

Оригинальная статья / Original article
УДК 98.243.8: 591.5
DOI: 10.18470/1992-1098-2021-3-19-32

Влияние неродственных контактов на формирование поведенческих типов у птенцов озёрной чайки

Мария А. Минина¹, Алексей В. Друзяка^{1,2}

¹Институт Систематики и Экологии животных СО РАН, Новосибирск, Россия

²НИУ Новосибирский государственный университет, Новосибирск, Россия

Контактное лицо

Алексей В. Друзяка, кандидат биологических наук, научный сотрудник, лаборатория поведенческой экологии сообществ, Институт систематики и экологии животных; 630091 Россия, г. Новосибирск, ул. Фрунзе, 11. Тел. +79232273238
Email decartez@gmail.com
ORCID <https://orcid.org/0000-0002-3597-1283>

Формат цитирования

Минина М.А., Друзяка А.В. Влияние неродственных контактов на формирование поведенческих типов у птенцов озёрной чайки // Юг России: экология, развитие. 2021. Т.16, N 3. С. 19-32. DOI: 10.18470/1992-1098-2021-3-19-32

Получена 20 января 2021 г.
Прошла рецензирование 16 марта 2021 г.
Принята 26 апреля 2021 г.

Резюме

Цель. Развитие поведенческих типов в онтогенезе и влияние на них средовых, особенно социальных факторов, почти не изучено для природных популяций животных. Мы исследовали влияние плотности неродственного социального окружения на онтогенез поведения свободноживущих птенцов озёрной чайки (*Chroicocephalus ridibundus*).

Материал и методы. Для того чтобы исключить влияние взаимоотношений с родными родителями на развитие поведения птенцов, 21 кладку озёрной чайки перенесли из родных гнёзд в приёмные, так, чтобы разрушить отрицательную связь между агрессивностью родных родителей и плотностью соседского окружения. Поведенческие типы птенцов определяли последовательным тестированием на арене «Открытого поля» в возрасте 2-3, 8-9 и 14-15 дней.

Результаты. Родительские пары, эффективно препятствовавшие близкому подселению соседей на стадии постройки гнёзд, выращивали более активное потомство. Поведение птенцов, выращенных приёмными родителями, наоборот, было тем более пассивным, чем меньше неродственных птенцов жило поблизости, и не было связано с агрессивностью родных родителей.

Заключение. Наша работа демонстрирует роль неродственного социального окружения в онтогенезе поведенческих типов у колониальных птиц. Мы полагаем, что разнонаправленные влияния родителей и соседей оптимизируют траектории развития поведенческих типов на индивидуальном уровне, повышая шансы птенцов на выживание в разнообразной и изменчивой среде гнездовой колонии.

Ключевые слова

Персоналии животных, чайковые птицы, колониальность, плотность гнездования, замена родителей, тест «Открытое поле».

The effect of neighbouring contacts on the formation of behavioral types in Black-headed Gull chicks

Maria A. Minina¹ and Alexey V. Druzyaka^{1,2}

¹Institute of Systematic and Ecology of Animals, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia

²Novosibirsk State University, Novosibirsk, Russia

Principal contact

Alexey V. Druzyaka, PhD in Biology, Research Fellow, Laboratory of Behavioral Ecology of Communities, Institute of Animal Systematics and Ecology; 11 Frunze St, Novosibirsk, Russia 630091. Tel. +79232273238

Email decartez@gmail.com

ORCID <https://orcid.org/0000-0002-3597-1283>

How to cite this article

Minina M.A., Druzyaka A.V. The effect of neighbouring contacts on the formation of behavioral types in Black-headed Gull chicks. *South of Russia: ecology, development*. 2021, vol. 16, no. 3, pp. 19-32. (In Russian) DOI: 10.18470/1992-1098-2021-3-19-32

Received 20 January 2021

Revised 16 March 2021

Accepted 26 April 2021

Abstract

Aim. The early development of behavioral types and the influence of environmental, mostly social, factors have almost not been studied for natural animal populations. We investigated the effect of the density of non-relative social environment on the development of the behavior of free-living chicks of the Black-headed Gull (*Chroicocephalus ridibundus*).

Material and Methods. In order to exclude the influence of relationships with native parents on the development of chicks' behavior, 21 clutches were cross-fostered so as to destroy any negative relationship between the aggressiveness of their parents and the density of their neighbors. The behavioral types of chicks were determined by a 3-time testing in an "open field" arena at the ages of 2-3, 8-9 and 14-15 days.

Results. Those parents, which effectively coped with close neighboring at the nest settling period, raised more active offspring. The behavior of chicks raised by foster parents, on the contrary, was more passive the fewer unrelated chicks there were nearby and was not associated with the aggressiveness of their parents.

Conclusion. Our work demonstrates the role of an unrelated social environment in the ontogeny of behavioral types in colonial birds. We suppose that the different ways in which influences of parents and neighbors optimize the trajectories of development of behavioral types at an individual level, increase the chances of chicks surviving in the diverse and variable environment of a breeding colony.

Key Words

Animal's personality, gulls, coloniality, nest density, cross-fostering, "open field" test.

ВВЕДЕНИЕ

Межиндивидуальная изменчивость животных уже несколько десятилетий вызывает интерес зоологов и экологов, как одно из проявлений разнокачественности популяционных структур, лежащей в основе популяционного гомеостаза [1]. У разных видов животных были описаны «персоналии» («personality») или «поведенческие типы» [2] – устойчивые, проявляющиеся в разное время и в разных контекстах, индивидуальные различия поведения [3-9]. С понятием «поведенческий тип» тесно связано понятие «поведенческий синдром», которым обозначают наличие корреляций между различными поведенческими характеристиками особей одной популяции [10]. В основе поведенческих проявлений индивидуальности лежат физиологические и биохимические различия особей [11-14], в частности, особенности протекания стрессовой реакции [3].

На искусственных линиях и свободноживущих популяциях больших синиц установлено, что поведенческий тип может генетически наследоваться от родителей [12; 15]. На онтогенетическое развитие поведенческих типов существенное влияние оказывает влияние среды, в том числе и социальной. Вклад внутрисемейных отношений в развитие персоналий детально изучался на примере домового мыши [16; 17] и серой крысы [18-22]. Исследования влияния поведения с родителей и сибсов на развитие поведенческого типа птенцов проводились на птенцах большой синицы [23; 24].

Роль неродственных социальных контактов в формировании поведенческого типа изучена в значительно меньшей степени. Так, нам известно исследование, где показано влияние социальной изоляции на величину индивидуальных различий в неофобии у взрослых рыб *Lepomis gibbosus* [25]. Эксперименты, проведенные на птенцах озёрной чайки в условиях авиария, показали, что регулярное общение с соседями и участие в территориальных конфликтах необходимо для своевременного и полного развития видоспецифических агрессивных демонстраций у колониальных видов птиц [26]. Эти исследования демонстрируют принципиальную возможность влияния неродственных контактов на онтогенетический ход развития поведенческого типа. Однако эта возможность не была ещё подтверждена и характер влияния не был выяснен.

Свободноживущие птенцы колониальных чайковых птиц – удачная модель для исследований раннего онтогенеза индивидуальных характеристик и их изменений под влиянием социальных факторов. Полувыводковый тип развития чайковых птиц определяет высокую степень самостоятельности птенцов и разнообразие их поведенческих реакций, от частично самостоятельного питания [27] до взаимодействий с соседями и хищниками [28; 29]. Социальные условия, в которых растут птенцы колониальных видов, сложны и разнообразны, они включают не только отношения птенцов с родителями и сибсами, но и контакты с соседями по колонии.

Цель нашего исследования – выявить и описать влияние плотности неродственного социального окружения на развитие поведенческого типа птенцов озёрной чайки, растущих в условиях гнездовой колонии.

Структура колонии, а значит и соседское окружение выводков, в значительной степени определяется индивидуальными поведенческими характеристиками гнездящихся пар [30]. Это создает проблему: гипотетическая связь поведенческого типа птенцов с характеристиками неродственного социального окружения могла бы быть обусловлена как влиянием соседей, так и наследованием поведенческого типа от родителей. Чтобы иметь возможность различать эти факторы, мы провели эксперимент с перекрёстным воспитанием птенцов.

Скоррелированность поведенческих черт даёт возможность оценивать поведенческий тип по отдельным тестам и затем более или менее точно прогнозировать другие черты [2]. В качестве черты, наилучшим образом характеризующей поведенческий тип птенцов, мы выбрали поведенческую реакцию на стрессирующую ситуацию, оцениваемую в тесте «Открытое поле», а стрессовым воздействием служила изоляция птенцов от привычного социального окружения.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Место сбора материала и объекты исследования

Исследования проводились в 2011 г. в колонии озёрных чаек, расположенной в Карасукском районе Новосибирской области, на оз. Титово (53,751° с.ш.; 77,975° в.д). Из центральной части колонии, насчитывающей около 1000 гнездовых пар, был выбран наиболее удобный для исследования участок, включающий 118 гнёзд.

Гнезда вместе с околоснездовыми участками огораживали плавучими загородками из ДВП и пенопласта (рис. 1), что позволило отлавливать птенцов для проведения измерений и тестов. Количество гнёзд, заключаемых в одну загородку, варьировало от 2 до 39, что дополнительно увеличивало изменчивость плотности неродственного социального окружения птенцов.

Оценка родительской агрессивности на стадии заселения колонии

На стадии насиживания яиц мы выполнили картирование исследуемого участка колонии при помощи теодолита ТД-10 и лазерного дальномера. Гнезда нанесли на схему с точностью до 5 см. Также на стадии насиживания для каждого обнаруженного яйца методом водяных проб [31] определили стадию насиживания. Исходя из стадии насиживания яиц, для каждого гнезда рассчитали дату выклева первого птенца с точностью 1-3 суток, а также примерную дату постройки гнезда.

По полученным данным для каждой родительской пары рассчитали показатель территориальной агрессивности на стадии заселения колонии, R_3 , как среднее расстояние до трех ближайших гнёзд, построенных в то же время или позднее. Для удобства планирования эксперимента с перекрёстным воспитанием дополнительно был рассчитан параметр R'_3 , как среднее расстояние до трех ближайших гнёзд без учёта времени их постройки.

Оценка неродственного социального окружения выводков

Каждого родившегося птенца метили алюминиевым кольцом с индивидуальным номером. Фиксировалась

дата рождения и очерёдность выклевывания в своём выводке. Для погибших определялась дата смерти. С использованием данных картирования и учёта выживаемости птенцов, для каждого выводка

рассчитывался показатель плотности соседского окружения, S , как количество птенцов, проживающих в радиусе 1 м от места жительства выводка на 8-й день жизни старшего птенца.



Рисунок 1. Огороженная группа гнёзд озёрной чайки

Figure 1. Fenced group of Black-headed gull nests

Эксперимент «перекрёстное воспитание»

Из колонии было выбрано 49 гнёзд, в каждом из которых было не менее 2 яиц. Распределение параметра R'_3 среди выбранных гнёзд отличалось от нормального (критерий Колмогорова-Смирнова, $p > 0,1$), было смещено влево и имело медиану 1,05 м. Гнёзда условно разделили по медиане на «плотные» и «разреженные». 21 кладку перенесли в гнёзда другой группы, отличающиеся от родных по параметру R'_3 не менее чем на 0,30 м. Интервал между расчётными датами выклевывания птенцов в приёмных и родных гнёздах, не превышал 5 дней. Оставшиеся 28 кладок использовали в качестве контрольных, чтобы исключить влияние замены родителей на рост, выживаемость и поведение птенцов.

Оценка качества питания птенцов

Производились измерения длины черепа всех птенцов вместе с клювом в 1-й, 8-й и 15-й дни жизни. В те же дни проводилось взвешивание птенцов. Для оценки качества питания птенцов рассчитывался индекс массы как остаток линейной регрессии массы по длине черепа [32].

Тест «Открытое поле»

В качестве маркера поведенческого типа мы использовали активность поведения птенцов в

стрессорной ситуации, которая 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 [33].

Тест «Открытое поле» проводился со всеми птенцами экспериментальной группы и 6 случайно выбранными выводками из контрольной группы. Каждый из птенцов тестировался трижды: в возрасте 2-3, 8-9 и 14-15 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, что должно было обеспечить звукоизоляцию (рис. 2А). Арена, помещавшаяся в основание цилиндра, представляла собой круг диаметром 75 см, расчерченный на 24 фрагмента (рис. 2Б). Под потолком располагалась видеочка, управляемая с компьютера через USB-подключение, и 4 светодиодные лампочки. Лампочки включались снаружи. Птенцов доставляли к месту проведения

эксперимента партиями по 3 особи, в приоткрытом (для доступа свежего воздуха) пластиковом контейнере. Птенцы ожидали тестирования в том же контейнере. Для каждого птенца время от поимки до начала теста не превышало 20 минут. Птенца помещали в центр

арены и оставляли в темноте на 2 минуты, а затем включали свет и в течение 5 минут проводили видеосъемку. В течение 20 минут после тестирования птенцов выпускали обратно на гнёзда.

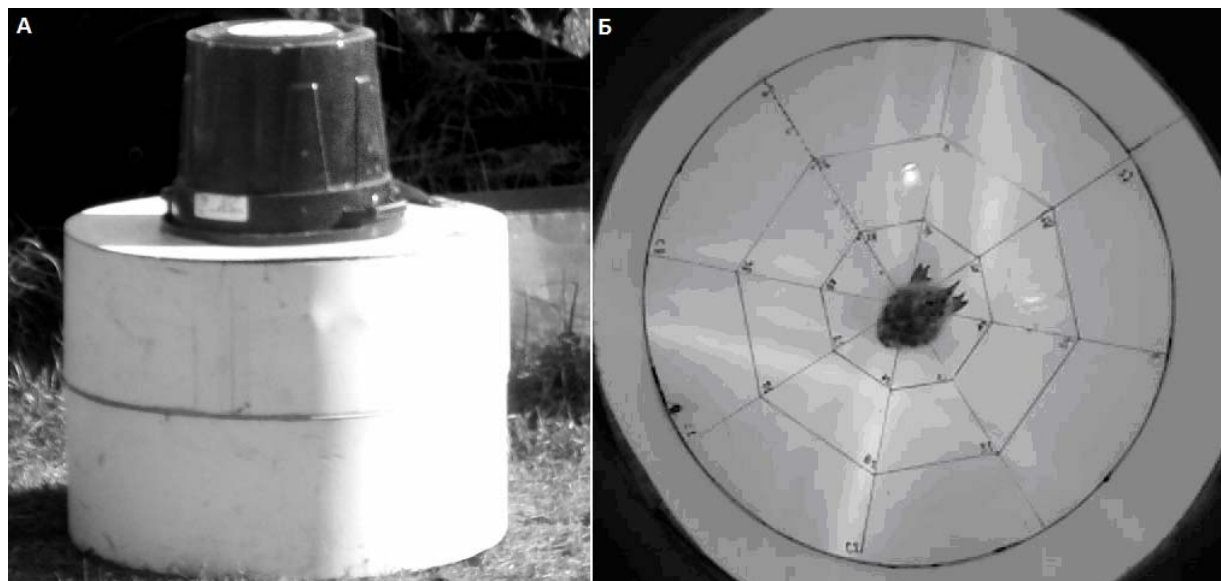


Рисунок 2. Установка «Открытое поле». А. Вид снаружи. Б. Вид изнутри
Figure 2. The “open field” testing arena. A. External view. B. Internal view

Реакцию птенцов на стрессующую ситуацию считали тем более активной, чем меньшее время птенцы проводили в неподвижности с момента включения света. По причине малой подвижности птенцов, при обработке видеозаписей пересечения птенцами границ фрагментов не учитывались [34]. Отмечали время от включения света до первого шага, сделанного птенцом, выраженное в секундах, T . Для птенцов, не

приступивших к перемещениям до окончания теста, T считали равным 300. Для удобства статистической обработки данных и интерпретации результатов, T было преобразовано в показатель активности, $A=1-(\lg(T)-\lg(T_{\min})) / (\lg(T_{\max})-\lg(T_{\min}))$. Распределение A было близко к нормальному, а значения варьировали от 0 до 1. Число протестированных птенцов разных возрастов приведено в таблице 1.

Таблица 1. Объём собранного материала

Table 1. Amount of collected material

Проведённые манипуляции Manipulations undertaken	Группа / Group		
	Перекрёстное воспитание + ОП Cross-foster + OF	ОП OF	Контроль Control
Измерены в период 1-15 дней Measured in 1-15 days period	35	13	30
Проведены 3 теста ОП 3 OF tests undertaken	28	12	-
Получен A_{2-3} и R_3 Activity in 2-3 days and R_3 calculated	24	8	-
Получен A_{8-9} и R_3 Activity in 8-9 days and R_3 calculated	27	12	-
Получен A_{14-15} и R_3 Activity in 14-15 days and R_3 calculated	28	12	-

Примечание: В таблице приводятся количества птенцов из каждой группы, с которыми были проведены манипуляции, указанные в левом столбце

Note: The table shows the number of chicks from each group, with which the manipulations were carried out, indicated in the left column

Эксперимент с подменой яиц был проведён для 21 кладки, из которой успешно вылупилось 59 птенцов. Эксперимент «Открытое поле» запланировали также для 16 птенцов, вылупившихся из 6 выводков, для которых подмены яиц не проводилось. До 15-дневного возраста дожили 35 птенцов из выводков с подменёнными яйцами и 13 — из выводков без подмены яиц, однако 8 из них не прошли первого или

второго теста, потому что не были пойманы. Птенцы, не дожившие до 15-го дня или не участвовавшие во всех трёх запланированных тестах, были удалены из всех видов анализа, кроме сравнения выживаемости. Кроме того, для трёх птенцов из 2 гнезд экспериментальной группы мы не сочли возможным определить параметр R_3 , потому что их родные гнёзда были окружены более

ранними постройками, а ближайшие сходные по срокам располагались слишком далеко.

ПОЛУЧЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Различия контрольных и экспериментальных птенцов по росту, выживаемости и поведению

В гнёздах из контрольной группы, для которых был проведён тест «Открытое поле», выклев произошёл раньше, чем в экспериментальных гнёздах (дата выклев первого птенца: 19.05 [19.05; 20.05] и 22.05 [22.05; 24.05], $p=0,001$). Параметр агрессивности родных родителей контрольных выводков также достоверно отличался от экспериментальных в меньшую сторону (R_3 : 1,04 [0,87; 1,14] и 1,56 [0,94; 2,24], $p=0,036$).

Активность птенцов контрольной и экспериментальной групп в тесте «Открытое поле» различалась на уровне тенденции в 2-3-дневном возрасте, и не различалась впоследствии (контроль и эксперимент, A_{2-3} : 0 [0; 0,08] и 0,2 [0,03; 0,3], $p=0,084$; A_{8-9} : 0,29±0,25 и 0,41±0,28, $p=0,220$; A_{14-15} : 0,45±0,18 и 0,39±0,3, $p=0,522$).

Сравнение самых «поздних» птенцов из «поведенческой» контрольной группы с самыми «ранними» из экспериментальной также не показало значимых различий по поведению птенцов в тесте «Открытое поле» (контроль и эксперимент, A_{2-3} : 1,62±0,23 ($n=2$) и 1,43±0,58 ($n=2$), $p=0,683$; A_{8-9} : 1,89±0,54 ($n=6$) и 1,58±0,59 ($n=6$), $p=0,327$; A_{14-15} : 1,44±0,51 ($n=6$) и 1,79±0,53 ($n=6$), $p=0,332$).

Среди птенцов из экспериментальной, более поздней по дате выклев, группы не было обнаружено достоверных связей между активностью в тесте и датой выклев (A_{2-3} : $R_s=-0,029$, $p=0,898$; A_{8-9} : $R_s=0,084$, $p=0,678$; A_{14-15} : $R_s=0,174$, $p=0,377$). В контрольной группе птенцы, родившиеся позже, вели себя активнее в первом тесте (A_{2-3} : $R_s=0,875$, $p=0,004$; A_{8-9} : $R_s=-0,101$, $p=0,755$; A_{14-15} : $R_s=0,074$, $p=0,819$), в старших возрастах связь активности с датой выклев отсутствовала (A_{8-9} : $R_s=-0,101$, $p=0,755$; A_{14-15} : $R_s=0,074$, $p=0,819$).

Выводки из контрольной группы, для которых эксперимент «Открытое поле» не проводился, не отличались от экспериментальных ни по дате выклев, ни по агрессивности родных родителей (дата выклев первого птенца: 23.05 [22.05; 25.05] и 22.05 [22.05; 24.05], $p=0,628$; R_3 : 1,43 [1,05; 2,44] и 1,56 [0,94; 2,24], $p=0,653$).

В период 1-15 дней выживаемость птенцов из экспериментальной группы достоверно не отличалась ни от выживаемости птенцов из контрольной группы, для которой был проведён эксперимент «Открытое поле» (двусторонний точный критерий Фишера, $p=0,208$), ни от выживаемости птенцов из контрольной группы, для которой тест «Открытое поле» не проводился (критерий χ^2 , $p=0,617$).

Индексы масс экспериментальных птенцов не отличались от индексов масс птенцов из обеих контрольных групп, доживших до 15 дней (табл. 2).

Таблица 2. Средние индексы масс птенцов из контрольных и экспериментальной групп

Table 2. Average chick's mass indexes for control and experimental groups

Возраст, дни Age, days	Контроль Control	ОП кросс-фостер OF cross-foster	ОП контроль OF control	Контроль без ОП (поздний) Late control without OF		Контроль с ОП (ранний) Early control with OF	
				$F(1,59)$	p	$F(1,42)$	p
1	0±2,8	-0,1±4,2	0,8±2,2	0,738	0,395	0,002	0,966
4	-0,3±4	0,1±4,6	1,5±3,7	1,161	0,287	0,131	0,719
8	-0,8±8,8	-0,1±8,3	3,3±6,5	0,947	0,336	0,372	0,544
15	-1,8±14,2	-0,8±14,5	0,5±13,1	0,068	0,795	0,722	0,399

Примечание: В таблице представлены средние значения индексов масс \pm SD для каждой из групп для всех возрастов, а также сравнение индексов масс экспериментальной и контрольных групп

Note: The table shows the values of the mass indices (mean \pm SD) for each of the groups of all ages, and comparing the mass indices between the experimental and control groups

Возрастная динамика реакции на стрессирующую ситуацию

Распределение активностей птенцов в возрасте 2-3 дня было смещено влево и отличалось от нормального (критерий Колмогорова-Смирнова, $p < 0,05$), в возрасте 8-9 и 14-15 дней распределение активностей птенцов от нормального не отличалось (критерий Колмогорова-Смирнова, $p > 0,20$).

Активность птенцов сохраняла ранговую устойчивость на возрастных промежутках 2-9 и 7-15 дней, как в целом (2-9: $n=29$, $R_s=0,395$, $p=0,034$; 7-15: $n=39$, $R_s=0,422$, $p=0,007$), так и среди экспериментальных птенцов (2-9: $n=21$, $R_s=0,500$, $p=0,021$; 7-15: $n=27$, $R_s=0,454$, $p=0,017$), но не была устойчивой на промежутке 2-15 дней (все птенцы: $n=30$, $R_s=0,170$, $p=0,370$; эксперимент: $n=22$, $R_s=0,242$, $p=0,277$).

Абсолютные значения оценок активности различались в зависимости от возраста птенцов и порядкового номера теста в целом ($n=29$, $\chi^2_2=17,402$, $p=0,000$), и в контрольной ($n=8$, $\chi^2_2=9,800$, $p=0,007$) и экспериментальной ($n=21$, $\chi^2_2=9,455$, $p=0,009$) группах. В первом тесте птенцы вели себя пассивнее, чем в двух последующих (1 и 2: $n=29$, $\chi^2_1=15,385$, $p=0,000$; 1 и 3: $n=30$, $\chi^2_1=9,143$, $p=0,002$), тогда как между вторым и третьим тестом достоверного различия не было ($n=39$, $\chi^2_1=1,400$, $p=0,237$, рис. 3).

Связь между плотностью неродственного социального окружения птенцов и территориальной агрессивностью их родителей

Количество птенцов-соседей, проживающих в радиусе метра от каждого гнезда, было отрицательно связано с оценкой агрессивности родительских пар, представляющей из себя среднее расстояние до трёх

ближайших позже построенных гнёзд. Эта связь была значимой как для гнёзд, в которых жили птенцы из контрольной группы ($n=12$, $R_s=-0,780$, $p=0,003$), так и для родных гнёзд птенцов из экспериментальной группы ($n=25$, $R_s=-0,736$, $p=0,000$).

Птенцы из контрольной группы жили с тем количеством соседей, которое определила

агрессивность их родных родителей на стадии заселения колонии. В то же время переселенным птенцам пришлось расти в социальной среде, не соответствующей их наследственности: связь родительской агрессивности с плотностью неродственного социального окружения была намеренно разрушена ($n=25$, $R_s=-0,071$, $p=0,737$).

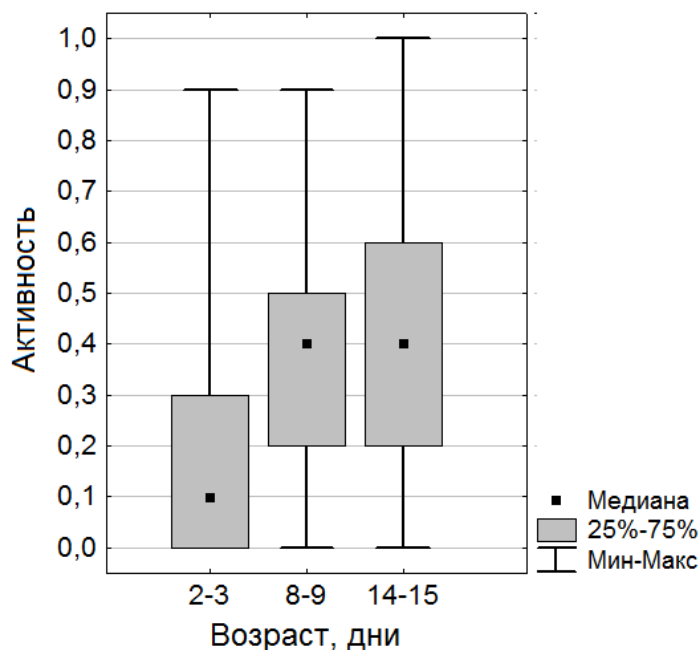


Рисунок 3. Возрастная динамика активности птенцов в тесте «Открытое поле»

Figure 3. Age dynamic of chicks' activity in the "open field" arena

Зависимость поведения птенцов от территориальной агрессивности родителей и плотности неродственного социального окружения

В контрольной группе мы обнаружили связь между активностью птенцов в тесте «Открытое поле» в возрасте 14-15 дней и агрессивностью их родных родителей на стадии заселения колонии. Для переселённых птенцов эта зависимость не проявилась (табл. 3).

Положительная зависимость активности птенцов от плотности неродственного социального окружения была обнаружена только в экспериментальной группе, для 8-9- и 14-15-дневных птенцов. В контрольной группе достоверной связи между поведением птенцов в «Открытом поле» и количеством птенцов-соседей, проживающих поблизости, обнаружено не было.

Таблица 3. Связь между факторами социальной среды выводка и активностью птенцов на арене «Открытого поля»

Table 3. Correlations between social environmental factors and chicks' activity in the "open field" arena

Возраст измерения активности, дни Age when activity was measured, days	Фактор социальной среды / Social environmental factors			
	Агрессивность родных родителей на стадии заселения колонии Parents' aggressiveness while settling in the colony		Количество птенцов-соседей в радиусе 1 м от гнезда проживания Number of the neighbouring chicks within in a 1-m area of the nest	
	Контроль Control	Эксперимент Experiment	Контроль Control	Эксперимент Experiment
2-3	0,76*	0,35	-0,43	0,14
8-9	0,14	0,14	-0,14	0,38*
14-15	0,65*	0,17	-0,51	0,57**

*Примечание: В таблице представлены коэффициенты корреляций Спирмена между показателями активности птенцов, измеренными в разных возрастах и факторами развития поведения * $p<0,05$, ** $p<0,01$, *** $p<0,001$*

*Note: The table shows the Spearman correlation coefficients between chick activity indicators measured at different ages and behavior development factors * $p<0,05$, ** $p<0,01$, *** $p<0,001$*

Поскольку связь между параметрами родительской агрессивности (R_3) и плотности социального окружения (S) для птенцов из экспериментальной группы была разрушена, мы имели возможность построить по этим параметрам регрессионную модель показателя

активности 13-15-дневных птенцов в «Открытом поле»: $A_{14-15}=0,077R_3+0,042S+0,129$. Модель была достоверной ($R^2=0,282$, $F_{(2, 22)}=4,326$, $p=0,026$), частная корреляция A_{14-15} с параметром S – статистически значимой (S : $n=25$, $R=0,497$, $p=0,014$), а частная

корреляция с параметром R_3 – нет (R_3 : $n=25$, $R=0,226$, $p=0,288$). Диаграмма рассеяния в осях S-A для усредненного по всей выборке значения R_3 приведена на рис. 4.

При удалении из выборки выводков с более поздними датами выклева, чем у контрольных (22 мая и позже) частная корреляция A_{14-15} с плотностью социального окружения осталась достоверной и положительной (S : $n=6$; $R=0,893$; $p=0,016$).

Для птенцов из контрольных выводков, с датой выклева не более ранней, чем у самых старших экспериментальных выводков, была обнаружена

отрицательная корреляция A_{14-15} с плотностью социального окружения ($n=6$; $R=0,880$; $p=0,021$), связь с родительской агрессивностью была положительной, но не достоверной ($n=6$; $R=0,635$; $p=0,176$).

Связь между качеством питания птенцов и поведением птенцов в тесте «Открытое поле»

Активность птенцов не была достоверно связана с их упитанностью, выраженной через индекс массы во всех возрастах, как в контрольной, так и в экспериментальной группах (табл. 4).

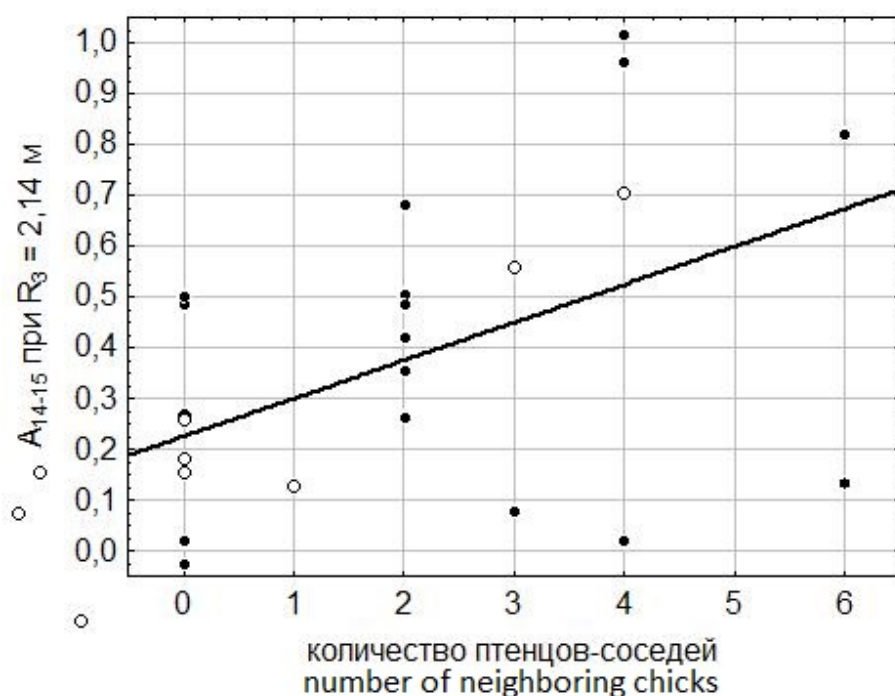


Рисунок 4. Связь активности 14-15-дневных птенцов, рассчитанная для средней родительской агрессивности ($R_3=2,14$ м) с количеством птенцов-соседей

Белыми кружками обозначены птенцы из гнёзд с датой выклева первого птенца 21 мая и раньше, чёрными – с более поздними датами выклева. Линия тренда построена для объединённой выборки

Figure. 4. The relationship of the activity of 14-15-day-old chicks calculated for the average parental aggressiveness ($R_3=2,14$ m) with the number of neighboring chicks

White circles indicate chicks from nests with the hatching date of the first chick on May 21 and earlier, black circles indicate later hatching dates. Trendline is drawn for the united sample

Таблица 4. Связь между индексами массы и активностью в «Открытом поле» среди птенцов разного возраста
Table 4. Correlations between mass indexes and activity in the “open field” arena among chicks of different ages

Возраст птенца, дни Age, days	Экспериментальная группа Experimental group		Контрольная группа Control group	
	R	p	R	p
2-3	-0,237	0,289	0,436	0,280
8-9	0,253	0,203	-0,218	0,496
14-15	0,338	0,079	0,138	0,668

Примечание: В таблице представлены коэффициенты и уровни значимости корреляций между активностью и индексом массы птенцов в разном возрасте, в контрольной и экспериментальной группах. Для возраста 2-3 дня рассчитаны коэффициенты корреляций Спирмена, в остальных случаях – коэффициенты корреляций Пирсона

Note: The table shows the coefficients and significance levels of correlations for mass indices and activity of chicks measured at different ages for the control and experimental chicks. For 2-3 days of age, Spearman correlation is used, in other cases – Pearson correlation

Различия контрольных и экспериментальных птенцов по росту, выживаемости и поведению

Поведение 2-3-дневных птенцов в «Открытом поле» было, на уровне тенденции, пассивнее, чем поведение экспериментальных птенцов. Протестированная в

«открытом поле» (т.н. поведенческая) контрольная группа птенцов отличалась от экспериментальной более ранней датой выклева, а, значит, и более ранней датой вселения родительских пар в гнездовую колонию. Поэтому различия в поведении птенцов из

этих групп в «Открытом поле» не могут быть истолкованы однозначно. Вместе с тем, положительная корреляция между активностью 2-3 дневных птенцов из контрольной группы в «Открытом поле» и датой их выклева заставляет предположить, что причина обнаруженной тенденции скорее связана со сроками выклева птенцов, чем с нашим экспериментальным воздействием на них.

Поведение птенцов 8-9 и 14-15-дневного возраста не различалось между контрольной и экспериментальной группами. Различий не обнаружилось и после выравнивания групп по срокам выклева путём исключения части птенцов из анализа. Выводки, жившие у приёмных родителей в результате переселения в ходе эксперимента, не отличались ни по выживаемости, ни по качеству питания, от птенцов из непереселённых выводков, родившихся в те же сроки и при той же гнездовой плотности.

Можно заключить, что факт переселения не оказал значительного влияния на рост и развитие птенцов.

Возрастная динамика реакции на стрессирующую ситуацию

Параметр, выбранный нами для оценки реакции птенцов на стрессирующую ситуацию, сохранял ранговую устойчивость на возрастных промежутках 2-9 и 7-15 дней, однако устойчивость на промежутке 2-15 дней не прослеживалась.

Исследование устойчивости персональных характеристик в онтогенезе ранее проводилось у цыплят джунглевых кур (*Gallus gallus*) в возрасте 4-40 недель [35]. В отличие от птенцов озёрной чайки, исследованных нами, 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 чайчата. Кроме того, цыплята были выращены в стандартных лабораторных условиях, в то время как мы исследовали птенцов из дикой популяции. Вероятно, подверженность исследуемой популяции разнонаправленным средовым и социальным воздействиям, особенно на ранних стадиях развития, может существенно снизить устойчивость поведения в онтогенезе.

Вместе с тем, корреляции между оценками реакции на стрессирующую ситуацию, измеренными с интервалом 6-7 дней, демонстрируют т.н. ранговую устойчивость поведенческого ответа [35]. Это представляется нам убедительным доводом считать «Открытое поле» методом, пригодным к выявлению поведенческих типов птенцов.

В среднем, в первом тестировании птенцы озёрной чайки начинали перемещаться значительно позже, чем в двух последующих. Торможение двигательной активности в тесте «Открытое поле» традиционно интерпретируется как реакция страха, в том числе, у птиц [36; 37]. Мы, в свою очередь, объясняем низкую активность в первом тесте страхом перед новой средой, а повышение активности в последующих тестах – привыканием к установке.

Зависимость поведения птенцов от территориальной агрессивности родителей и плотности неродственного социального окружения

В исследованной нами колонии, родительские пары, эффективно препятствовавшие близкому подселению соседей на стадии постройки гнёзд, выращивали более активное потомство. Однако, поведение птенцов, выращенных приёмными родителями, наоборот, было тем более активным, чем больше неродственных птенцов жило по-соседству, и не было связано с агрессивностью родных родителей.

В ранее опубликованных работах мы показали, что родительские пары озёрных чаек, проводящие больше времени на гнёздах со своими выводками, выращивают более пассивных птенцов, занимая при этом меньшие гнездовые территории [34]. С учётом этого, наиболее вероятным представляется следующее объяснение полученных результатов: в колонии, где большие расстояния до соседних гнёзд соответствуют активному поведенческому типу родительских пар, влияние, оказываемое соседским окружением на развитие поведенческого типа птенцов, прямо противоположно влиянию взаимоотношений с родителями. В естественных, ненарушенных, условиях, где «стартовый» поведенческий тип птенца совпадает с родительским, суммарный эффект генетического наследования и взаимоотношений с родителями выражен сильнее, чем эффект неродственного окружения, и в 2-недельном возрасте птенец по-прежнему обладает «родительским» поведенческим типом. Поменяв птенцам родителей, мы нарушили соответствие между внутрисемейными отношениями и «стартовыми» поведенческими характеристиками птенцов. В результате, эффект поведения приёмных родителей на развитие поведенческого типа птенцов оказался недостаточно сильным, и влияние контактов с соседями по колонии проявилось в поведении экспериментальных птенцов уже в начале 2-й недели жизни.

По нашим недавним данным [34], у птенцов озёрной чайки, живущих в родных гнёздах, более плотное соседское окружение сопровождается развитием более активного поведения, однако лишь к третьей неделе жизни. Птенцы озёрной чайки сохраняют зависимость от кормлений родителями до самого подъёма на крыло и некоторое время после [38]. Вместе с тем, по мере роста птенцов взаимодействия с родителями становятся всё менее продолжительными и более редкими, а частота прогулок за пределы гнезда и контактов с соседями, напротив, увеличивается [39]. Вероятно, в естественных условиях механизм, ответственный за обнаруженную нами связь поведенческого типа птенцов с плотностью социального окружения, вступает в действие в том возрасте, когда взаимодействия выводка с родителями постепенно заменяются взаимодействиями с соседскими птенцами.

Смена социальной среды связана с существенными переменами в жизни птенцов. Мы можем предположить, что обретение относительной самостоятельности и независимости от родителей требует от них адаптивных изменений во всех аспектах поведения, причём направленность этих изменений различна, в зависимости от размеров родительской территории и родительского поведения. Так, например, для птенцов – обладателей небольших территорий, в

раннем возрасте выгоден пассивный поведенческий тип, связанный с низкой агрессивностью и в целом более осторожным поведением, не способном спровоцировать взрослых соседей на причинение им травм или смерти. Те же владельцы небольших территорий, подрастая, уже не нуждаются в пассивной защите от взрослых птиц, поскольку последние в целом меньше присутствуют на гнёздах. В то же время, маленькие территории становятся наиболее уязвимыми для посещений птенцов-соседей, рассчитывающих украсть еду, оставшуюся на гнезде после кормления. Следовательно, при переходе к самостоятельности таким птенцам выгодна смена пассивного поведенческого типа активным, ведущая к повышению агрессивности.

В отношении изначально активных птенцов – обитателей крупных территорий можно предположить, что высокая агрессивность, проявляемая в относительно раннем возрасте, позволяет им эффективно охранять границы территорий во время продолжительных отсутствий родителей [40], препятствуя образованию «зон территориальной нестабильности», провоцирующих конфликты среди взрослых чаек и повышающих риск травм у птенцов [29]. В старших возрастах такие птенцы могут позволить себе сменить активный поведенческий тип пассивным, с тем чтобы более эффективно использовать альтернативные источники питания, занимаясь клептопаразитизмом на чужих гнёздах [34] или собирая мелких беспозвоночных в обширных и чётко очерченных окрестностях своего гнезда.

Мы видим два возможных механизма представленного здесь эффекта гнездовой плотности на развитие поведенческого типа птенцов чаек. Первый предполагает раннее развитие агрессивного поведения за счет постоянных взаимодействий с птенцами соседей [26], что приводит к большей агрессивности во взрослом состоянии и в итоге – к развитию активного поведенческого типа. Недавно обнаруженная нами положительная связь между агрессивностью птенцов озёрной чайки и активностью реакции на стресс подтверждает это предположение [34]. Однако есть и обратные примеры. Так, 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 [41].

Другой возможный путь влияния гнездовой плотности на формирование поведенческих типов чайчат может быть в том, что постоянные конфликты между взрослыми особями, происходящие на участках повышенной гнездовой плотности [40], 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 неophobia в более позднем возрасте, при этом, правда,

снижая способность к доминированию [42]. Введение кортикостерона повышало интенсивность выпрашивания у птенцов домового воробья [43] и обыкновенной моевки [44]. 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 [23].

Представленный нами результат эксперимента с перекрёстным воспитанием продемонстрировал наличие самостоятельного эффекта плотности социального окружения на активность птенцов, вне зависимости от других факторов, связанных с плотностью гнездования. Эффект оказался противоположным влиянию поведения родных родителей и проявился в период обретения относительной независимости от них, в возрасте 2-3 недель. Мы полагаем, что в разнообразной и изменчивой среде гнездовой колонии поэтапное воздействие вначале поведения родителей, а затем соседского окружения, на развитие поведенческого типа птенца, представляет собой механизм, оптимизирующий индивидуальные траектории развития поведенческих типов, повышающий шансы их носителей на выживание.

БЛАГОДАРНОСТЬ

Авторы выражают искреннюю благодарность всем участникам экспедиционных работ, в т.ч. А.Ю. Зотову, З.В. Часовских, А.В. Снежинскому, руководителю коллектива проф. Ж.И. Резниковой, а также заведующему Карасукским стационаром ИСиЭЖ СО РАН, к.б.н. В.А. Шило. Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 20-04-00072) и Программы ФНИ государственных академий наук на 2021-2025 гг., FWGS-0247-2021-0003.

ACKNOWLEDGMENT

The authors extend great appreciation to all the participants of the field expedition, including A.Yu. Zotov, Z.V. Chasovskikh, A.V. Snezhinsky, also to the head of the research team Prof. J.I. Reznikova, as well as to the head of the Karasuk field base of the ISEA SB RAS, Dr V.A. Shilo. This work was supported by the Russian Fund for Basic Research (No. 20-04-00072) and by the Federal Fundamental Scientific Research Program (FWGS-0247-2021-0003).

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Шилов И.А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. Москва: Изд-во Московского ун-та, 1977. 262 с.
2. Ильина Т.А., Иванкина Е.В., Керимов А.Б. Черты индивидуальности и особенность кормового поведения тёмных и светлых самцов мухоловки-пеструшки в период выкармливания птенцов // Материалы международной конференции «Птицы-дуплогнезники как модельные объекты в решении проблем популяционной экологии и эволюции», Москва, 22-28 сентября, 2014. С. 125-128.
3. Koolhaas J.M., Korte S.M., de Boer S.F., van der Vegt B.J., van Reenen C.G., Hopster H. et al. Coping styles in animals: current status in behavior and stress physiology //

- Neuroscience & Biobehavioral Reviews. 1999. V. 23. N 7. P. 925-935.
4. Dall S.R.X., Houston A.I., McNamara J.M., The behavioural ecology of personality: Consistent individual differences from an adaptive perspective // Ecology Letters. 2004. V. 7. P. 734-739.
 5. Sih A., Bell A., Johnson J.C. Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview // Trends of Ecology and Evolution. 2004. N 19. P. 372-378.
 6. Sih A., Bell A., Johnson J.C., Ziemba R.E. Behavioural syndromes: an integrative overview // Q. Rev. Biol. 2004. N 79. P. 241-277.
 7. Ilyina T.A., Ivankina E.V. Seasonal variation of singling activity and relative effect of advertising behaviour of males with different plumage colour the Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) // Acta Ornithologica. 2001. N 36. P. 85-89.
 8. Réale D., Dingemanse N.J. Animal personality // Encyclopedia of life sciences. 2012. URL: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/9780470015902.a0023570> (дата обращения 07.09.2021)
 9. Ильина Т.А., Иванкина Е.В., Бушуев А.В., Керимов А.Б. Вопросы изучения поведенческих типов в популяционной биологии птиц // Принципы экологии. 2016. Т. 5. N 3. С. 56-56.
 10. Bell A.M. Future directions in behavioral syndromes research // Proceedings of the Royal Society. London Series B. 2007. N 274. P. 755-761.
 11. Drent P.J., Marchetti C. Individuality, exploration and foraging in hand-raised juvenile great tits // Proceedings of the 22nd International Ornithological Congress, Johannesburg, 16-22 August 1998, Durban, 1999. P. 896-914.
 12. Drent P.J., van Oers K., van Noordwijk A.J. Realised heritability of personalities in the great tit (*Parus major*) // Proceedings of the Royal Society of London B. 2003. V. 270. N 1510. P. 45-51. DOI: 10.1098/rspb.2002.2168
 13. Dingemanse N.J., Wolf M. Recent models for adaptive personality differences: a review // Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences. 2010. V. 365. P. 3947-3958. DOI: 10.1098/rstb.2010.0221
 14. Cockrem J.F. Individual variation in glucocorticoid stress responses in animals // General and Comparative Endocrinology. 2013. N 181. P. 45-58. DOI: 10.1016/j.ygcen.2012.11.025
 15. Dingemanse N.J., Both C., Drent P.J., van Oers K., van Noordwijk A.J. Repeatability and heritability of exploratory behaviour in great tits from the wild // Animal Behaviour. 2002. V. 64. N 6. P. 929-938. DOI: 10.1006/anbe.2002.2006
 16. Benus R.F., Henkelmann C. Litter composition influences the development of aggression and behavioural strategy in male *Mus domesticus* // Behaviour. 1998. V. 135. P. 1229-1249.
 17. Mendl M., Paul S.E. Litter composition affects parental care, offspring growth and the development of aggressive behaviour in wild house mice // Behaviour. 1990. V. 116. N 1-2. P. 90-108.
 18. Stern J.M. Offspring-induced nurturance: animal-human parallels // Developmental Psychobiology. 1997. V. 31. N 1. P. 19-37.
 19. Liu D., Tannenbaum B., Caldji C., Francis D., Freedman A., Sharma S. et al. Maternal care, hippocampal glucocorticoid receptor gene expression and hypothalamic-pituitary-adrenal responses to stress // Science. 1997. V. 277. N 5332. P. 1659-1662.
 20. Francis D.D., Diorio J., Liu D., Meaney M.J. Nongenomic transmission across generations in maternal behavior and stress responses in the rat. Science. 1999. V. 286. N 5442. P. 1155-1158. DOI: 10.1126/science.286.5442.1155
 21. Caldji C., Tannenbaum B., Sharma S., Francis D., Plotsky P.M., Meaney M.J. Maternal care during infancy regulates the development of neural systems mediating the expression of behavioral fearfulness in adulthood in the rat // Proceedings of the National Academy of Sciences. 1998. V. 95. N 9. P. 5335-5340.
 22. Zhang T.Y., Hellstrom I.C., Bagot R.C., Wen X., Diorio J., Meaney M.J. Maternal care and DNA methylation of the glutamic acid decarboxylase I promoter in rat hippocampus // Journal of Neuroscience. 2010. V. 30. P. 13130-13137.
 23. Carere C., Drent P.J., Koolhaas J.M., Groothuis T.G.G. Epigenetic effects on personality traits: early food provisioning and sibling competition // Behavior. 2005. V. 142. N 9-10. P. 1329-1355.
 24. van Oers K., Kohn G.M., Hinde C.A., Naguib M. Parental food provisioning is related to nestling stress response in wild great tit nestlings: implications for the development of personality // Frontiers in Zoology. 2015. V. 12. Suppl. 1. S10. DOI: 10.1186/1742-9994-12-S1-S10
 25. Wilson D.S., Coleman K., Clark A.B., Biederman L. Shy-bold continuum in pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*): An ecological study of a psychological trait // Journal of Comparative Psychology. 1993. V. 107. N 3. P. 250-260.
 26. Groothuis T. The influence of social experience on the development and fixation of the form of displays in the Black-headed Gull // Animal Behavior. 1992. V. 43. P. 1-14.
 27. Минина М.А., Друзяка А.В. Использование метода «Открытое Поле» для выявления механизма формирования стратегий кормового поведения птенцов озёрной чайки в зависимости от ранней обеспеченности кормом // Современные проблемы науки и образования. 2015. N 5. URL: <https://science-education.ru/ru/article/view?id=22168> (дата обращения: 04.09.2021)
 28. Hunt G.L., Meloon S.C. Activity patterns of gull chicks in relation to feeding by parents: their potential significance for density-dependent mortality // Auk. 1975. V. 92. P. 523-527.
 29. Fetterolf P.M. Infanticide and non-fatal attacks on chicks by ring-billed gulls // Animal Behavior. 1983. V. 31. P. 1018-1028. DOI: 10.1016/S0003-3472(83)80007-4
 30. Харитонов С.П. Взаимоотношения озерных чаек (*Larus ridibundus*) в локальной группировке в пределах колонии // Зоологический журнал. 1981. Т. 60. N 6. С. 871-877.
 31. Михельсон Х.А., Леиньш Г.Т., Клиппиньш В.А., Лиена В.К. Изучение динамики популяций некоторых уток в Латвии сплошным кольцеванием насиживающих самок и утят // Орнитология. 1963. N 6. С. 280-292.
 32. Kim S.Y., Noguera J.C., Morales J., Velando A. The evolution of multicomponent begging display in gull chicks: sibling competition and genetic variability // Animal Behavior. 2011. V. 82. P. 113-118.
 33. Fucikova E., Drent P.J., Smits N., van Oers K. Handling stress as a measurement of personality in great tit nestlings (*Parus major*) // Ethology. 2009. V. 115. P. 366-374. DOI: 10.1016/S0003-3472(74)80027-8
 34. Минина М.А., Телегина Я.П., Друзяка А.В., Зотов А.Ю. Влияние условий раннего развития на формирование индивидуальных поведенческих характеристик у птенцов озёрной чайки (*Larus ridibundus*) // Материалы

Всероссийской конференции, посвященной 120-летию со дня рождения проф. Г.П. Дементьева, Звенигород, 27 сентября-1 октября, 2018. С. 246-253.

35. Favati A., Zidar J., Thorpe H., Jensen P., Løvlie H. The ontogeny of personality traits in the red junglefowl, *Gallus gallus* // Behavioral Ecology. 2015. V. 27. N 2. P. 484-493. DOI: 10.1093/beheco/arv177

36. Ginsburg H.J., Brand W.G., Taylor R.D. Inhibition of distress vocalizations in the open field as a function of heightened fear or arousal in domestic fowl (*Gallus gallus*) // Animal Behavior. 1974. N 22. P. 745-749. DOI: 10.1016/S0003-3472(74)80027-8

37. Okuliarová M., Škrobánek P., Zeman M. Effect of Increasing Yolk Testosterone Levels on Early Behaviour in Japanese Quail Hatchlings // Acta Veterinaria Brno. 2007. V. 76. P. 325-331. DOI: 10.2754/avb200776030325

38. Виксне Я.А. Озерная чайка – *Larus ridibundus* Linnaeus, 1766 // Птицы СССР. Чайковые. Москва: Наука, 1988. 416 с.

39. Друзяка А.В., Минина М.А., Часовских З.В. Раннее развитие агрессивного поведения и ускоренный рост птенцов озерной чайки (*Larus ridibundus*) в условиях разреженного гнездования // Зоологический журнал. 2015. Т. 94. N 1. С. 1-14.

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

41. de Ruiter A.J.H., Koolhaas J.M., Keijser J.N., van Oortmerssen G.A. Differential testosterone secretory capacity of the testes of aggressive and nonaggressive mice during ontogeny // Aggressive Behavior. 1992. V. 18. N 2. P. 149-157.

42. Spencer K., Verhulst S. Delayed behavioral effects of postnatal exposure to corticosterone in the zebra finch (*Taeniopygia guttata*) // Hormones and Behavior. 2007. V. 51. N 2. P. 273-280.

43. Loiseau C., Fellous S., Haussy C., Chastel O., Sorci G. Condition-dependent effects of corticosterone on a carotenoid-based begging signal in house sparrows // Hormones and Behavior. 2008. V. 53. N 1. P. 266-273. DOI: 10.1016/j.yhbeh.2007.10.006

44. Kitaysky A.S., Wingfield J.C., Piatt J.F. Corticosterone facilitates begging and affects resource allocation in the black-legged kittiwake // Behavioural Ecology. 2001. V. 12. N 5. P. 619-625.

REFERENCES

- Shilov I.A. *Ekologo-fiziologicheskiye osnovy populyatsionnykh otnosheniy u zhivotnykh* [Ecological and physiological foundations of population relations in animals]. Moscow, Moscow University Publ., 1977, 262 p. (In Russian)
- Ilyina T.A., Ivankina E.V., Kerimov A.B. Cherty individual'nosti i osobennost' kormovogo povedeniya tomnykh i svetlykh samtsov mukholovki-pestrushki v period vykarmlivaniya ptentsov [Personality traits and peculiarities of foraging behaviour of dark and pale pied flycatcher males at the period of rearing of nestlings]. *Materialy mezhdunarodnoy konferentsii «Ptitsy-duplognozdniki kak model'nyye ob'yekty v reshenii problem populyatsionnoy ekologii i evolyutsii»*, Moskva, 22-28 sentyabrya, 2014 [Proceedings of the international conference "Hollow-nesting birds as model objects in solving problems of population ecology and evolution", Moscow, 22-28 September, 2014]. Moscow, 2014, pp. 125-128. (In Russian)

- Koolhaas J.M., Korte S.M., de Boer S.F., van der Vegt B.J., van Reenen C.G., Hopster H. et al. Coping styles in animals: current status in behavior and stress physiology. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*. 1999, vol. 23, no. 7, pp. 925-935.
- Dall S.R.X., Houston A.I., McNamara J.M., The behavioural ecology of personality: Consistent individual differences from an adaptive perspective. *Ecology Letters*. 2004, vol. 7, pp. 734-739.
- Sih A., Bell A., Johnson J.C. Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends of Ecology and Evolution*. 2004, no. 19, pp. 372-378.
- Sih A., Bell A., Johnson J.C., Ziemba R.E. Behavioural syndromes: an integrative overview. *Q. Rev. Biol.*, 2004, no. 79, pp. 241-277.
- Ilyina T.A., Ivankina E.V. Seasonal variation of singling activity and relative effect of advertising behaviour of males with different plumage colour the Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca*). *Acta Ornithologica*, 2001, no. 36, pp. 85-89.
- Réale D., Dingemanse N.J. Animal personality. *Encyclopedia of life sciences*, 2012, Available at: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/9780470015902.a0023570> (accessed 07.09.2021)
- Ilyina T.A., Ivankina Ye.V., Bushuyev A.V., Kerimov A.B. Issues of studying behavioral types in population biology of birds. *Printsipy ekologii* [Ecological principles]. 2016, vol. 5, no. 3, pp. 56-56. (In Russian)
- Bell A.M. Future directions in behavioral syndromes research. *Proceedings of the Royal Society. London Series B*. 2007, no. 274, pp. 755-761.
- Drent P.J., Marchetti C. Individuality, exploration and foraging in hand-raised juvenile great tits. *Proceedings of the 22nd international ornithological congress, Johannesburg, 16-22 August 1998, Durban, 1999*, pp. 896-914.
- Drent P.J., van Oers K., van Noordwijk A.J. Realised heritability of personalities in the great tit (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society of London B*, 2003, vol. 270, no. 1510, pp. 45-51. DOI: 10.1098/rspb.2002.2168
- Dingemanse N.J., Wolf M. Recent models for adaptive personality differences: a review. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2010, vol. 365, pp. 3947-3958. DOI: 10.1098/rstb.2010.0221
- Cockrem J.F. Individual variation in glucocorticoid stress responses in animals. *General and Comparative Endocrinology*, 2013, vol. 181, pp. 45-58. DOI: 10.1016/j.ygcen.2012.11.025
- Dingemanse N.J., Both C., Drent P.J., van Oers K., van Noordwijk A.J. Repeatability and heritability of exploratory behaviour in great tits from the wild. *Animal Behaviour*, 2002, vol. 64, no. 6, pp. 929-938. DOI: 10.1006/anbe.2002.2006
- Benus R.F., Henkelmann C. Litter composition influences the development of aggression and behavioural strategy in male *Mus domesticus*. *Behaviour*, 1998, vol. 135, pp. 1229-1249.
- Mendl M., Paul S.E. Litter composition affects parental care, offspring growth and the development of aggressive behaviour in wild house mice. *Behaviour*. 1990, vol. 116, no. 1-2, pp. 90-108.
- Stern J.M. Offspring-induced nurturance: animal-human parallels. *Developmental Psychobiology*. 1997, vol. 31, no. 1, pp. 19-37.

19. Liu D., Tannenbaum B., Caldji C., Francis D., Freedman A., Sharma S. et al. Maternal care, hippocampal glucocorticoid receptor gene expression and hypothalamic–pituitary–adrenal responses to stress. *Science*, 1997, vol. 277, no. 5332, pp. 1659-1662.
20. Francis D.D., Diorio J., Liu D., Meaney M.J. Nongenomic transmission across generations in maternal behavior and stress responses in the rat. *Science*, 1999, vol. 286, no. 5442, pp. 1155-1158. DOI: 10.1126/science.286.5442.1155
21. Caldji C., Tannenbaum B., Sharma S., Francis D., Plotsky P.M., Meaney M.J. Maternal care during infancy regulates the development of neural systems mediating the expression of behavioral fearfulness in adulthood in the rat. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 1998, vol. 95, no. 9, pp. 5335-5340.
22. Zhang T.Y., Hellstrom I.C., Bagot R.C., Wen X., Diorio J., Meaney M.J. Maternal care and DNA methylation of the glutamic acid decarboxylase I promoter in rat hippocampus. *Journal of Neuroscience*. 2010, vol. 30, pp. 13130-13137.
23. Carere C., Drent P.J., Koolhaas J.M., Groothuis T.G.G. Epigenetic effects on personality traits: early food provisioning and sibling competition. *Behavior*. 2005, vol. 142, no. 9-10, pp. 1329-1355.
24. van Oers K., Kohn G.M., Hinde C.A., Naguib M. Parental food provisioning is related to nestling stress response in wild great tit nestlings: implications for the development of personality. *Frontiers in Zoology*, 2015, vol. 12, suppl. 1, S10. DOI: 10.1186/1742-9994-12-S1-S10
25. Wilson D.S., Coleman K., Clark A.B., Biederman L. Shy-bold continuum in pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*): An ecological study of a psychological trait. *Journal of Comparative Psychology*. 1993, vol. 107, no. 3, pp. 250-260.
26. Groothuis T. The influence of social experience on the development and fixation of the form of displays in the Black-headed Gull. *Animal Behavior*. 1992, vol. 43, pp. 1-14.
27. Minina M.A., Druzyaka A.V. [Using the "Open Field" method to identify the mechanism of formation of strategies for feeding behavior of black-headed gull chicks depending on early food supply]. *Sovremennyye problemy nauki i obrazovaniya*, 2015, no. 5. Available at: <https://science-education.ru/ru/article/view?id=22168> (accessed: 04.09.2021) (In Russian)
28. Hunt G.L., Meloon S.C. Activity patterns of gull chicks in relation to feeding by parents: their potential significance for density-dependent mortality. *Auk*, 1975, vol. 92, pp. 523-527.
29. Fetterolf P.M. Infanticide and non-fatal attacks on chicks by ring-billed gulls. *Animal Behavior*, 1983, vol. 31, pp. 1018-1028. DOI: 10.1016/S0003-3472(83)80007-4
30. Kharitonov S.P. The relationship of black-headed gulls (*Larus ridibundus*) in a local grouping within the colony. *Zoologicheskii zhurnal* [Zoological journal]. 1981, vol. 60, no. 6, pp. 871-877. (In Russian)
31. Mikhe'lon Kh.A., Lein'sh G.T., Klimpin'sh V.A., Liyepa V.K. Study of population dynamics of some ducks in Latvia by continuous banding of incubating females and ducklings. *Ornitologiya* [Ornithology]. 1963, no. 6, pp. 280-292. (In Russian)
32. Kim S.Y., Noguera J.C., Morales J., Velando A. The evolution of multicomponent begging display in gull chicks: sibling competition and genetic variability. *Animal Behavior*. 2011, vol. 82, pp. 113-118.
33. Fucikova E., Drent P.J., Smits N., van Oers K. Handling stress as a measurement of personality in great tit nestlings (*Parus major*). *Ethology*, 2009, vol. 115, pp. 366-374. DOI: 10.1016/S0003-3472(74)80027-8
34. Minina M.A., Telegina Ya.R., Druzyaka A.V., Zotov A.Yu. Vliyaniye usloviy rannego razvitiya na formirovaniye individual'nykh povedencheskikh kharakteristik u ptentsov ozornoy chayki (*Larus ridibundus*) [Influence of conditions of early development on the formation of individual behavioral characteristics in the chicks of the black-headed gull (*Larus ridibundus*)]. *Materialy Vserossiyskoy konferentsii, posvyashchonnoy 120-letiyu so dnya rozhdeniya professora G.P. Dement'yeva, Zvenigorod, 27 sentyabrya-1 oktyabrya, 2018* [Materials of the All-Russian conference dedicated to the 120th anniversary of the birth of Professor G.P. Dementiev, Zvenigorod, September 27-October 1, 2018]. Zvenigorod, 2018, pp. 246-253. (In Russian)
35. Favati A., Zidar J., Thorpe H., Jensen P., Løvlie H. The ontogeny of personality traits in the red junglefowl, *Gallus gallus*. *Behavioral Ecology*, 2015, vol. 27, no. 2, pp. 484-493. DOI: 10.1093/beheco/arv177
36. Ginsburg H.J., Brand W.G., Taylor R.D. Inhibition of distress vocalizations in the open field as a function of heightened fear or arousal in domestic fowl (*Gallus gallus*). *Animal Behavior*, 1974, no. 22, pp. 745-749. DOI: 10.1016/S0003-3472(74)80027-8
37. Okuliarová M., Škrobánek P., Zeman M. Effect of Increasing Yolk Testosterone Levels on Early Behaviour in Japanese Quail Hatchlings. *Acta Veterinaria Brno*, 2007, vol. 76, pp. 325-331. DOI: 10.2754/avb200776030325
38. Viksne Ya.A. [Black-headed gull – *Larus ridibundus* Linnaeus, 1766]. In: *Ptitsy SSSR. Chaykovyye* [Birds of the USSR. Gulls]. Moscow, Nauka Publ., 1988, 416 p. (In Russian)
39. 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*) in conditions of diffused nesting. *Biology Bulletin*, 2015, vol. 42, no. 9, pp. 808-820. DOI: 10.1134/S1062359015090034
40. Ros A.F.H. Effects of testosterone on growth, plumage pigmentation, and mortality in Black-headed Gull chicks. *Ibis*. 1999, vol. 141, pp. 451-459.
41. de Ruiter A.J.H., Koolhaas J.M., Keijsers J.N., van Oortmerssen G.A. Differential testosterone secretory capacity of the testes of aggressive and nonaggressive mice during ontogeny. *Aggressive Behavior*. 1992, vol. 18, no. 2, pp. 149-157.
42. Spencer K., Verhulst S. Delayed behavioral effects of postnatal exposure to corticosterone in the zebra finch (*Taeniopygia guttata*). *Hormones and Behavior*. 2007, vol. 51, no. 2, pp. 273-280.
43. Loiseau C., Fellous S., Haussy C., Chastel O., Sorci G. Condition-dependent effects of corticosterone on a carotenoid-based begging signal in house sparrows. *Hormones and Behavior*, 2008, vol. 53, no. 1, pp. 266-273. DOI: 10.1016/j.yhbeh.2007.10.006
44. Kitaysky A.S., Wingfield J.C., Piatt J.F. Corticosterone facilitates begging and affects resource allocation in the black-legged kittiwake. *Behavioural Ecology*. 2001, vol. 12, no. 5, pp. 619-625.

КРИТЕРИИ АВТОРСТВА

Мария А. Минина проанализировала данные, выполнила расчеты, написала рукопись. Алексей В. Друзяка собрал фактические данные в поле, отредактировал рукопись. Оба автора в равной степени несут ответственность при обнаружении плагиата, самоплагиата или других неэтических проблем.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

Maria A. Minina analysed all the data, made the calculations and wrote the manuscript. Alexey V. Druzyaka collected data in field edited the draft manuscript. Both authors are equally responsible for plagiarism and self-plagiarism and other ethical transgressions.

NO CONFLICT OF INTEREST DECLARATION

The authors declare no conflict of interest.

ORCID

Мария А. Минина / Maria A. Minina <https://orcid.org/0000-0002-7356-7572>

Алексей В. Друзяка / Alexey V. Druzyaka <https://orcid.org/0000-0002-3597-1283>