7. Друзяка А.В. Условия гнездования как фактор раннего формирования поведенческого профиля у птенцов озёрной чайки (*Larus ridibundus*) /

Друзьяка А.В., **Минина М.А.** // Материалы III Международной конференции «Современные проблемы биологической эволюции». 2017. С. 379-382.

8. **Минина М.А.** Влияние условий раннего развития на формирование индивидуальных поведенческих характеристик у птенцов озёрной чайки (*Larus ridibundus*) / Минина М.А., Телегина Я.Р., Друзьяка А.В., Зотов А.Ю. // Материалы Всероссийской конференции, посвящённой 120-летию со дня рождения профессора Г.П. Дементьева. 2018. С. 246-253.

9. Телегина Я.Р. Социальные факторы, определяющие траектории развития персональных поведенческих характеристик у птенцов озёрной чайки (*Larus ridibundus*) / Телегина Я.Р., **Минина М.А.**, Друзьяка А.В., Зотов А.Ю. // Материалы Всероссийской конференции, посвящённой 120-летию со дня рождения профессора Г.П. Дементьева. 2018. С. 381-388.