

УДК 598.243.8;591.35;591.554

ПОЛОВАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ АГРЕССИВНОГО ПОВЕДЕНИЯ У ПТЕНЦОВ ОЗЕРНОЙ ЧАЙКИ (*LARUS RIDIBUNDUS*, *LARIDAE*, *CHARADRIIFORMES*) В ЕСТЕСТВЕННОЙ СРЕДЕ

© 2023 г. М. А. Минина^{а, *}, Е. Ю. Агафонова^б, А. В. Друзяка^{а, б}

^аИнститут систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск, 630091 Россия

^бНовосибирский государственный университет, Новосибирск, 630090 Россия

*e-mail: maff14@yandex.ru

Поступила в редакцию 22.02.2023 г.

После доработки 01.04.2023 г.

Принята к публикации 04.04.2023 г.

Проявления и механизмы половой дифференциации социального поведения чаек на птенцовой стадии онтогенеза остаются неизученными. Мы описали развитие агрессивного территориального поведения у самцов и самок озерной чайки в возрасте 1–4 недель, моделируя вторжение птенца-ровесника на гнездовую территорию. Мы также предположили, что половая дифференциация агрессивного поведения может быть результатом эскалации небольших ранних различий в поведенческой реакции на стресс между братьями и сестрами. Для проверки этого предположения исследовали связь между очередностью, с которой sibсы вступали в агрессивный контакт с нарушителем территории, и уровнем стресс-реактивности птенца относительно sibсов. Птенцов изолировали от социального окружения, индивидуально помещая в огороженную акваторию с островом посередине. Более продолжительные попытки выплыть за пределы акватории расценивали как более активную реакцию на стрессирующую ситуацию. В возрасте до 3 недель различия в агрессивности самцов и самок не проявлялись, однако реакция самцов на стресс была активнее, чем у их сестер, и тот птенец выводка, который показывал наиболее активную реакцию на стресс, первым нападал на нарушителя территории. На четвертой неделе жизни агрессивность самцов существенно возросла, и в разнополых выводках братья стали играть ведущую роль в защите гнездовой территории в отсутствие родителей, чаще атакуя нарушителя и производя больше агрессивных вокализаций. Таким образом, половая дифференциация территориального поведения у нелетных птенцов чайковых птиц показана нами впервые. Судя по нашим результатам, самцы, будучи более активными, успевают напасть на нарушителя раньше, чем их сестры. В естественных условиях птица-нарушитель территории не упорствует в пребывании на чужом гнезде, а уходит сразу, как только встретит отпор. Поэтому, вероятно, именно самцы, но не самки, в результате каждого такого конфликта накапливают опыт агрессивных взаимодействий и развивают свою способность реагировать агрессией на социальные вызовы.

Ключевые слова: чайковые птицы, онтогенез, половая дифференциация, агрессия, поведение, полевые исследования, поведенческий тип, индивидуальные особенности поведения

DOI: 10.31857/S0044513423060107, **EDN:** YOIMEY

Знания о поведенческих половых различиях и механизмах половой дифференциации поведения животных необходимы при изучении самых разных вопросов поведенческой экологии: от фенотипических последствий переноса материнских гормонов (Groothuis et al., 2019; Tschirren, 2015; Podmokła et al., 2018) до адаптивного значения индивидуальных особенностей поведения на разных стадиях онтогенеза (Groothuis, Trillmich, 2011). Колониальные чайковые птицы — ценный объект для решения этих вопросов: по продолжительности жизни, уровню гнездового консерватизма, доступности колоний для исследователя

большинство чайковых отвечает критериям т.н. “модельных видов” (Раттисте, 1981; Харитонов, 2011). Однако механизмы и проявления половой дифференциации социального поведения птенцов чаек, в период от момента вылупления до подъема на крыло, изучены недостаточно.

У чайковых птиц половой диморфизм, в т.ч. поведенческий, выражен в сравнительно небольшой степени (Van Rhijn, 1985). Для взрослых птиц ряда видов чаек (*Larus occidentalis* — Pierotti, Annett, 1994; *L. delawarensis* — Southern, 1981; *L. atricilla* — Burger, Beer, 1975; *L. argentatus*; *L. ridibundus* — Tinbergen, 1956; *L. marinus* — Butler, Janes-Butler, 1983)

в период размножения описаны количественные половые различия в проявлениях территориальной агрессивности. Введение тестостерона и эстрогена неполовозрелым особям аттекской чайки (*L. atricilla*) привело к более значительному повышению частоты агрессивных вокализаций у самцов по сравнению с самками (Terkel et al., 1976). Этот эксперимент показывает, что различия в концентрациях половых гормонов, циркулирующих в плазме крови в момент проявления агрессии, — не единственный фактор, ответственный за половую дифференциацию агрессивного поведения у чаек. Следовательно, нельзя полностью исключить проявления половых различий агрессивного поведения у чаек вне сезона размножения, в т.ч. у нелетных птенцов. В естественной среде птенцы озерной чайки проявляют территориальную агрессию уже с двухнедельного возраста (Groothuis, 1989a). Однако нам не известно ни одно исследование, описывающее относительные вклады птенцов-самцов и птенцов-самок в защиту гнездовой территории. Ряд работ демонстрирует отсутствие значимых половых различий в поведении птенцов озерной чайки, выращенных в неволе (Groothuis, 1992; Eising et al., 2006). Однако при содержании в aviarii неизбежно нарушается естественный порядок социальных взаимодействий птенцов с родителями, сибсами и соседями по колонии. В то же время, социальные факторы не только участвуют в процессе формирования агрессивных демонстраций у чайковых птиц (Groothuis, 1992; Groothuis, Van Mulekom, 1991; Ros et al., 2002), но могут способствовать половой дифференциации агрессивного поведения у некоторых социальных позвоночных (Sabbi et al., 2021).

Мы предполагаем, что в естественных условиях половые различия в агрессивности птенцов колониальных чайковых птиц могут проявляться еще до того, как птенцы покинут гнездовую колонию, и их формированию способствует эскалация изначально небольших поведенческих различий между братьями и сестрами. Эта работа посвящена экспериментальной проверке наших предположений на примере свободноживущих птенцов озерной чайки.

Для фиксации различий между индивидуальными поведенческими характеристиками братьев и сестер мы выбрали “Закрытое поле” — тест, разработанный для оценки реакции на стресс у птенцов чайковых птиц. Мы описали возрастную динамику реакции на стресс у самцов и самок в возрасте от 1 до 4 недель, исследовали индивидуальную устойчивость этой характеристики, а также половые различия на уровнях колонии и выводка. Для того чтобы описать возрастную динамику и половые различия территориального поведения, для каждого из выводков моделировали ситуацию

нарушения гнездовой территории птенцом-ровесником. Наконец, мы проверили, существует ли связь между очередностью, с которой сибсы вступали в агрессивный контакт с нарушителем территории, и внутривыводковыми различиями стресс-реактивности, и исследовали зависимость этой связи от возраста птенцов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Место сбора материала и объекты исследования

Исследования проводились в 2019 г. в колонии озерных чаек, в пойме р. Карасук (53.717° с.ш., 77.917° в.д.), в Карасукском р-не Новосибирской обл. Из центральной части колонии, насчитывавшей около 300 гнездовых пар, выбрали участок, включавший 100 гнезд. На стадии насиживания гнезда пронумеровали и огородили плавучими загородками из древесноволокнистой плиты и пенопласта, группами по 10–15 гнезд, что позволило регулярно отлавливать птенцов. Каждого птенца в день вылупления метили алюминиевым кольцом с индивидуальным номером (Chick). Для каждого птенца фиксировали номер родного гнезда (Nest) и дату вылупления, для погибших — дату смерти. В возрасте 28 дней производили забор крови для определения пола.

Определение пола

Пол птенцов (Sex) определяли методом амплификации интронов генов CHD1 половых хромосом (Griffiths et al., 1998). Геномную ДНК экстрагировали из 100 мл образца крови с помощью набора реагентов AmpliPrime DNA-sorb-B по протоколу изготовителя. ПЦР проводили в объеме 25 мл, с помощью праймеров 2550 F и 2718 R (Fridolfsson, Ellegren, 1999), набора реагентов BioMaster HS-Taq PCR-Color (2×) и амплификатора Surecycler 8800. Температурный профиль включал начальную денатурацию при 94°C в течение 2 мин. Отжиг проводился по схеме “touchdown” со снижением температуры на 1°C за цикл, от 60 до 50°C, и 25–35 дополнительными циклами при 50°C. Продолжительность денатурации при 94°C составляла 30 с, отжига — 30 с, продолжительность элонгации при 72°C — 30–40 с.

Тест “Закрытое поле”

В тесте “Закрытое поле” оценивали поведенческие реакции птенцов на стресс, вызванный изоляцией от родного гнезда и привычного социального окружения. Установка для проведения теста, расположенная за пределами колонии, представляет собой огороженную акваторию 2 × 2 м с участком суши посередине. Попад в “За-

крытое поле”, птенцы сначала пытаются выбраться из него, плавая вдоль стенок, затем выходят на сушу и, как правило, остаются там до конца эксперимента. В качестве параметра реакции на стресс вычисляется десятичный логарифм времени от начала эксперимента до выхода на сушу (“задержка выхода на сушу”, Landing) в секундах. Чем продолжительнее задержка выхода на сушу, тем активнее реакция на стресс. Изначально тест был разработан для тестирования выводков птенцов (Минина и др., 2018) и в настоящей работе впервые применялся индивидуально. Тест проводили трижды с каждым птенцом: в возрасте (Age) 1, 2 и 3 недель (9-, 15- и 21-й день соответственно). Поведение птенцов фиксировалось с помощью видеокамеры Panasonic HC-V260, установленной на штативе на расстоянии 1 м от огороженной аквариумной территории. После включения видеокамеры экспериментатор помещал птенца в центр установки, на воду, рядом с участком суши, и немедленно уходил на 20 мин. За это время 95% птенцов успевали выбраться на сушу. Для оставшихся 5% продолжительность задержки выхода на сушу считали равной 1200 с.

Индекс массы

Чтобы исключить влияние физической кондиции птенцов на поведение в тесте “Закрытое поле”, вычисляли индекс массы (BC) как процентное отклонение наблюдаемой массы птенца от ожидаемой. Ожидаемую массу рассчитывали на основе линейной регрессии по длине цевки, отдельно для каждого возраста. Измерения проводили в возрасте 9, 15 дней и 21 дня, после теста “Закрытое поле”. Длину цевки измеряли линейкой с точностью 0.5 мм. Взвешивали на электронных весах с точностью 0.1 г.

Тест “Нарушитель”

В этом тесте оценивали реакцию выводка на нарушение гнездовой территории. За сутки до эксперимента вокруг целевого гнезда огораживали участок диаметром 150 см. Для индивидуального распознавания птенцов на их головы и крылья спиртовым раствором бриллиантового зеленого наносили уникальные в пределах выводка комбинации цветowych меток (Харитонов, 1983). После привыкания, в загородку на 10 мин подсаживали птенца-нарушителя — ровесника хозяев. Нарушители жили в другой части колонии, не участвовали в других экспериментах и ранее не встречались с подопытными. Для каждого птенца-хозяина учитывали количество прямых атак (клевков) нарушителя и агрессивных криков, а также время задержки первого проявления агрес-

сии (включая прямые атаки, агрессивные крики и преследование) в секундах. Для приведения времени задержки агрессии к нормальному распределению вычисляли десятичный логарифм этого показателя. Тест проводили с выводками трех возрастных групп: 1 неделя (10–12 дней), 2 недели (16–18 дней) и 3 недели (23–27 дней), через 1–6 дней после соответствующих тестов “Закрытое поле”. Поведение птенцов фиксировалось с помощью видеокамеры Panasonic HC-V260, установленной на штативе, в 1.0–1.5 м от целевого гнезда. После включения видеокамеры экспериментатор помещал птенца-нарушителя на огороженный для эксперимента участок и отходил на расстояние 10–20 м от загородки так, чтобы птенцы не могли его видеть.

Анализ данных

Статистические анализы проводились в программе Statistica 6.0 и среде R. Проверяемые гипотезы считали принятыми при вероятности обратной гипотезы $p < 0.05$. При необходимости устранения эффекта множественных сравнений использовали поправку Беньямини–Хохберга.

Для птенцов в возрасте 1–2 недель распределения параметров агрессивного поведения отличались от нормальных и содержали много нулевых значений. Поэтому для анализа этих данных мы использовали методы непараметрической статистики. Параметры агрессивного поведения трехнедельных птенцов были распределены нормально, для их анализа мы использовали методы параметрической статистики.

Возрастную динамику поведения птенцов в тесте “Закрытое поле” описали с помощью ANOVA повторных измерений. Индивидуальные и половые различия продолжительности задержки выхода на сушу исследовали с помощью смешанных линейных моделей (General Linear Models, GLM).

Индивидуальную устойчивость продолжительности задержки выхода на сушу исследовали на двух временных промежутках (1–2 недели и 2–3 недели) с помощью модели “Landing ~ Age + Sex + Age × Sex + BC + (1|Chick)”. В качестве оценки устойчивости использовали внутриклассовый коэффициент корреляции (Intra-class Correlation Coefficient, ICC), который рассчитывали с помощью пакета R rptR (Schielzeth et al., 2019). Для исследования половых различий поведенческой реакции на стресс и ее связи с агрессивностью использовали возрастной интервал 2–3 недели, на котором воспроизводимость продолжительности задержки выхода на сушу была статистически значимой. Описание половых различий на уровне средних по колонии значений проводили с помощью модели “Landing ~ Age + Sex + Age × Sex +

Таблица 1. Объем материала

Показатель	Тест “Нарушитель”			Тесты 1–3 “Закрытое поле”
	1 неделя	2 недели	3 недели	
Выводки из 2 птенцов	2/0	6/0	2/2	18/18
Выводки из 3 птенцов	9/3	12/6	18/3	36/15
Самцы	4	10	9	38
Самки	9	13	18	47

Примечания. Для теста “Нарушитель” представлены количественный состав выводков и половой состав каждой из возрастных групп. Половой состав учтен на момент, когда старшему птенцу выводка было 9 дней. Состав выводков отражен в виде количества птенцов в смешанных/однополых выводках.

Таблица 2. Возрастная динамика параметров реакции птенцов озерной чайки на нарушителя гнездовой территории

Показатель агрессивности		10–12 дней	16–18 дней	23–27 дней	<i>p</i>
Продолжительность задержки агрессии, с	Самки	600 [376, 600]	567 [92, 600]	244 [100, 600]	0.436
	Самцы	227 [72, 600]	464 [157, 600]	61 [48, 213]	0.070
Количество прямых атак, акт	Самки	0 [0, 1]	0.3 [0, 2.5]	1 [0, 3]	0.589
	Самцы	0.5 [0, 2.5]	0.5 [0, 1]	3 [2.5, 3.5]	0.060
Количество агрессивных криков, акт	Самки	0 [0, 0]	0 [0, 0]	0.2 [0, 0.7]	0.161
	Самцы	0 [0, 0]	0.3 [0, 0.5]	3 [1.3, 3.7]	<0.001

Примечания. Для каждого показателя и каждой половозрастной группы приведены медиана [нижний квартиль, верхний квартиль]. *p* – статистическая значимость возрастных различий по тесту Краскела–Уоллиса.

+ BC”, на уровне выводков – “Landing ~ Age + Sex + Age × Sex + BC + (1|Nest)”.

Для исследования связи между агрессивностью и поведенческой реакцией на стресс на уровне выводков, птенцов разделили на 2 группы: реагировавших на нарушителя первыми и реагировавших на нарушителя после sibсов, и для каждого птенца рассчитали отклонение активности (десятичного логарифма времени задержки выхода на сушу) от среднего по выводку значения. Для выявления связи использовали ANOVA, где отклонение активности было откликом, а возрастная группа и очередность проявления агрессии были объясняющими переменными.

Объем материала

Количество птенцов из выводков с известным половым составом и количество птенцов определенного пола, участвовавших в экспериментах “Закрытое поле” и “Нарушитель”, представлено в табл. 1.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Возрастная динамика агрессивности у самцов и самок

У самок не было выявлено возрастных различий по параметрам агрессивного поведения (табл. 2). У самцов уменьшение продолжительности задержки агрессии и рост количества прямых атак не были статистически значимыми (табл. 2). Трехнедельные самцы издавали больше агрессивных криков, чем двухнедельные (табл. 2, $p = 0.002$).

Половые различия в проявлениях агрессивности

В возрасте одной недели размер выборки был недостаточен для корректного сравнения агрессивности братьев и сестер. В двухнедельном возрасте наиболее агрессивные самки каждого выводка не отличались от братьев по реакции на нарушителя (Критерий Вилкоксона, $N = 7$, задержка агрессии, с, $T = 10.0$, $p = 0.499$; количество прямых атак, $T = 11.5$, $p = 0.673$; количество агрессивных криков, $T = 9.5$, $p = 0.834$). В возрасте трех

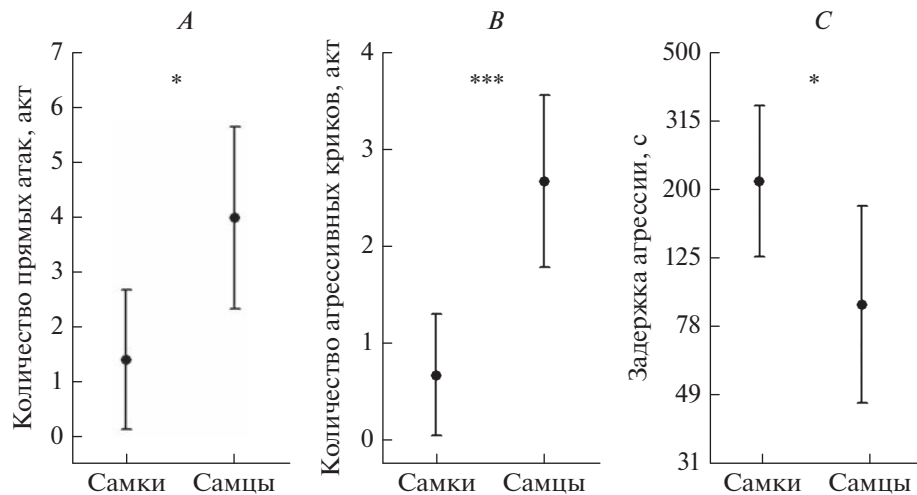


Рис. 1. Половые различия в реакции трехнедельных птенцов озерной чайки на нарушителя гнездовой территории: *A* – прямые атаки, *B* – агрессивные крики, *C* – продолжительность задержки агрессии в логарифмическом масштабе. Кружками обозначены средние значения, усиками – 95% доверительные интервалы, * $p < 0.05$, *** $p < 0.001$, ANOVA.

недель наиболее агрессивные самки каждого выводка не отличались от братьев по продолжительности задержки агрессии (парный Т-тест, $N = 9$, $T = 1.825$, $p = 0.105$), но совершали значительно меньше прямых атак ($T = 2.582$, $p < 0.033$) и издавали меньше агрессивных криков ($T = 3.941$, $p < 0.004$).

Без учета братско-сестринских отношений, в трехнедельном возрасте самцы проявили большую агрессивность, чем самки, по всем параметрам ($F(3, 22) = 5.210$, $p = 0.007$; рис. 1).

Возрастная динамика и индивидуальная устойчивость поведения в тесте “Закрытое поле”

В повторных тестах “Закрытое поле” самки выходили на сушу быстрее, чем в первичном ($F(2, 54) = 9.416$, $p < 0.001$; рис. 2). У самцов средняя продолжительность задержки выхода на сушу не менялась ($F(2, 42) = 1.374$, $p = 0.264$; рис. 2).

На интервале между первым и вторым тестами, у 2–3-недельных птенцов, индивидуальная устойчивость продолжительности задержки выхода на сушу была незначительной ($N = 53$, $R = 0.07 \pm 0.07$, $p_{\text{perm}} = 1.000$, $p_{\text{LTR}} = 1.000$). На интервале между повторными тестами, у 2–3-недельных птенцов, продолжительность задержки выхода на сушу продемонстрировала значимую индивидуальную устойчивость ($N = 58$, $R = 0.25 \pm 0.11$, $p_{\text{LTR}} = 0.022$, $p_{\text{perm}} = 0.046$), что позволило нам использовать этот параметр как оценку реакции на стресс.

Половые различия реакции на стресс

Самцы в возрасте 2–3 недель проявляли более активную реакцию на стрессирующую ситуацию, чем самки, как на уровне среднего по колонии значения ($F(1, 135) = 7.604$, $p = 0.007$), так и в пределах выводка ($F(1, 100) = 4.298$, $p = 0.041$).

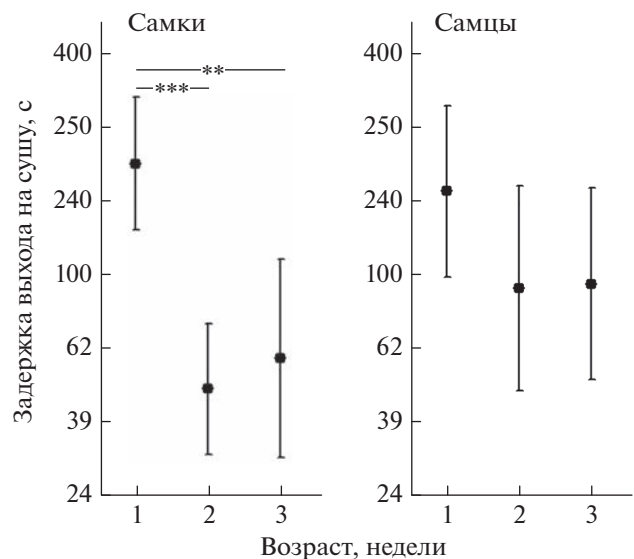


Рис. 2. Возрастная динамика поведения самок и самцов в тесте “Закрытое поле”. Задержка выхода на сушу представлена в логарифмическом масштабе. Кружками обозначены средние значения, усиками – 95% доверительные интервалы. ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$, Post Hoc LSD.

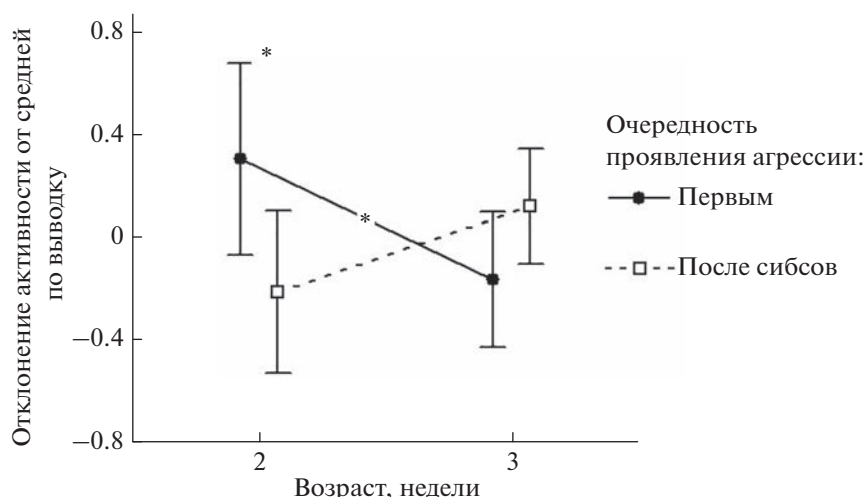


Рис. 3. Связь между реакцией на нарушителя гнездовой территории и активностью в тесте “Закрытое поле”. Кружками и квадратами обозначены средние значения, усиками — 95% доверительные интервалы. * $p < 0.05$, Post Hoc LSD.

Связь между территориальным поведением и реакцией на стресс на уровне выводка

В возрасте двух недель птенцы, первыми проявлявшие агрессию по отношению к нарушителю гнездовой территории, были активнее своих сибсов (эффект взаимодействия между возрастом и очередностью проявления агрессии: $F(1, 32) = 7.450$, $p = 0.010$; рис. 3). В трехнедельном возрасте активность наиболее агрессивных из сибсов снизилась, и связь между относительной агрессивностью и активностью сибсов исчезла (рис. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ

По нашим данным, самцы озерной чайки, выросшие в естественных условиях, были и агрессивнее, и активнее самок. Развитие территориального поведения птенцов этого вида подробно изучено в условиях авиария (Groothuis, 1989, 1989a; Groothuis, Van Mulekom, 1991; Groothuis, Meeuwissen, 1992; Groothuis, 1992; Ros et al., 2002). Однако половая дифференциация агрессивности птенцов у озерной чайки ранее не отмечалась (Groothuis, 1992; Eising et al., 2006). Известно, что даже у взрослых озерных чаек пол птицы практически не отражается на характере брачных и территориальных демонстраций (Van Rhijn, 1985; Вискне, 1988). В защите гнездовой территории принимают участие оба партнера, хотя самец играет в ней ведущую роль и сохраняет за собой территорию в случае распада пары (Харитонов, Зубакин, 1984). Вероятно, из-за того что половые различия в поведении взрослых птиц малы, половой дифференциации поведения птенцов чаек долгое время не уделялось внимания.

В нашем исследовании половые различия в агрессивности свободноживущих птенцов озерной чайки впервые проявились на четвертой неделе жизни, а различия в поведенческой реакции на стресс — уже в возрасте 2–3 недель. При этом птенцы, первыми реагировавшие на нарушителя гнездовой территории в возрасте двух недель, отличались от своих сибсов более активной реакцией на стресс. Таким образом, половые различия в реакции на стресс проявляются и при защите гнездовой территории. Вероятно, благодаря этому, изначально незначительные различия в территориальной агрессивности самцов и самок могут становиться более выраженными под влиянием социального фактора. Можно предположить, что в естественных условиях, где птица-нарушитель территории не упорствует в пребывании на чужом гнезде, а уходит сразу, как только встретит отпор, более активные самцы успевают напасть на нарушителя раньше, чем их сестры. Каждое такое событие не только обогащает самцов опытом агрессивных контактов, но и лишает подобного опыта самок. Накопление опыта агрессивных взаимодействий, в соответствии с гипотезой вызова, сформулированной Вингфилдом с соавторами (Wingfield et al., 1990) и подтвержденной в отношении птенцов озерной чайки (Ros et al., 2002), открывает возможность для увеличения чувствительности ЦНС к кратковременным повышению уровня тестостерона в плазме крови, что позволяет еще быстрее реагировать агрессией на социальные вызовы.

Отчасти аналогичный механизм дифференцированного накопления опыта агрессивных взаимодействий самцами и самками был показан в исследовании Сабби с соавторами (2021). Самцы

молодых шимпанзе чаще подвергались агрессии со стороны взрослых, т.к. сами проявляли агрессию несколько чаще, чем самки (Sabbi et al., 2021).

Связь между агрессивностью птенцов и поведенческой реакцией на стресс, обнаруженная в двухнедельном возрасте, пропала уже через неделю. Нам не кажется, что это противоречит выдвинутой нами гипотезе, поскольку в возрасте 3 недель половая дифференциация агрессивного поведения уже проявилась на уровне выводков и, очевидно, могла продолжить свое развитие независимо от других поведенческих характеристик. Кроме того, более агрессивные птенцы могли продолжать осуществлять частые агрессивные контакты с сородичами и, как следствие, поддерживать высокий уровень тестостерона в плазме крови. Постнатальное повышение уровня тестостерона, в свою очередь, может оказывать разнонаправленные влияния на изначально положительно связанные между собой поведенческие характеристики, например на агрессивность и выпрашивание у птенцов озерной чайки (Groothuis, Ros, 2005).

Можно заключить, что в естественных условиях половая дифференциация территориального поведения у чаек может происходить задолго до подъема на крыло, при этом социальная среда обитания птенцов может способствовать усилению изначально небольших поведенческих различий внутри выводка. Зависимость эффекта пренатальных воздействий от пола эмбриона, экспериментально показанная в ряде исследований на птицах (Von Engelhardt et al., 2006; Carere, Balthazart, 2007; Rokka et al., 2014), создает широкий спектр возможностей для формирования таких изначальных различий.

Согласно концепции Лофтуса с соавторами (Loftus et al., 2021), высокая изменчивость индивидуальных поведенческих характеристик в пределах группы животных способствует распределению социальных ролей между ее членами и поэтому дает такой группе адаптивное преимущество. Выводок колониальных чайковых птиц является группой родственных особей, вынужденных согласованно действовать в обширном спектре различных жизненных ситуаций, включая прибытие родителя с порцией корма, нападение хищника или нарушение гнездовой территории конспецификом. У колониальных чайковых птиц способность выводка противостоять вторжениям конспецификов на гнездовую территорию безусловно важна для выживания птенцов: птенцы с соседних гнезд могут своровать еду у выводка, а взрослые птицы (особенно это характерно для крупных чаек) могут съесть и самих птенцов (Гаузер, 1981; Зыкова, Панов, 1983). Распре-

деление ролей между братьями и сестрами при защите гнездовой территории укладывается в концепцию Лофтуса: в лице агрессивного самца выводок приобретает специализированного, а значит более эффективного защитника. Сходство поведенческих типов у птенцов одного выводка, обеспечиваемое генетической общностью и одинаковыми условиями развития, создает препятствие для внутривыводковой вариативности индивидуального поведения, а значит и для эффективного распределения задач внутри такой группы. Вероятно, ранняя половая дифференциация, обнаруженная нами, — один из немногих факторов, позволяющих преодолеть это препятствие.

ФИНАНСИРОВАНИЕ И БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую благодарность А.Ю. Зотову и В.Б. Вихореву за активное участие в полевых исследованиях, Я.Р. Телегиной за помощь в определении пола птенцов, а также заведующему Карасукского научного стационара ИСиЭЖ СО РАН, Новосибирск, В.А. Шилову за предоставленную возможность проведения исследований и сбора экспериментального материала.

Работа выполнена при поддержке программы ФНИ государственных академий наук на 2021–2025 гг., FWGS-0247-2021-0003.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы — М.А. Минина, Е.Ю. Агафонова и А.В. Друзья — заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все процедуры с животными, выполненные в данной работе, соответствуют этическим стандартам.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Виксне Я.А., 1988. Озерная чайка — *Larus ridibundus* Linnaeus, 1766 // Птицы СССР. Чайковые. Под ред. В.Д. Ильичева, В.А. Зубакина. М.: Наука. С. 85–98.
- Гаузер М.Е., 1981. Значение места расположения гнезда для выживаемости птенцов в колониях пестроносо-й крачки на островах Красноводского залива // Экология и охрана птиц. Тез. докл. VII Всесоюз. орнитол. конф. Кишинев. С. 55–56.
- Зыкова Л.Ю., Панов Е.Н., 1983. Влияние численности и плотности гнездовых поселений на успех размножения у хохотуны *Larus argentatus cachinnans* // Зоологический журнал. Т. 52. № 10. С. 1533–1540.
- Минина М.А., Телегина Я.Р., Друзья А.В., 2018. Влияние условий раннего развития на формирование индивидуальных поведенческих характеристик у птенцов озерной чайки (*Larus ridibundus*) // Материалы Всерос. конф., посвященной 120-летию со-

- дня рождения проф. Г.П. Дементьева, Звенигород, 27 сентября—1 октября. С. 246—253.
- Раттиссте К., 1981. Методика изучения демографии сизой чайки в Эстонской ССР // Научные основы обследования колониальных гнездовых околоводных птиц. Под ред. В.Е. Флинта. М.: Наука. С. 97—107.
- Харитонов С.П., 1987. Опыт отлова и мечения некоторых видов околоводных птиц. Кольцевание и мечение животных, 1983—1984 годы. М.: Наука. С. 10—27.
- Харитонов С.П., Зубакин В.А., 1984. Процесс формирования пар у озерных чаек // Зоологический журнал. Т. 63. № 1. С. 95—104.
- Харитонов С.П., 2011. Пространственно-этологическая структура колоний околоводных птиц // Зоологический журнал. Т. 90. № 7. С. 846—860.
- Burger J., Beer C.G., 1975. Territoriality in the Laughing Gull (*L. atricilla*) // Behaviour. V. 55. № 3—4. P. 301—319.
- Butler R.G., Janes-Butler S., 1983. Sexual differences in the behavior of adult Great Black-backed Gulls (*Larus marinus*) during the pre-and post-hatch periods // The Auk. V. 100. № 1. P. 63—75.
- Carere C., Balthazart J., 2007. Sexual versus individual differentiation: the controversial role of avian maternal hormones // Trends in Endocrinology & Metabolism. V. 18. № 2. P. 73—80.
- Eising C.M., Müller W., Groothuis T.G.G., 2006. Avian mothers create different phenotypes by hormone deposition in their eggs // Biology letters. V. 2. № 1. P. 20—22.
- Fridolfsson A.K., Ellegren H., 1999. A simple and universal method for molecular sexing of non-ratite birds // Journal of avian biology. P. 116—121.
- Griffiths R., Double M.C., Orr K., Dawson R.J., 1998. A DNA test to sex most birds // Molecular ecology. V. 7. № 8. P. 1071—1075.
- Groothuis T.G.G., Ros A.F.H., 2005. The hormonal control of begging and early aggressive behavior: experiments in black-headed gull chicks // Hormones and Behavior. V. 48. № 2. P. 207—215.
- Groothuis T.G.G., Trillmich F., 2011. Unfolding personalities: the importance of studying ontogeny // Developmental Psychobiology. V. 53. № 6. P. 641—655.
- Groothuis T., 1989. On the ontogeny of display behaviour in the black-headed gull: I. The gradual emergence of the adult forms // Behaviour. V. 109. № 1—2. P. 76—123.
- Groothuis T., 1989a. On the ontogeny of display behaviour in the black-headed gull: II. Causal links between the development of aggression, fear and display behaviour: emancipation reconsidered // Behaviour. P. 161—204.
- Groothuis T., 1992. The influence of social experience on the development and fixation of the form of displays in the black-headed gull // Animal behaviour. V. 43. № 1. P. 1—14.
- Groothuis T., Meeuwissen G., 1992. The influence of testosterone on the development and fixation of the form of displays in two age classes of young black-headed gulls // Animal Behaviour. V. 43. № 2. P. 189—208.
- Groothuis T., Van Mulekom L., 1991. The influence of social experience on the ontogenetic change in the relation between aggression, fear and display behaviour in black-headed gulls // Animal behaviour. V. 42. № 6. P. 873—881.
- Groothuis T.G., Hsu B.Y., Kumar N., Tschirren B., 2019. Revisiting mechanisms and functions of prenatal hormone-mediated maternal effects using avian species as a model // Philosophical Transactions of the Royal Society B. V. 374. № 1770. P. 20180115.
- Loftus J.C., Perez A.A., Sih A., 2021. Task syndromes: linking personality and task allocation in social animal groups // Behavioral Ecology. V. 32. № 1. P. 1—17.
- Pierotti R., Annett C., 1994. Patterns of aggression in gulls: asymmetries and tactics in different social categories // The Condor. V. 96. № 3. P. 590—599.
- Podmokła E., Drobniać S.M., Rutkowska J., 2018. Chicken or egg? Outcomes of experimental manipulations of maternally transmitted hormones depend on administration method meta-analysis // Biological Reviews. V. 93. № 3. P. 1499—1517.
- Rokka K., Pihlaja M., Siitari H., Soulsbury C.D., 2014. Sex-specific differences in offspring personalities across the laying order in magpies *Pica pica* // Behavioural processes. V. 107. P. 79—87.
- Ros A.F.H., Dieleman S.J., Groothuis T.G.G., 2002. Social stimuli, testosterone, and aggression in gull chicks: support for the challenge hypothesis // Hormones and Behavior. V. 41. № 3. P. 334—342.
- Sabbi K.H., Emery Thompson M., Machanda Z.P., Otali E., Wrangham R.W., Muller M.N., 2021. Sex differences in early experience and the development of aggression in wild chimpanzees // Proceedings of the National Academy of Sciences. V. 118. № 12. C. e2017144118.
- Schielzeth H., Nakagawa S., Stoffel M., 2019. rptR: repeatability estimation for Gaussian and nonGaussian data. Available from: <https://rdrr.io/cran/rptR/man/rpt.html> [Accessed 27.07.21]
- Southern L.K., 1981. Sex-related differences in territorial aggression by Ring-billed Gulls // The Auk. P. 179—181.
- Terkel A.S., Moore C.L., Beer C.G., 1976. The effects of testosterone and estrogen on the rate of long-calling vocalization in juvenile laughing gulls, *Larus atricilla* // Hormones and Behavior. V. 7. № 1. P. 49—57.
- Tinbergen N., 1956. On the functions of territory in gulls // Ibis. V. 98. № 3. P. 401—411.
- Tschirren B., 2015. Differential effects of maternal yolk androgens on male and female offspring: a role for sex-specific selection? // PLoS One. V. 10. № 7. P. e0133673.
- Van Rhijn J., 1985. Black-headed gull or black-headed girl? On the advantage of concealing sex by gulls and other colonial birds // Netherlands Journal of Zoology. V. 35. P. 87—102.
- Von Engelhardt N., Carere C., Dijkstra C., Groothuis T.G.G., 2006. Sex-specific effects of yolk testosterone on survival, begging and growth of zebra finches // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. V. 273. № 1582. P. 65—70.
- Wingfield J.C., Hegner R.E., Duffy Jr.A.M., Ball G.F., 1990. The “challenge hypothesis”: theoretical implications for patterns of testosterone secretion, mating systems, and breeding strategies // The American Naturalist. V. 136. № 6. P. 829—846.

SEXUAL DIFFERENTIATION OF AGGRESSIVE BEHAVIOR IN THE CHICKS OF THE BLACK-HEADED GULL (*LARUS RIDIBUNDUS*, LARIDAE, CHARADRIIFORMES) IN THE NATURAL ENVIRONMENT

M. A. Minina^{1, *}, E. Yu. Agafonova², A. V. Druzyaka^{1, 2}

¹*Institute of the Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, 630091 Russia*

²*Novosibirsk State University, Novosibirsk, 630090 Russia*

**e-mail: maff14@yandex.ru*

Sexual differentiation of social behavior in gulls and its mechanisms remain unexplored beyond the breeding season. We described the development of aggressive territorial behavior in males and females of black-headed gulls at the age of 1–4 weeks, modeling the intrusion of a peer to the nesting territory. We also hypothesized that the sex differentiation of aggressive behavior may appear as a consequence of the development of small early differences between siblings in behavioral stress response. To test this assumption, we investigated the relationship between the priority among brood in aggressive contact with the intruder, and the within-broods level of activity of a chick to stress. To measure the behavioral stress response, we used the social isolation of chicks within a small water area with an island in the middle. Longer attempts to swim outside the fenced area were regarded as a more proactive stress response. At the age of up to 3 weeks, there were no sex differences in the aggressiveness, but the stress response of males was more proactive than that of their sisters, and a more proactive chick in the brood was usually the first to attack the intruder. At the fourth week of life, the aggressiveness of males increased significantly, and in broods of two sexes, brothers began to play a leading role in protecting the nesting territory in the absence of parents. They attacked the intruder more often and made aggressive calls more frequently. Thus, we were the first to reveal sexual differentiation of territorial behavior in gull chicks in the pre-fledging period. Our results suggest that under natural conditions, where the intruder does not persist in staying in the other nest, but recedes immediately when counteracted, more proactive males use to attack the intruder earlier than sisters do. As a result, they gain experience of aggressive interactions, and develop higher abilities of aggressive responses to social challenges.

Keywords: ontogeny, aggression, behavior, field research, behavioral type, individual behavioral traits