

УДК 591.556+598.243.5

ПОВЕДЕНИЕ ТОПОРКА (*LUNDA CIRRHATA*, ALCIDAE, CHARADRIIFORMES) НА ПОВЕРХНОСТИ КОЛОНИИ

© 2019 г. Д. С. Водолазова¹, *, А. В. Клёнова¹, **

¹Биологический факультет Московского государственного университета
им. М.В. Ломоносова, Москва 119234, Россия

* e-mail: aethia@yandex.ru

** e-mail: anna.v.klenova@gmail.com

Поступила в редакцию 30.07.2018 г.

После доработки 16.08.2018 г.

Принята к публикации 17.09.2018 г.

Сравнительные исследования коммуникативного поведения колониальных неворобьиных птиц важны для понимания эволюции социального поведения птиц в целом. При накоплении материала для подобных сравнений важны детальные исследования поведения отдельных видов. Цель данной работы — описание репертуара поведения на поверхности колонии, а также исследование бюджета времени и влияния на него различных факторов (стадии сезона размножения и социального окружения) у одного вида из трибы тупиков, семейства чистиковых. Объект исследования — топорок — морская колониальная птица Северной Пацифики. Мы составили каталог поз и демонстраций топорка и сравнили его с изученными ранее видами чистиковых. Было обнаружено, что топорок, как и другие представители тупиков, отличается большим разнообразием поз и визуальных демонстраций на поверхности колонии, но тратит меньше времени на социальное поведение, чем представители трибы конюг. Мы показали также, что, как у конюг и других тупиков, встречаемость всех форм поведения была у топорка постоянной вне зависимости от стадии сезона размножения. В присутствии соседа в радиусе двух корпусов топорки, как и другие представители обеих триб, тратили больше времени на социальные взаимодействия. Количество конспецификов в радиусе девяти корпусов слабо влияло на встречаемость различных форм поведения. Таким образом, межвидовые различия в бюджетах времени топорка и других видов тупиков и конюг проявлялись в разнообразии поз и визуальных демонстраций, а также во времени, затрачиваемом на социальное поведение, тогда как стадия сезона размножения и социальное окружение оказывали схожее влияние на бюджеты времени всех видов.

Ключевые слова: социальное поведение, бюджет времени, коммуникация, этограмма, визуальная демонстрация, колониальность, чистиковые птицы

DOI: 10.1134/S0044513419010173

Топорок (*Lunda cirrhata* (Pallas 1769)) — морская колониальная рыбацкая птица из трибы тупиков (Fratrculini), семейства чистиковых (Alcidae). Он населяет обширную территорию от Чукотского моря до северного побережья Японии, в сезон размножения образует колонии от нескольких пар до 500 000 особей на удаленных морских островах, а также азиатском и американском побережье (Харитонов, 1990; Gaston, Jones, 1998; Piatt, Kitaysky, 2002). Топорок гнездится в норах и нишах между камнями на склонах и осыпях, при этом плотность гнездования довольно высока, до 90 пар на 100 м², расстояние между центрами нор может составлять от 15 до 120 см (Харитонов, 1990; Piatt, Kitaysky, 2002). Топорок обладает гнездовым консерватизмом, социально моногамен, пары могут сохраняться несколько лет под-

ряд, а в заботе о единственном птенце принимают участие оба родителя (Харитонов, 1990; Gaston, Jones, 1998; Piatt, Kitaysky, 2002).

В сезон размножения в крупных колониях топорки образуют клубы численностью до 15–20 особей на камнях на поверхности колонии, где собираются как размножающиеся, так и холостые и неполовозрелые птицы (Харитонов, 1990, 2011; наши данные). В клубах топорки не только отдыхают, но и проявляют социальную активность: показывают различные демонстрации, в том числе брачные и угрожающие, совершают агонистические взаимодействия. Демонстрации топорка имеют преимущественно визуальную модальность; также описаны несколько типов вокальных сигналов, но они используются в основном на море, в полете или в норах (Piatt, Kitaysky,

2002). По всей видимости, социальные взаимодействия топорков в клубах важны для формирования и укрепления пар, а также, возможно, для установления и поддержания некой иерархии, для охраны небольшой территории вокруг входа в норы, расположенные поблизости от клубных камней (Харитонов, 1990; Piatt, Kitaysky, 2002). И все же значение социальной активности в клубах топорков до конца не выяснено. Даже поведенческий репертуар топорка на поверхности колонии описан недостаточно подробно с большим количеством разночтений и в основном в сводках обзорного характера (Харитонов, 1990; Gaston, Jones, 1998; Piatt, Kitaysky, 2002), в публикациях, затрагивающих лишь отдельные его элементы (Михтарьянц, 1978; 2017; Ушакова, 2007; 2012), или в труднодоступных изданиях (Amaral, 1977; Wehle, 1980). Количественного анализа бюджета времени топорка и влияния на него различных факторов окружающей среды проведено не было. Между тем, детальное описание поведенческого репертуара с количественной оценкой частот встречаемости различных форм поведения в различных контекстах важно не только для лучшего понимания биологии топорка, но и для сравнения этого вида с другими видами чистиковых по этологическим показателям, что имеет большое значение для уточнения наших представлений об эволюции коммуникативного поведения внутри семейства (Конюхов, 1996; Gaston, Jones, 1998). Поэтому целью нашей работы является описание репертуара поведения топорка, а также исследование бюджета времени и влияния на него различных факторов (стадии сезона размножения и социального окружения) на поверхности колонии.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Сбор материала проводили на о-ве Талан (59°18' с.ш., 149°05' в.д.), расположенном в Тауйской губе Охотского моря примерно в 100 км от г. Магадан в 2013–2015 гг. в период с середины июня до начала августа. На о-ве Талан находится одна из крупнейших колоний топорка на всем азиатском побережье Тихого океана: в 2010 г его численность была оценена в 103 тыс. особей (Андреев и др., 2010).

Наблюдения за социальной активностью топорка проводили на двух экспериментальных участках. Один из них охватывает площадь 120 м² и расположен на склоне северной экспозиции на высоте около 25 м над ур. м. Второй, площадью 82 м², расположен на склоне западной экспозиции на высоте 15 м над ур. м. На обоих участках находятся норы топорка, а на поверхности камней была отмечена дневная социальная активность птиц.

Особое внимание старались уделять индивидуально опознаваемым особям. Отлов и мечение топорков проводили в 2008–2011 гг. и 2013–2015 гг. авторы настоящего исследования, а также В.А. Зубакин, Е.В. Зубакина, Ю.А. Колесникова и В.А. Комарова. Для этого 1 раз в 2–4 дня отлавливали топорков с помощью сетей с петлями, расположенными на поверхности “посадочных” камней, и рыболовных сетей, закрывающих вход в норы, и снабжали птиц индивидуальными наборами цветных пластиковых колец. Всего за эти годы окольцовано 45 особей, соответственно 35 и 10 особей на каждом из экспериментальных участков. У каждой птицы определяли наличие наследного пятна, а у части — также брали по 5–7 контурных перьев для определения пола методом ПЦР-амплификации ДНК (Griffiths et al., 1998; Cerit, Avanus, 2007).

Наблюдение за поведением птиц проводили из стационарных засидок, расположенных в нескольких метрах от границы участков. Работу на участках вели ежедневно примерно с 7:00 до 12:00 в первой половине полевого сезона; к концу сезона период наблюдений постепенно смещали на более позднее время (8:00–13:30) в связи со сдвигом пика активности топорка. В конце июля и начале августа наблюдения иногда вели и днем, с 14:00–14:30 до 17:00, поскольку во второй половине сезона топорки массово присутствовали на клубных камнях и в дневное время.

Видеосъемку проводили с помощью цифровых камер Sony HDR-XR150E и Sony DCR-SX45E, которые устанавливали на портативных штативах в засидках. Для видеозаписи в качестве фокальной особи выбирали в первую очередь индивидуально опознаваемых птиц по принципу максимального разнообразия (стараясь отснять последовательности форм поведения от максимально большого количества меченых особей, появляющихся на колонии). В случае если на клубных камнях не присутствовали индивидуально опознаваемые птицы, в качестве фокальной особи случайным образом выбирали немеченую птицу. При проведении съемки видеокамеры настраивали так, чтобы в кадр попадала не только наблюдаемая особь, но и ее ближайшее окружение в радиусе не менее девяти корпусов топорка.

Для анализа бюджета времени топорка на поверхности колонии использовали метод сплошного протоколирования поведения фокальной особи (Altmann, 1974), причем регистрировали как поведение фокальной птицы, так и ее ближайшее социальное окружение (наличие или отсутствие соседа — конспецифика любого пола — в радиусе двух корпусов). Для этого из имеющихся отбирали видеозаписи, фиксирующие поведение фокальной особи на протяжении 3.5 мин и более (до 18 мин). Всего была отобрана и проанализи-

рована 41 видеозапись хорошего качества, суммарной продолжительностью 313 мин. Для того чтобы оценить влияние сезона размножения на бюджет времени топорка, было использовано 20 видеозаписей, регистрирующих поведение особей в начале сезона размножения (13 июня—20 июля), и 21 — в конце (21 июля—1 августа). Границей между двумя стадиями сезона размножения считали дату массового вылупления птенцов на о-ве Талан в 2013—2015 гг. Чтобы оценить влияние социального окружения на бюджет времени топорка, в отобранные видеозаписи из начала и конца сезона размножения включали по 10 файлов с большим (четыре особи и более) и по 10—11 файлов с малым (от нуля до трех особей) количеством конспецификов, находящихся в радиусе девяти корпусов от фокальной особи на протяжении большей части файла.

В качестве фокальных особей старались отбирать, прежде всего, индивидуально опознаваемых птиц, при этом каждая особь участвовала в анализе только один раз. Но, поскольку наблюдений от индивидуально опознаваемых птиц данного вида в том или ином контексте не хватало, в качестве фокальной особи использовали также немеченых птиц, стараясь при этом выбирать их с максимальным разнообразием, т.е. выбирать файлы, сделанные в разные годы, на разных участках, на разных клубных камнях в пределах участка и т.д. Всего для данного анализа использовали 4 самцов, 2 самок, 4 меченые особи неизвестного пола и 31 немеченую особь.

Анализ бюджета времени проводили в программе Observer (Noldus Information Technology) в форме синхронного протоколирования видеозаписей и последующей обработки поведенческих данных на основе полученного протокола. Запись протокола предполагает составление так называемой кодирующей схемы поведения (этограммы), в которой мы выделяли только длящиеся формы поведения (т.е. имеющие начало и конец).

Помимо регистрации выделенных форм поведения в течение каждого наблюдения также фиксировали присутствие конспецифика (соседа) рядом с фокальной особью. Соседом считали особь того же вида, находящуюся на расстоянии не более двух корпусов от фокальной особи; это мог быть как брачный или клубный партнер, так и посторонняя особь. При этом “присутствием соседа” считали не просто перемещение конспецифика в указанном радиусе, но нахождение в нем как минимум в течение пяти секунд.

В дальнейшем с помощью программы Observer для каждого обработанного видеофрагмента рассчитывали доли и частоту встречаемости каждой из выделенных форм поведения, доли индивидуального и социального поведения, а также доли

времени нахождения в присутствии и в отсутствие соседа.

Полученные данные обработаны в программе Statistica 8.0 (StatSoft, Inc., Tulsa, OK, USA). Для оценки влияния различных факторов (социального окружения и стадии сезона размножения) на бюджет времени топорка применен непараметрический анализ Крускала—Уоллиса (Kruskal—Wallis ANOVA). Для оценки достоверности различий между долями времени, затрачиваемыми на разные формы поведения в присутствии и в отсутствие соседа, применен тест Манна—Уитни (Mann—Whitney U-Test). Для оценки достоверности различий в частоте встречаемости форм поведения в зависимости от факторов и наличия соседа применен тест χ^2 с поправкой Йетса (Yates corrected Chi-square). Для множественных сравнений к значению уровня значимости применяли поправку Бонферрони.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Этограмма топорка на поверхности колонии

На основании литературных данных и собственных наблюдений мы выделили 14 форм поведения, которые отнесли к двум категориям: индивидуальное поведение и социальное (рис. 1). К индивидуальному поведению (поведению самоподдержания) отнесли 3 формы поведения, которые встречались независимо от присутствия или отсутствия других птиц на клубных камнях и не были связаны напрямую с социальной активностью. К социальному поведению отнесли 11 форм поведения, которые в большинстве случаев встречались в присутствии конспецификов вблизи фокальной птицы и нередко проявлялись в ответ на действия других птиц или сами были направлены на других птиц.

Формы индивидуального поведения:

1. Горизонтальная поза (рис. 1а). Птица лежит, подогнув цевки и касаясь грудью и брюхом поверхности камня, оперение на шее и спине приглажено; может при этом осматриваться, вертеть головой, взмахивать крыльями, потягиваться, зевать.

2. Вертикальная поза (рис. 1б). Птица стоит на ногах, не касаясь туловищем поверхности земли, и более или менее интенсивно осматривается, оперение на шее и спине приглажено. Может заглядывать вниз под камни, взмахивать крыльями, переступать лапами.

3. Чистка оперения клювом в одной из двух упомянутых выше поз (рис. 1в). Если перерыв между двумя эпизодами чистки составлял не более пяти секунд, их считали единой формой поведения, не отмечая перерыва между эпизодами.

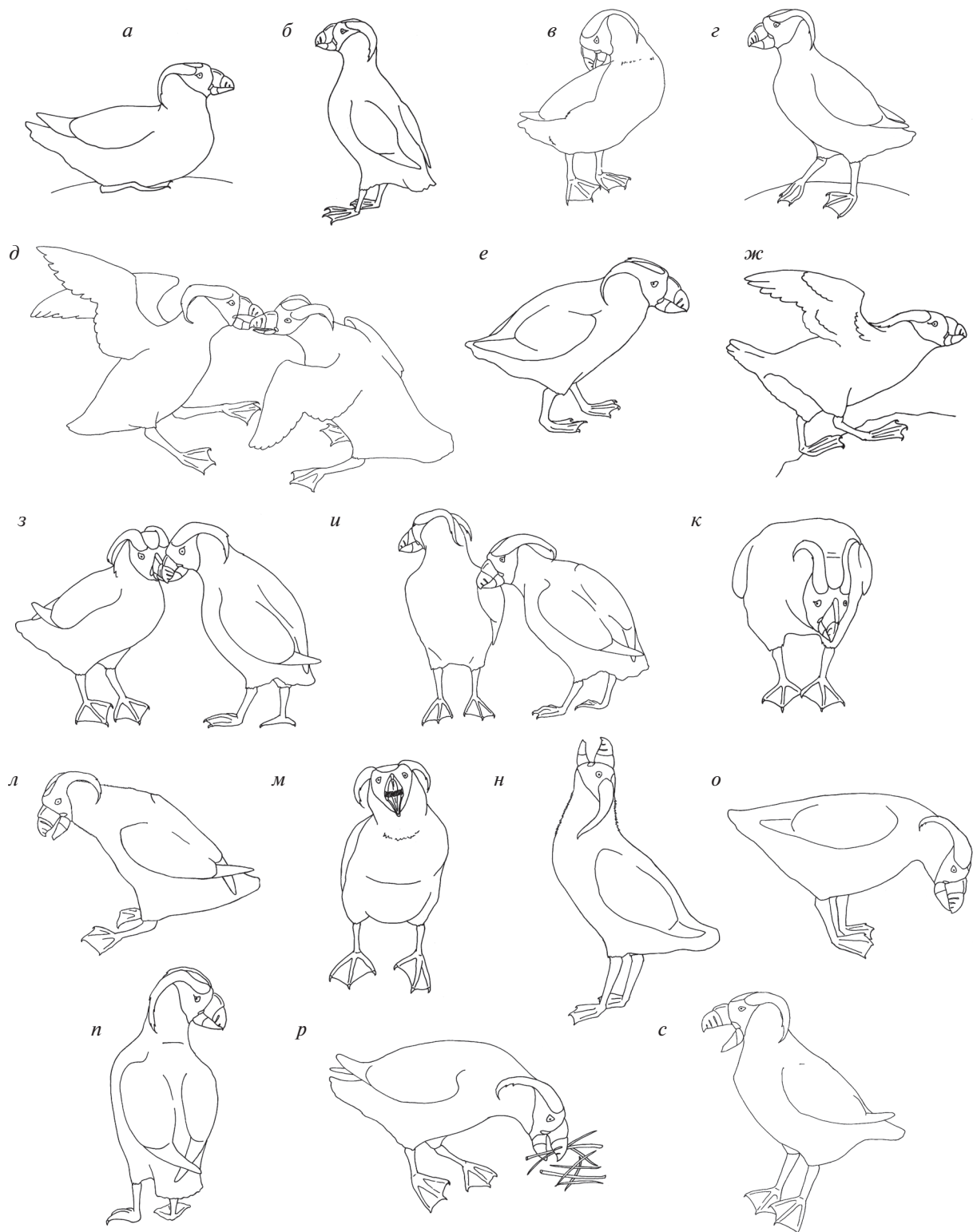


Рис. 1. Этограмма топорка на поверхности колонии: *а–в* — индивидуальное поведение (*а* — горизонтальная поза; *б* — вертикальная поза; *в* — чистка оперения); *г–с* — социальное поведение (*г* — передвижение; *д* — агонистическое поведение; *е* — демонстративная походка; *ж* — демонстрация приземления; *з* — дуэт; *и* — отказ от участия в дуэте; *к* — поклонная поза; *л–о* — угрожающие демонстрации (*л* — угрожающая демонстрация с опущенной головой, *м* — угрожающая демонстрация с открытым клювом, *н* — вскидывание клюва, *о* — агрессивная инициация дуэта); *п* — внимательное оглядывание; *р* — демонстрация гнездового материала; *с* — демонстративные зевки).

Формы социального поведения:

4. Передвижение (рис. 1г). Птица перемещается (смещается как минимум на один корпус) по поверхности колонии. Не считали перемещением переступания лапой, топтание на месте, отдельные шаги. Передвижение мы отнесли к социальному поведению ввиду частой обусловленности проявления этой формы поведения появлением и перемещением конспецификов.

5. Агонистическое поведение (рис. 1д). Агрессивный выпад клювом в сторону конспецифика, удар клювом или драка между двумя особями. К этой же форме поведения относили и нападения на фокальную особь со стороны другой птицы. Агонистическое поведение оба партнера могут проявлять для защиты гнездовой камеры и прилегающей к ней небольшой территории (до 1–1.5 м² вокруг входного отверстия), а также самцы — для защиты брачного партнера (Харитонов, 1990; Piatt, Kitaysky, 2002; наши данные).

6. Дуэт (рис. 1з; биллинг; billing; Харитонов, 1990; Gaston, Jones, 1998; Piatt, Kitaysky, 2002). Фокальная особь и ее брачный или клубный партнер располагаются рядом, напротив друг друга и совершают быстрые движения головой в сторону, иногда соприкасаясь клювами, отчего раздается характерный механический стук. При этом особи могут держать клюв закрытым, а могут открывать и закрывать его во время дуэта. Слышимых наблюдателю голосовых звуков, сопровождающих дуэты, у топорка ни разу за весь период наблюдений не отмечали. Партнер фокальной птицы может поддерживать и исполнить симметричную демонстрацию либо может не принять участия в дуэте. Однако в последнем случае для фокальной особи все равно регистрировали описываемую форму поведения. По-видимому, дуэты полифункциональны; топорки используют их главным образом для коммуникации внутри пары и для демонстрации перед конспецификами парного статуса партнеров (Харитонов, 1990; Piatt, Kitaysky, 2002; Водолазова, 2018).

7. Отказ от участия в дуэте (рис. 1и). Другая особь (возможно, брачный или клубный партнер либо посторонняя птица) пытается начать дуэт с фокальной особью, но она отворачивается, отходит (пассивный отказ), либо действует агрессивно в сторону начавшей дуэт птицы (активный отказ). Начало демонстрации этой формы поведения отмечали с первого движения клювом вбок инициирующей дуэт особи, конец — сразу после последнего движения.

8. Демонстративная походка (рис. 1е; предположительно соответствует демонстративной походке описанной для близкого вида — ипатки (*Fratercula corniculata*), Харитонов, 1990а, Piatt, Kitaysky, 2002а; для топорка ранее не была описана). Передвижение или топтание на месте счита-

ли демонстративной походкой, если был выражен хотя бы один из следующих признаков: птица передвигается четкими, ясно выраженными шагами, при этом туловище раскачивается из стороны в сторону; голова вжата в плечи так, что шеи почти не видно, клюв опущен вниз, подбородок прижат к шее, тело наклонено под углом не более 45° к субстрату. Функция неясна; мы предполагаем, что демонстративная походка — это саморекламирование для привлечения партнера или отпугивания соперников.

9. Демонстрация приземления (рис. 1ж; landing display, Piatt, Kitaysky, 2002). Сразу после приземления на камни или выхода из норы птица замирает на несколько секунд, напряженно держа корпус сильно наклоненным, иногда почти горизонтальным. При этом чаще всего сначала шея вытянута в одну линию с туловищем, затем птица прижимает голову к плечам. Она либо проходит в такой позе несколько шагов, либо медленно распрямляется и принимает вертикальную позу. Изредка такая же демонстрация может встречаться при активности на камнях после окончания других демонстраций. Функция неясна; предположительно, может служить демонстрацией примирения для снижения возможной агрессии со стороны особей, находящихся поблизости. Такая функция приписывается аналогичной демонстрации у близкого вида — тупика (*Fratercula arctica*) (Harris, Wanless, 2011).

10. Угрожающие демонстрации. Включают несколько различных поз и демонстраций угрозы, между которыми встречаются промежуточные формы. При (10.1) угрожающей демонстрации с опущенной головой (рис. 1л; по-видимому, соответствует позе слабой угрозы, описанной Харитоновым (1990) и forward-threat posture of low intensity, описанной Piatt, Kitaysky (2002)) особь стоит напротив противника, туловище наклонено к субстрату под углом до 45°, голова опущена, клюв направлен вниз, чуть приоткрыт, косицы растопырены, оперение на шее распушено, хвост может быть задран вверх. Так птица замирает на несколько секунд или делает несколько шагов по направлению к противнику или вокруг него. После этого птица может атаковать или начать следующую угрожающую демонстрацию. При (10.2) угрожающей демонстрации с открытым клювом (рис. 1м; предположительно, соответствует позе более сильной угрозы (Харитонов, 1990) и одновременно bill gaping и forward-threat posture of high intensity, (Piatt, Kitaysky, 2002)) особь вытягивает шею либо вперед, либо вверх на угол до 45°, медленно открывает клюв навстречу противнику (иногда он может подрагивать), при этом демонстрирует яркий язык, которым также может поддерживать. Оперение на голове и шее взъерошено, косицы оттопырены. Корпус может быть расположен как вертикально, так и наклонен к субстра-

ту. Как правило, в этой позе птица находится несколько секунд. Еще одна угрожающая демонстрация — вскидывание клюва (10.3) (рис. 1н; описана впервые). Она похожа на предыдущую форму, но шея и голова птицы повернуты вертикально вверх, особь медленно открывает и закрывает клюв, иногда совершая быстрые рывки головой. Также птица может изогнуть шею и откинуть голову назад. В этой позе особь может пробить дольше, около минуты. Также к угрожающим демонстрациям мы отнесли (10.4) агрессивную инициацию дуэта (рис. 1о; агрессивный биллинг, Харитонов, 1990), при котором особь идет навстречу противнику или стоит на месте напротив него и совершает движения головой из стороны в сторону. Угрожающие демонстрации используются, как правило, при конфликтах за гнездовую территорию или партнера. После одной из этих демонстраций, в случае, если противник не отступает, особь может напасть на него (Piatt, Kitaysky, 2002).

11. Поклонная поза (рис. 1к; скорее всего, соответствует bowed-head display, Piatt, Kitaysky, 2002). При демонстрации поклонной позы особь стоит рядом с потенциальным или настоящим брачным или клубным партнером, или, реже, противником, обычно повернувшись к нему спиной или боком, держа туловище практически горизонтально, вжав шею в плечи и склонив голову вниз так, что птица выглядит сгорбившейся. Клюв повернут вниз или вниз и вбок, как правило, в сторону, противоположную партнеру или сопернику. Также птица может прислониться грудью к субстрату, так, что хвост оказывается направлен вверх. При этом особь может как находиться на месте, так и подходить к партнеру или сопернику и кружить вокруг него, смотреть на него одним глазом. Иногда заметно колыхание грудной клетки; возможно, при этом птица издает тихие звуки, не слышимые наблюдателю. Иногда при этом, повернувшись к партнеру, птица делает характерные наклоны всего туловища вниз, порой почти касаясь концом клюва земли, после чего может начать совершать движения головой вбок, т.е. перейти к инициации дуэта. Кроме дуэта, после поклонной позы может последовать одна из угрожающих демонстраций или агонистическое поведение. Поклонная поза, демонстрируемая противнику, схожа с угрожающей демонстрацией с опущенной головой, но отличается более сильным, практически горизонтальным наклоном туловища к субстрату, отворачиванием головы от противника, вжиманием головы в плечи, закрытым клювом. Поклонная поза — элемент брачного и угрожающего поведения, предваряющий другие, видимо, более экспрессивные демонстрации, такие как дуэт и угрожающие демонстрации. Также, вероятно, по-

клонной позой особь может приглашать партнера в гнездовую камеру (Piatt, Kitaysky, 2002).

12. Внимательное оглядывание (рис. 1н; описано впервые). Особь, вытянув шею и, как правило, повернув голову или наклонившись, пристально смотрит одним глазом на находящегося поблизости конспецифика не менее 3 с. После этого может начать двигаться к объекту оглядывания и/или начать другую демонстрацию, например, поклонную позу или угрожающую. Функция неясна; предположительно, так особь демонстрирует внимание к поведению окружающих птиц и готовность к дальнейшим активным действиям.

13. Демонстрация гнездового материала (рис. 1р; соответствует сбору строительного материала, описанному Михтарьянц (2017) и displaying with nest materials, Piatt, Kitaysky (2002)). Особь берет клювом сухую траву с субстрата или срывает пучки травы. Она может подолгу сидеть или перемещаться по поверхности колонии с травой в клюве, может ронять ее и брать клювом заново. Предположительно, эта форма поведения выполняет функцию укрепления внутриспарной связи (Piatt, Kitaysky, 2002), демонстрации перед партнером готовности особи к заботе о потомстве.

14. Демонстративные зевки (рис. 1с; описаны впервые). Птица раскрывает клюв как при зевании, но более широко, напряженно и длительно (от 2 с) и, как правило, вытягивая шею. Почти в половине случаев до и/или после проявления этой формы поведения наблюдали угрожающие демонстрации. Функция неясна; возможно, демонстративные зевки отображают слабую степень угрозы или беспокойство.

Бюджет времени топорка на поверхности колонии

Мы подсчитали бюджет времени топорка и обнаружили, что большую часть времени, проводимого на поверхности колонии, птицы тратили на индивидуальное поведение (0.90 ± 0.10 времени), тогда как на социальное поведение — почти в десять раз меньше (0.10 ± 0.10 времени; рис. 2). Каждая из фокальных особей тратила на индивидуальное поведение от половины до всего времени наблюдения, а на социальное — от нуля до 0.51 времени. Индивидуальное поведение встречалось во всех наблюдениях (100%), социальное — в 97.6% (рис. 2).

Большинство особей более половины времени проводили в вертикальной позе. Нахождение в горизонтальной позе и чистка занимали не более 0.10 времени (табл. 1).

Среди форм социального поведения больше всего времени птицы тратили на демонстративную походку, немного меньше — на внимательное оглядывание и передвижение. Топорки демонстрировали поклонную позу и дуэты одинаково

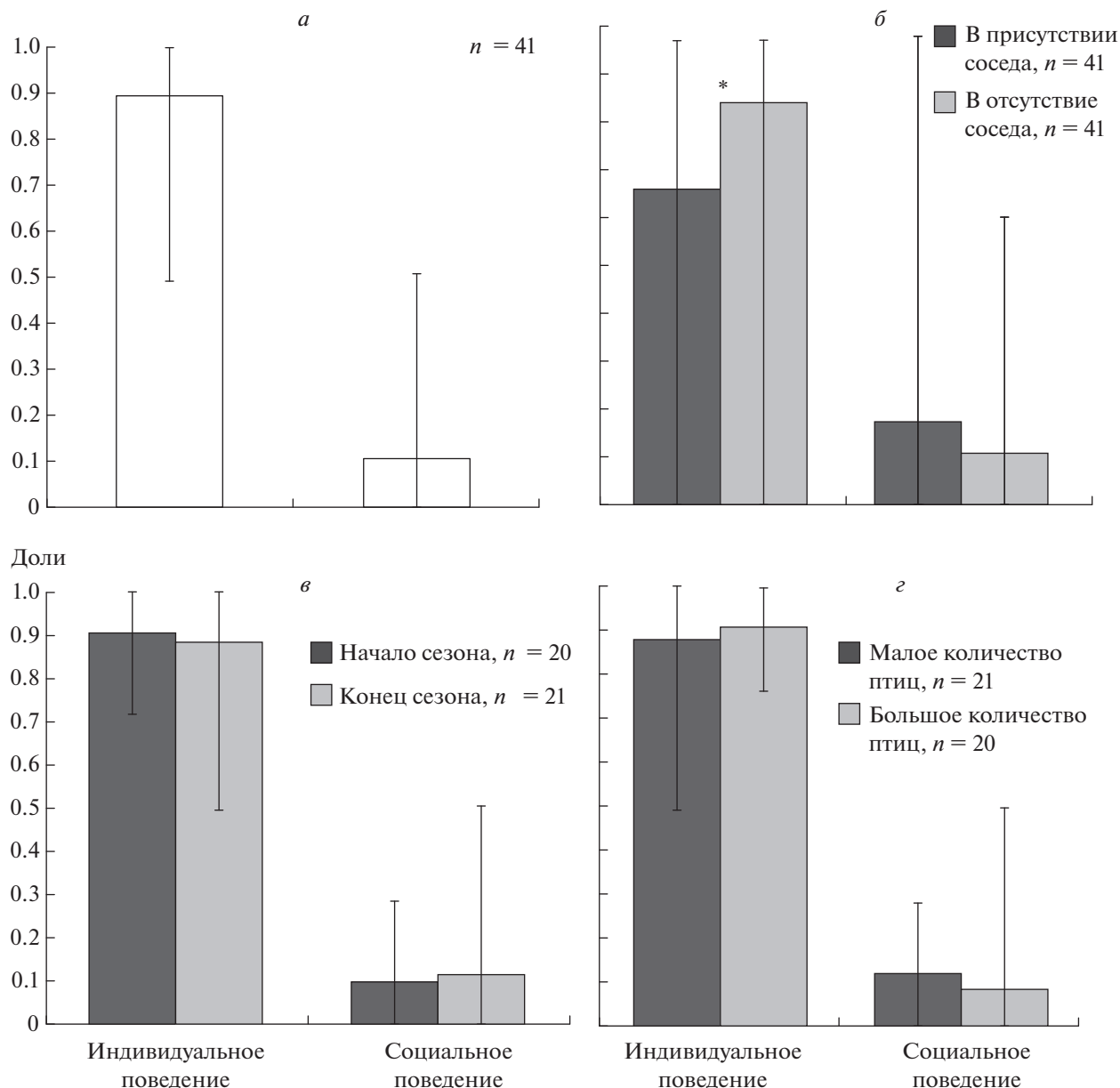


Рис. 2. Время (в долях), затрачиваемое топорком на индивидуальное и социальное поведение: среднее, без учета дополнительных факторов (*а*); в присутствии и в отсутствие соседа (*б*); в начале и конце сезона размножения (*в*); в окружении малого и большого количества конспецификов вокруг фокальной особи (*г*). Вертикальными линиями показаны минимальные и максимальные значения, звездочкой отмечены достоверные различия, тест Манн–Уитни, $p < 0.05$ (различия становились недостоверными при применении поправки Бонферрони).

на протяжении примерно 0.01 времени, остальные формы социального поведения занимали менее 0.01 времени (табл. 1).

Только вертикальная поза встречалась во всех наблюдениях (табл. 1). Передвижение и демонстративная походка встречались в большинстве наблюдений. Внимательное оглядывание, чистка, горизонтальная поза, демонстрация приземления, дуэт, угрожающие демонстрации, поклонная поза и демонстративные зевки встречались менее

чем в половине наблюдений. Остальные формы поведения встречались менее чем в 10% наблюдений. Самая редкая форма поведения — демонстрация гнездового материала, встретила лишь на одной записи из 41 проанализированной (табл. 1).

В присутствии соседа топорки проводили в среднем 0.35 ± 0.35 времени. Всего сосед частично или целиком присутствовал в 82.9% наблюдений, а в 4.9% наблюдений сосед присутствовал рядом с фокальной особью все время (табл. 1).

Таблица 1. Характеристика встречаемости различных форм поведения в бюджете времени топорка ($N = 41$) на поверхности колонии

Поведение		Доли $x \pm SD$	Min–Max	Частота встречаемости, %
Индивидуальное поведение	Вертикальная поза	0.74 ± 0.18	0.36–0.99	100
	Горизонтальная поза	0.10 ± 0.17	0.00–0.55	34.1
	Чистка	0.05 ± 0.08	0.00–0.27	39.0
Социальное	Передвижение	0.02 ± 0.03	0.00–0.10	90.0
	Агонистическое поведение	0.001 ± 0.003	0.00–0.01	9.8
	Дуэт	0.01 ± 0.02	0.00–0.12	19.5
	Отказ от участия в дуэте	0.001 ± 0.004	0.00–0.02	9.8
	Демонстративная походка	0.04 ± 0.05	0.00–0.18	82.9
	Демонстрация приземления	0.003 ± 0.005	0.00–0.02	31.7
	Угрожающие демонстрации	0.003 ± 0.013	0.00–0.08	12.2
	Поклонная поза	0.01 ± 0.03	0.00–0.19	12.2
	Внимательное оглядывание	0.02 ± 0.04	0.00–0.19	43.9
	Демонстрации гнездового материала	0.001 ± 0.006	0.00–0.04	2.4
	Демонстративные зевки	0.001 ± 0.003	0.00–0.02	12.2
Присутствие соседа		0.35 ± 0.35	0.00–1.00	82.9
Отсутствие соседа		0.65 ± 0.35	0.00–1.00	95.1

Влияние различных факторов на бюджет времени топорка

В отсутствие соседа топорки тратили достоверно больше времени на индивидуальное поведение (в сумме 0.66 ± 0.39 и 0.84 ± 0.24 времени в присутствии и в отсутствие соседа соответственно; тест Манн–Уитни, $p < 0.05$; рис. 2). На социальное поведение топорки тратили больше времени в присутствии соседа (0.17 ± 0.27 и 0.11 ± 0.15 времени соответственно; рис. 2), но различия недостоверны. И индивидуальное (78 и 95.1% соответственно), и социальное (75.6 и 90.2% соответственно) поведение встречались чаще в отсутствие соседа, но различия недостоверны (тест χ^2 с поправкой Йетса, $p > 0.05$). Такие формы поведения, как дуэт, отказ от участия в дуэте, агонистическое поведение, угрожающие демонстрации, встречались исключительно в присутствии соседа (табл. 2). При его наличии топорки тратили больше времени на демонстрацию приземления, и частота ее встречаемости была существенно выше, чем в отсутствие соседа. Топорки тратили в десять раз больше времени на поклонную позу в присутствии соседа, но различия недостоверны. На демонстративную походку, напротив, топорки тратили больше времени в отсутствие соседа, и частота ее встречаемости была при этом выше, однако, все различия недостоверны (табл. 2).

Стадия сезона размножения почти не оказывала влияния на бюджет времени топорка (табл. 3,

рис. 2). Доли времени, затрачиваемые на индивидуальное и социальное поведение, а также частота их встречаемости, практически не менялись на протяжении сезона размножения (рис. 2). Только на демонстрацию приземления особи тратили достоверно больше времени в конце сезона (Крускал–Уоллис ANOVA, $p < 0.05$; табл. 3).

Социальное окружение влияло на бюджет времени топорка лишь немного сильнее (табл. 3, рис. 2). Топорки тратили схожее количество времени на индивидуальное и социальное поведение в присутствии разного количества конспецификов на расстоянии 9 корпусов от фокальной особи (рис. 2). Топорки тратили достоверно больше времени на демонстрацию приземления в присутствии большого количества конспецификов, а на угрожающие демонстрации – в присутствии малого количества конспецификов (табл. 3). При большом количестве окружающих птиц особи проводили достоверно больше времени в присутствии соседа (табл. 3). На чистку, поклонную позу, внимательное оглядывание и демонстративные зевки особи тратили больше времени в присутствии малого количества птиц, их встречаемость также была при этом выше; однако все различия недостоверны. Доли времени, затрачиваемые на дуэт и отказ от дуэта, а также частота их встречаемости, напротив, были выше в присутствии большого количества птиц, но все различия также недостоверны. Демонстрация приземления встречалась

Таблица 2. Характеристика встречаемости различных форм поведения в бюджете времени топорка ($N = 41$) на поверхности колонии в присутствии и в отсутствие соседа

Форма поведения	В присутствии соседа		В отсутствие соседа		Влияние фактора	
	доли $x \pm SD$	частота встречаемости, %	доли $x \pm SD$	частота встречаемости, %	доли ¹ Z/p	частота встречаемости ² χ^2/p
Вертикальная поза	0.59 ± 0.38	78.0	0.70 ± 0.24	95.1	$-0.65/0.513$	$3.78/0.052$
Горизонтальная поза	0.04 ± 0.13	9.8	0.08 ± 0.15	34.1	$-1.80/0.072$	$5.77/0.016$
Чистка	0.03 ± 0.07	26.8	0.06 ± 0.09	53.7	$-2.01/0.045$	$5.07/0.024$
Передвижение	0.02 ± 0.05	51.2	0.02 ± 0.03	73.2	$-1.28/0.202$	$3.32/0.069$
Агонистическое поведение	0.01 ± 0.04	9.8	0.00 ± 0.00	0	$0.58/0.562$	$3.41/0.065$
Дуэт	0.01 ± 0.03	19.5	0.00 ± 0.00	0	$1.52/0.128$	$6.79/0.009$
Отказ от участия в дуэте	0.004 ± 0.017	9.8	0.000 ± 0.000	0	$0.76/0.447$	$2.37/0.124$
Демонстративная походка	0.03 ± 0.04	53.7	0.05 ± 0.09	68.3	$-1.02/0.308$	$3.19/0.074$
Демонстрация приземления	0.008 ± 0.023	24.4	0.003 ± 0.014	14.6	$1.54/0.124$	$0.70/0.403$
Угрожающие демонстрации	0.02 ± 0.11	12.2	0.00 ± 0.00	0	$0.95/0.342$	$3.41/0.065$
Поклонная поза	0.049 ± 0.215	9.8	0.005 ± 0.022	7.3	$0.37/0.711$	$0.00/1.000$
Внимательное оглядывание	0.02 ± 0.05	24.4	0.02 ± 0.06	29.3	$-0.20/0.842$	$0.06/0.803$
Демонстрации гнездового материала	0.000 ± 0.000	0	0.001 ± 0.006	2.4	$-0.20/0.849$	$0.00/1.000$
Демонстративные зевки	0.001 ± 0.005	7.3	0.001 ± 0.005	7.3	$-0.18/0.856$	$0.18/0.672$

Примечания. ¹ Результаты сравнения получены при помощи теста Манн–Уитни. Для каждой формы поведения в числителе Z , в знаменателе p -level. ² Результаты сравнения получены при помощи теста χ^2 с поправкой Йетса. Для каждой формы поведения в числителе χ^2 , в знаменателе p -level. Жирным шрифтом выделены значения при $p < 0.05$. Все значения становились недостоверными после применения поправки Бонферрони.

достоверно чаще в присутствии большого количества особей вокруг фокальной птицы (табл. 3). Угрожающие демонстрации встречались исключительно при малом количестве птиц (табл. 3). При применении поправки Бонферрони большинство достоверных различий становились незначимыми (табл. 2).

ОБСУЖДЕНИЕ

Поведение топорка на поверхности колонии

Описанной нами этограммой топорка мы дополнили имеющиеся в литературе сведения о поведении этого вида на поверхности колонии (Харитонов, 1990; Gaston, Jones, 1998; Piatt, Kitaysky, 2002; Михтарьянц, 2017). Так, мы впервые описали демонстративную походку у топорка, хотя аналогичная демонстрация уже была описана у ипатки (Piatt, Kitaysky, 2002a). Мы попытались систематизировать и дополнить уже существовавшие описания угрожающих демонстраций (Харитонов, 1990; Piatt, Kitaysky, 2002), которые не были достаточно четкими и допускали разночтения. Одна из угрожающих демонстраций, вскидывание клюва, описана впервые. Поклон-

ная поза, элемент брачного и угрожающего поведения, также описана нами впервые, хотя в литературе упоминалась похожая демонстрация, служащая, по мнению авторов, исключительно для заманивания партнера в нору (bowed-head display, Piatt, Kitaysky, 2002). Такие формы поведения, как внимательное оглядывание и демонстративные зевки, не были ранее описаны ни для топорков, ни для близких им видов. Они очень сходны с проявлениями индивидуального поведения, но отличаются большей демонстративностью и могут иметь место в контексте социальных взаимодействий топорков.

Структура и контекст демонстраций топорка имеют сходство с таковыми у других видов чистиковых. Так, дуэты (биллинги) встречаются у большинства видов чистиковых, также как и различные угрожающие демонстрации, в которых шея вытянута, а клюв обращен вверх или вперед (например, Gaston, Jones, 1998). Поведенческий репертуар топорка на поверхности колонии наиболее схож с репертуаром самых близких топорку видов — ипатки и тупика, относящимся вместе с топорком к одной трибе *Fraterculini* (Gaston, Jones, 1998). У всех трех видов есть аналогичные

Таблица 3. Характеристика встречаемости различных форм поведения в бюджете времени топорка на поверхности колонии в зависимости от стадии сезона размножения и социального окружения

Форма поведения	Сезон размножения				Социальное окружение			
	начало сезона размножения $N = 20$		конец сезона размножения $N = 21$		малое количество птиц $N = 21$		большое количество птиц $N = 20$	
	доли $x \pm SD$	частота встречаемости, %	доли $x \pm SD$	частота встречаемости, %	доли $x \pm SD$	частота встречаемости, %	доли $x \pm SD$	частота встречаемости, %
Вертикальная поза	0.77 ± 0.16	100	0.72 ± 0.20	100	0.70 ± 0.18	100	0.79 ± 0.18	100
Горизонтальная поза	0.08 ± 0.15	35.0	0.11 ± 0.19	33.3	0.10 ± 0.17	33.3	0.09 ± 0.18	33.3
Чистка	0.06 ± 0.09	55.0	0.05 ± 0.06	66.7	0.08 ± 0.09	66.7	0.03 ± 0.05	52.4
Передвижение	0.02 ± 0.03	95.0	0.02 ± 0.02	85.7	0.02 ± 0.03	90.5	0.02 ± 0.03	90.5
Агонистическое поведение	0.001 ± 0.003	10.0	0.001 ± 0.002	9.5	0.001 ± 0.002	9.5	0.001 ± 0.003	9.5
Дуэт	0.011 ± 0.032	15.0	0.004 ± 0.009	23.8	0.002 ± 0.004	14.3	0.013 ± 0.032	23.8
Отказ от участия в дуэте	0.001 ± 0.004	5.0	0.002 ± 0.005	14.3	0.001 ± 0.004	4.8	0.002 ± 0.004	14.3
Демонстративная походка	0.03 ± 0.04	80.0	0.05 ± 0.05	85.7	0.04 ± 0.05	81.0	0.04 ± 0.04	85.7
Демонстрация приземления	0.002 ± 0.004	15.0	0.005 ± 0.006	47.6	$0.001 \pm 0.002^*$	9.5	$0.006 \pm 0.006^*$	52.4
Угрожающие демонстрации	0.001 ± 0.003	10.0	0.005 ± 0.018	14.2	0.01 ± 0.02	23.8	0.00 ± 0.00	0.0
Поклонная поза	0.010 ± 0.043	10.0	0.003 ± 0.010	14.3	0.012 ± 0.043	14.3	0.001 ± 0.003	9.5
Внимательное оглядывание	0.01 ± 0.03	35.0	0.03 ± 0.05	52.4	0.03 ± 0.06	47.6	0.01 ± 0.02	38.1
Демонстрации гнездового материала	0.002 ± 0.008	5.0	0.000 ± 0.000	0.0	0.000 ± 0.000	0.0	0.002 ± 0.008	4.8
Демонстративные зевки	0.001 ± 0.001	15.0	0.001 ± 0.004	9.5	0.00 ± 0.00	14.3	0.00 ± 0.00	9.5
Присутствие соседа	0.29 ± 0.36	75.0	0.40 ± 0.35	90.5	$0.18 \pm 0.24^*$	71.4	$0.53 \pm 0.37^*$	95.2
Отсутствие соседа	0.71 ± 0.36	90.0	0.60 ± 0.35	100	$0.82 \pm 0.24^*$	100	$0.47 \pm 0.37^*$	90.5

Примечания. Жирным шрифтом выделены значения, различающиеся достоверно при $p < 0.05$. Сравнения долей были проведены при помощи теста Крускал–Уоллис ANOVA, сравнения частот встречаемости — при помощи теста χ^2 с поправкой Йетса. * Значения остались достоверными после применения поправки Бонферрони.

демонстрации: демонстративная походка; демонстрация приземления; внешне схожие дуэты (биллинги); поклонная поза, совершаемая перед дуэтом и у гнездовой камеры; угрожающие демонстрации с вскидыванием клюва вверх или вверх и вперед, наклоном туловища к субстрату и распушением оперения; демонстрации гнездового материала; а также, видимо, внимательное оглядывание (Gaston, Jones, 1998; Piatt, Kitaysky, 2002, 2002a; Harris, Wanless, 2011; Бахтурина, Клёнова, 2015). Оставшийся вид данной трибы, тупик-носорог (*Cerorhinca monocerata*), также имеет черты сходства в репертуаре поведения с топорком и тупиками рода *Fratercula*: есть похожие на описанные выше дуэт, поклонная поза, демонстрация приземления, угрожающие позы (Thoresen, 1983; Gaston, Jones, 1998). Но по количеству и разнообразию демонстраций тупик-носорог сильнее отличается от других видов трибы: он имеет всего около 8 демонстраций, но при этом активнее использует акустические сигналы. Особенности демонстрационного поведения птиц трибы *Fraterculini* коррелируют с другими особенностями биологии: тупик-носорог, единственный вид из всей трибы, активен на колонии в ночное время, чем, вероятно, и объясняется более бедный репертуар визуальных демонстраций при большем разнообразии акустических сигналов (Thoresen, 1983; Gaston, Jones, 1998).

Наша работа показала, что на поверхности колонии топорок показывает достаточно богатый набор визуальных демонстраций, по их количеству сравнимый с репертуарами поведения некоторых видов чистиковых, считающихся высокосоциальными, и даже превосходящий их. Это, например, большая конюга (*Aethia cristatella*), которая известна своим высоким уровнем социальной активности и сложным коммуникативным поведением, но для которой описано лишь девять визуальных демонстраций (Конюхов, 1990; Jones, 1993; Харитонов, 2007, 2011; Зубакин, 2007; Зубакин и др., 2010; Бахтурина, Клёнова, 2015), тогда как у топорка мы выделили 11 демонстраций. У других видов конюг из трибы *Aethini* визуальных или комбинированных демонстраций на поверхности колонии еще меньше, но, как и у большой конюги, в большей степени используется акустическая коммуникация. У конюги-крошки (*A. pusilla*) описаны 6 демонстраций (Jones, 1993a; Gaston, Jones, 1998), у белобрюшки (*A. psittacula*) — всего 4 демонстрации (некоторые из них акустические и почти не имеют визуальной составляющей; Manuwal, Manuwal, 1979; Jones et al., 2001; Бахтурина, Клёнова, 2015), а малая конюга (*A. pygmaea*), вследствие ночной активности на поверхности большинства своих колоний, видимо, полагается на визуальные демонстрации в наименьшей степени (Byrd, Williams, 1993; Gaston, Jones, 1998). У люрика (*Alle alle*), почти не

уступающего большой конюге по уровню социальной активности, известно 6–7 демонстраций на поверхности колонии (Evans, 1981; Montevecchi, Stenhouse, 2002; Харитонов, 2007, 2011). У гагарки (*Alca torda*) описано 9 демонстраций (Birkhead, 1978). Видимо, только тонкоклювая кайра (*Uria aalge*) превосходит топорка по количеству описанных демонстраций, используемых на поверхности колонии; у нее их описано 13 типов (Birkhead, 1978). У этого вида и близких ему толстоклювой кайры (*U. lomvia*) и гагарки большое количество демонстраций, вероятно, является вынужденной мерой для предотвращения конфликтов при постоянных непосредственных контактах из-за открытого гнездования с высокой плотностью (Birkhead, 1978).

Показано, что размер репертуара демонстраций взаимосвязан с другими характеристиками социальной жизни вида, такими, как плотность гнездования и частота внутривидовых социальных контактов (например, Nelson, 1970; Birkhead, 1978). Действительно, топорок может селиться на расстоянии до 15 см между центрами нор (Харитонов, 1990), что является показателем очень высокой плотности гнездования для закрытогнездящихся видов чистиковых (например, Gaston, Jones, 1998). Точных исследований частоты социальных контактов топорка мы не проводили, однако, на основании простых наблюдений можно утверждать, что она ощутимо ниже, чем у некоторых других видов чистиковых, таких как большая конюга, люрик и, особенно, открытогнездящихся видов, таких как кайры.

Бюджет времени топорка на поверхности колонии и влияние на него различных факторов

Мы показали, что большую часть времени на поверхности колонии топорки проводили на одном месте, занятые индивидуальным поведением (табл. 1, рис. 2). Все формы социального поведения занимали очень мало времени, хотя некоторые встречались часто, в большинстве наблюдений (табл. 1).

По сравнению с некоторыми другими видами чистиковых, топорок относительно мало времени тратил на социальные взаимодействия. К примеру, ранее было показано, что белобрюшка и большая конюга тратили на социальное поведение 0.30 и 0.21–0.41 доли времени соответственно (Зубакин и др., 2010; Бахтурина, Клёнова, 2015), в то время как объект настоящего исследования, топорок, и изученная ранее ипатка (Бахтурина, Клёнова, 2015) — лишь 0.10 и 0.09 доли времени соответственно. В целом бюджет времени топорка также оказался наиболее схожим с таковым у ипатки по количеству времени, затрачиваемого на многие формы поведения, в противовес большой конюге и белобрюшке.

Мы показали, что большую часть времени на поверхности колонии топорки проводили при отсутствии в непосредственной близости конспецификов (в отсутствие соседа, табл. 1). Действительно, несмотря на то, что топорки могут образовывать достаточно крупные клубы, до 16–20 особей, они стараются размещаться на камнях достаточно разреженно, приближаясь друг к другу, в основном, лишь для взаимодействий типа дуэта, поклонной позы, угрожающих демонстраций, агонистических взаимодействий. Интересно, что три других вида чистиковых, изученные в этом плане, наоборот, проводили большую часть времени в присутствии соседа (Бахтурина, Клёнова, 2015). Даже ипатка, схожая с топорком по уровню социальной активности, проводила в присутствии соседа 0.66 времени, что почти вдвое больше, чем топорок (0.35 времени). Т.е. можно заключить, что клубы топорков имеют более разреженную структуру, чем клубы ипаток, больших конюг и белобрюшек.

Было выявлено, что социальное окружение в непосредственной близости (до 2 корпусов) влияет на бюджет времени топорка (табл. 2). При отсутствии конспецификов в непосредственной близости, особи тратили на индивидуальное поведение примерно на четверть больше времени, чем при его наличии. Оказалось также, что социальное окружение особи на более дальнем расстоянии (до 9 корпусов) слабо влияет на бюджет времени топорков (табл. 3). Встречаемость индивидуального поведения в целом почти не зависела от количества окружающих особей. Интересно, что доля социального поведения в бюджете времени была на четверть больше при малом количестве птиц, но частота встречаемости была выше при большом количестве птиц (но различия не достоверны). Т.е. при большем количестве птиц демонстрации форм социального поведения случались чаще, но были более короткими. Многие демонстрации, такие, как дуэт, отказ от дуэта, демонстративная походка, закономерно встречались несколько чаще при большем количестве птиц. Для демонстрации приземления эта тенденция была особенно выражена, разница в частоте встречаемости при разном количестве птиц была более чем пятикратной. Этот факт особо характеризует социально-зависимый характер этой формы поведения и может помочь в выяснении ее функций. Предполагаемая роль аналогичной демонстрации как демонстрации умиротворения у тупика (Harris, Wanless, 2011) не противоречит результатам нашего исследования топорка; возможно, ту же роль демонстрация приземления играет и у этого вида. Примечательно, что другие демонстрации, такие, как поклонная поза, внимательное оглядывание и угрожающие демонстрации, напротив, встречались чаще, и особи тратили на них больше времени, при меньшем

количестве птиц. Причем последние встречались исключительно при малом количестве птиц. Возможно, для угрожающих демонстраций и поклонной позы, когда она используется в агрессивном контексте (чаще она проявляется в брачных взаимодействиях), отчасти эту тенденцию можно объяснить тем, что при большом количестве конспецификов внимание особи на потенциальных соперниках “расфокусируется” и уровень агрессивности снижается.

Влияние социального окружения на бюджет времени топорка по сравнению с другими исследованными видами чистиковых очень схоже. Встречаемость форм поведения у большой конюги, белобрюшки и ипатки также сильнее зависела от присутствия конспецификов в непосредственной близости, по сравнению со слабым влиянием социального окружения на большей дистанции (Бахтурина, Клёнова, 2015).

Важным результатом исследования является доказательство практически полного отсутствия влияния стадии сезона размножения на бюджет времени топорка (табл. 3). Несмотря на то, что многие демонстрации определенно играют важную роль при формировании пары, что происходит до или в начале сезона размножения (Piatt, Kitaysky, 2002), в литературе были упоминания о наблюдениях брачных демонстраций топорков вплоть до массового вылупления птенцов в колонии (Михтарьянц, 2017). Мы впервые смогли достоверно доказать, что топорки используют демонстрации практически в равной мере и до, и после вылупления птенцов. Встречаемость большинства форм и индивидуального, и социального поведения значимо не различалась. Только на демонстрацию приземления топорки тратили достоверно в три раза больше времени в конце сезона размножения, ее встречаемость также была в три раза выше. Вероятно, это связано с ее предполагаемой функцией уменьшения напряженности и предотвращения конфликтов среди особей, что особенно важно в постинкубационный период. В целом, одинаковую встречаемость демонстраций на протяжении сезона размножения можно объяснить их использованием для поиска партнера на следующий год. Так, птицы, чья попытка размножения в текущем сезоне завершилась неудачей, в конце сезона могут начать искать нового партнера. Партнера и территорию для размножения могут в это время искать и молодые особи, которые, по косвенным данным, прилетают на колонию именно ближе ко второй половине сезона размножения (Piatt, Kitaysky, 2002; Ушакова, 2007; Клёнова, Бахтурина, 2014; Карташев, 2015), как и у многих других видов чистиковых (у большой конюги: Bedard, 1969; Jones, 1993; у конюг-крошки: Jones, 1992, 1993a; люрика: Roby et al., 1981; обыкновенного старика: Gaston, 1994; и других). Также их прилет может стимулировать

резидентов к более активным демонстрациям занятости территории и партнера, т.е. приводить к увеличению времени, затрачиваемому на социальное поведение. Отсутствие влияния стадии сезона размножения на бюджет времени на поверхности колонии также было описано для большой конюги, белобрюшки и ипатки (Бахтурина, Клёнова, 2015).

Сравнивая полученные данные по поведению топорка с данными по другим видам из трибы тупиков, а также видам из наиболее эволюционно близкой ей трибы конюг, можно заметить, что поведение этих птиц имеет много черт сходства. Так, и те, и другие социально моногамны; образуют клубы на поверхности колонии, где проявляют социальную активность; у всех в репертуаре поведения есть ряд сходных по структуре брачных (например, дуэты) и угрожающих демонстраций (Manuwal, Manuwal, 1979; Thoresen, 1983; Конюхов, 1990, 1990a; Харитонов, 1990, 1990a; Jones, 1993a; Gaston, Jones, 1998; Hunter, Jones, 1999; Jones et al., 2001; Piatt, Kitaysky, 2002, 2002a; Зубакин и др., 2010; Harris, Wanless, 2011), причем как минимум у двух видов конюг и двух видов тупиков они в равной мере встречаются в течение всего сезона размножения, а ближайшее социальное окружение влияет на бюджет времени особи сильнее, чем наличие и количество конспецификов на более дальнем расстоянии (Бахтурина, Клёнова, 2015). Однако между данными трибами есть и явные различия. Так, у тупиков число визуальных демонстраций на поверхности колонии в среднем больше, чем у конюг (Thoresen, 1983; Byrd, Williams, 1993; Jones, 1993, 1993a; Gaston, Jones, 1998; Jones et al., 2001; Piatt, Kitaysky, 2002, 2002a; Зубакин и др., 2010; Harris, Wanless, 2011). Также если демонстрации тупиков носят преимущественно визуальный характер, то у конюг добавляются разнообразные акустические (Seneviratne et al., 2009; Зубакин и др., 2010), а у большой конюги — еще и ольфакторные демонстрации (Hagelin et al., 2003; Jones et al., 2004; Hagelin, 2007; Douglas, 2008; Зубакин и др., 2010). При этом тупики затрачивают на социальные взаимодействия в три-четыре раза меньше времени, чем конюги (как минимум, в сравнении четырех видов; Бахтурина, Клёнова, 2015). Также тупики обладают более яркой и разнообразной орнаментацией в период размножения. Если орнаментация конюг ограничивается лишь яркой окраской клюва и радужины глаз, а также украшающими пучками перьев на голове (косицами у всех видов и хохлами у большой и малой конюг); то у тупиков совокупность украшающих разноцветных пластин с бороздками на клюве, кожных выростов около клюва и глаз, пучков перьев на боковой поверхности головы, окраски оперения головы и ног, выглядит намного разнообразнее и ярче (Конюхов, 1996; Gaston, Jones, 1998). В демонстрациях

тупики используют даже ярко окрашенный язык (угрожающие демонстрации с открытым клювом) или посторонние предметы (демонстрация гнездового материала).

С чем связаны этологические различия тупиков и конюг на настоящий момент — сказать трудно. По своей биологии представители этих триб имеют много черт сходства: это закрытогнездящиеся морские птицы, каждая пара выводит единственного птенца полувыводкового типа, причем оба родителя заботятся о нем вплоть до вылета из гнезда (Sealy, 1973; Sealy, Bedard, 1973; Knudtson, Byrd, 1982; Byrd, Williams, 1993; Jones, 1993, 1993a; Gaston, Jones, 1998; Piatt, Kitaysky, 2002, 2002a). Все виды гнездятся в многочисленных плотных колониях, хотя численность и плотность колоний существенно варьирует между видами внутри каждой трибы (Byrd, Williams, 1993; Jones, 1993, 1993a; Gaston, Jones, 1998; Rodway et al., 1998; Piatt, Kitaysky, 2002, 2002a; Ушакова, 2007; Андреев и др., 2010; Голубова, 2015). Размер и плотность колоний особенно заметно могут влиять на поведение особей, поскольку колония — это сложная социальная система, требующая достаточно развитой системы коммуникации (Панов, 1983; Brown, Brown, 1996; Харитонов, 2007, 2011 и др.). Можно предположить, что чем крупнее колония и плотнее ее структура, тем больше контактов происходит между особями, тем сложнее социальные отношения между ними и тем больше разнообразных коммуникативных сигналов требуется для их осуществления. Подтверждение этому предположению мы находим среди представителей трибы конюг. Так, гнездящаяся в наиболее плотных колониях (до 20 пар на 1 м²) большая конюга превосходит по числу визуальных и акустических демонстраций, а также по частоте социальных взаимодействий гнездящуюся более разрежено (до 0.1 пары на 1 м²) белобрюшку (Gaston, Jones, 1998; Андреев и др., 2010; Голубова, 2015; Бахтурина, Клёнова, 2015). Среди тупиков схожую тенденцию увидеть сложнее, поскольку виды этой трибы гнездятся примерно с одной плотностью и обладают схожими по объему поведенческими репертуарами (Gaston, Jones, 1998; Rodway et al., 1998; Piatt, Kitaysky, 2002, 2002a; Ушакова, 2007). Однако при сравнении конюг и тупиков явных различий между трибами в размерах и плотности колоний выявить трудно. При наличии большой изменчивости по этому признаку и среди первой, и среди второй группы, все же приходится признать, что в целом плотность гнездования достаточно высока у обеих рассматриваемых групп. В чем же причина обнаруженных этологических различий между тупиками и конюгами? Можно предположить, что для каждой группы, вероятно, в силу многочисленных черт сходства в биологии, важно социальное поведение для поиска подходящих партнеров и

оптимальных мест для гнездования. Все они характеризуются довольно высокой социальной активностью, но достигают ее разными путями: тупики — за счет увеличения количества визуальных демонстраций и более сложной орнаментации, конюги — за счет большего количества времени, затрачиваемого на социальное поведение, добавления к нему акустических и даже тактильных демонстраций, и также за счет брачной орнаментации разной степени сложности.

Подобная гипотеза, объясняющая различия в социальном поведении двух видов чистиковых, гнездящихся в очень плотных, многотысячных колониях, была предложена ранее для конюги-крошки и люрика (Jones et al., 2002). Так, люрик показывал гораздо больше визуальных и двигательных демонстраций на поверхности колонии, но у конюги-крошки вокальный репертуар был богаче, частота использования демонстраций была выше, а элементов брачной орнаментации было больше. Авторы исследования предположили, что виды подошли к решению одной и той же проблемы разными способами: первый поддерживает социальную структуру за счет большего количества визуальных поз и демонстраций, второй — за счет добавления акустической модальности и большего времени, затрачиваемого на социальные взаимодействия (Jones et al., 2002). Таким образом, подобные этологические сравнения видов с большей или меньшей степенью родства могут прояснить наше понимание принципов эволюции коммуникативного поведения животных.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую благодарность В.А. Зубакину и Е.В. Зубакиной за всестороннюю помощь и поддержку на многих этапах работы, а Ю.А. Колесниковой и В.А. Комаровой — за помощь в сборе материала. Авторы также очень признательны всем сотрудникам лаборатории орнитологии Института биологических проблем Севера ДВО РАН за предоставленную возможность проведения полевых исследований на о-ве Талан. Особую благодарность авторы выражают А.В. Андрееву, Е.Ю. Голубовой и Ю.А. Слепцову за помощь в проведении экспедиций и сборе данных. Также авторы признательны М.В. Холодовой, П.А. Сорокину и О.С. Пшеничниковой за помощь в генетическом определении пола отловленных птиц.

Работа выполнена при финансовой поддержке РНФ (14-14-00237).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреев А.В., Голубова Е.В., Зубакин В.А., Харитонов С.П., 2010. Численность морских птиц на колониях о. Та-

лан: двадцатилетний тренд // Вестник Северо-Восточного научного центра ДВО РАН. № 2. С. 30–42.

Бахтурина Д.С., Клёнова А.К., 2015. Сравнительный анализ поведения трех видов чистиковых птиц (Charadriiformes, Alcidae) (большой конюги (*Aethia cristatella*), белобрюшки (*Cyclorhynchus psittacula*) и ипатки (*Fratercula corniculata*)) на поверхности колонии // Зоологический журнал. Т. 94. № 9. С. 1084–1100.

Водолазова Д.С., 2018. Характеристика дуэтных демонстраций топорка *Lunda cirrhata* (Charadriiformes, Alcidae) // Ломоносов — 2018. Сборник тезисов XXV Международной научной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых. Секция Биология. М: МГУ.

Голубова Е.Ю., 2015. Биология размножения белобрюшки (*Cyclorhynchus psittacula*) на острове Талан (северная часть Охотского моря) // Зоологический журнал. Т. 94. № 7. С. 832–847.

Зубакин В.А., 2007. О социальной организации морских птиц // Методы и теоретические аспекты исследования морских птиц: Материалы V Всероссийской школы по морской биологии. Ростов-на-Дону: Южный научный центр РАН. С. 180–202.

Зубакин В.А., Володин И.А., Клёнова А.В., Зубакина Е.В., Володина Е.В., Лапшина Е.Н., 2010. Поведение большой конюги (*Aethia cristatella*) в период размножения: двигательные и акустические демонстрации // Зоологический журнал. Т. 89. № 3. С. 331–345.

Карташев Н.Н., 2015. Материалы к биологии чистиковых птиц Командорских островов // Русский орнитологический журнал. Т. 24. Экспресс-вып. 1093. С. 101–107.

Клёнова А.В., Бахтурина Д.С., 2014. Особенности сезонной активности и успех размножения колоний чистиковых птиц на острове Талан в 2013 году (Охотское море) // Вестник Северо-Восточного научного центра ДВО РАН. № 3. С. 83–87.

Конюхов Н.Б., 1990. Большая конюга // Птицы СССР. Чистиковые. М.: Наука. С. 112–121.

Конюхов Н.Б., 1990а. Белобрюшка // Птицы СССР. Чистиковые. М.: Наука. С. 131–139.

Конюхов Н.Б., 1996. Морфо-экологические и этологические различия в семействе чистиковых (Aves: Alcidae) // Известия РАН. Серия биологическая. № 4. С. 446–452.

Михтарьянц Э.А., 1978. Ритмы активности белобрюшки (*Cyclorhynchus psittacula*) и топорка (*Lunda cirrhata*) и связанные с ними регулярные флуктуации их численности в гнездовых колониях // Экология и зоогеография некоторых позвоночных суши Дальнего Востока. Владивосток. С. 31–39.

Михтарьянц Э.А., 2017. Заметки по экологии и поведению топорка *Lunda cirrhata* // Русский орнитологический журнал. Т. 26. № 1502.

Панов Е.Н., 1983. Поведение животных и этологическая структура популяций. М.: Наука. 423 с.

Ушакова М.В., 2007. Особенности биологии размножения, современное распространение и численность

- закрытогнездящихся чистиковых (Alcidae) на Южных Курилах. Автореферат дис. ... канд. биол. наук. М.: Моск. гос. ун-т им. М.В. Ломоносова. 23 с.
- Ушакова М.В., 2012. Экология закрытогнездящихся чистиковых птиц и их межвидовые взаимодействия // Зоологический журнал. Т. 91. № 7. С. 818–818.
- Харитонов С.П., 1990. Топорок // Птицы СССР. Чистиковые. М.: Наука. С. 173–182.
- Харитонов С.П., 1990а. Ипатка // Птицы СССР. Чистиковые. М.: Наука. С. 164–173.
- Харитонов С.П., 2007. Изучение структуры колоний околотовных птиц // Методы и теоретические аспекты исследования морских птиц: Материалы V Всероссийской школы по морской биологии. Ростов-на-Дону: Южный научный центр РАН. С. 122–147.
- Харитонов С.П., 2011. Пространственно-этологическая структура колоний околотовных птиц // Зоологический журнал. Т. 90. № 7. С. 846–860.
- Altmann J., 1974. Observational study of behavior: sampling methods // Behaviour. V. 49. № 3. P. 227–267.
- Amaral M.J., 1977. A comparative breeding biology of the Tufted and Horned puffin in the Barren Islands, Alaska. Master's thesis. Seattle: University of Washington.
- Bedard J., 1969. The nesting of the Crested, Least and Parakeet Auklets on St. Lawrence Island, Alaska // The Condor. V. 71. P. 386–398.
- Birkhead T.R., 1978. Behavioural adaptations to high density nesting in the Common Guillemot *Uria aalge* // Animal Behaviour. V. 26. P. 321–331.
- Brown C.R., Brown M.B., 1996. Coloniality in the cliff swallow: the effect of group size on social behavior. Chicago: University of Chicago Press. 548 p.
- Byrd G.V., Williams J.C., 1993. Whiskered Auklet (*Aethia pygmaea*). The Birds of North America. Washington, D.C., Philadelphia: The Academy of Natural Sciences. The American Ornithologists' Union. № 76. 12 p.
- Cerit H., Avanus K., 2007. Sex identification in avian species using DNA typing methods // World's poultry science Journal. V. 63. № 1. P. 91–100.
- Douglas H.D., 2008. Prenuptial perfume: alloanointing in the social rituals of crested auklet (*Aethia cristatella*) and the transfer of arthropod deterrents // Naturwissenschaften. V. 95. P. 45–53.
- Evans P.G.H., 1981. Ecology and behavior of the Little Auk *Alle alle* in west Greenland // Ibis. T. 123. № 1. C. 1–18.
- Gaston A.J., 1994. Ancient Murrelet (*Synthiboramphus antiquus*) // The Birds of North America. Washington, D.C., Philadelphia: The Academy of Natural Sciences. The American Ornithologists' Union. № 132. 38 p.
- Gaston A.J., Jones I.L., 1998. The Auks. Oxford: Oxford University Press. 349 p.
- 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.
- Hagelin J.C., 2007. The citrus-like scent of crested auklets: reviewing the evidence for an avian olfactory ornament // Journal of Ornithology. V. 148. P. 195–201.
- Hagelin J.C., Jones I.L., Rasmussen L.E.L., 2003. A tangerine-scented social odour in a monogamous seabird // Proceedings of the Royal Society of London. V. 270. P. 1323–1329.
- Harris M.P., Wanless S., 2011. The puffin. London: Bloomsbury Publishing. 272 p.
- Hunter F.M., Jones I.L., 1999. The frequency and function of aquatic courtship and copulation in Least, Crested, Whiskered and Parakeet Auklets // The Condor. T. 101. P. 518–528.
- Jones I.L., 1992. Colony attendance of Least Auklets at St. Paul Island, Alaska: implications for population monitoring // The Condor. V. 94. P. 93–100.
- Jones I.L., 1993. Crested auklet (*Aethia cristatella*) // The Birds of North America. Washington, D.C., Philadelphia: The Academy of Natural Sciences. The American Ornithologists' Union. № 70. 16 p.
- Jones I.L., 1993a. Least Auklet (*Aethia pusilla*). The Birds of North America. Washington, D.C., Philadelphia: The Academy of Natural Sciences. The American Ornithologists' Union. № 69. 16 p.
- Jones I.L., Hagelin J.C., Major H.L., Rasmussen L.E.L., 2004. An experimental field study of the function of crested auklet feather odor // The Condor. V. 106. P. 71–78.
- Jones I.L., Konyukhov N.B., Williams J.C., Byrd G.V., 2001. Parakeet auklet (*Aethia psittacula*) // The Birds of North America. Washington, D.C., Philadelphia: The Academy of Natural Sciences. The American Ornithologists' Union. № 594. 20 p.
- Jones I.L., Rowe S., Mehlum F., 2002. Social and self-maintenance behaviour of adult and sub-adult Little Auks *Alle alle* and Least Auklets *Aethia pusilla* at two breeding colonies // Ibis. V. 144. № 2. P. E113–E117.
- Knudtson E.P., Byrd G.V., 1982. Breeding biology of Crested, Least and Whiskered Auklets on Buldir Island, Alaska // The Condor. V. 84. P. 197–202.
- Nelson J.B., 1970. The relationship between behaviour and ecology in the Sulidae with reference to other seabirds // Oceanography and Marine Biology: an Annual Review. Rev. V. 8. P. 501–574.
- Manuwal D.A., Manuwal N.J., 1979. Habitat specific behavior of the Parakeet Auklet in the Barren Islands, Alaska // Western Birds. V. 10. P. 189–200.
- Montevocchi W.A., Stenhouse I.J., 2002. Dovekie (*Alle alle*) // The Birds of North America. Washington, D.C., Philadelphia: The Academy of Natural Sciences. The American Ornithologists' Union. № 701. 36 p.
- Piatt J.F., Kitaysky A.S., 2002. Tufted Puffin (*Fratercula cirrhata*) // The Birds of North America. Washington, D.C., Philadelphia: The Academy of Natural Sciences. The American Ornithologists' Union. № 708. 32 p.
- Piatt J.F., Kitaysky A.S., 2002a. Horned Puffin (*Fratercula corniculata*) // The Birds of North America. Washington, D.C., Philadelphia: The Academy of Natural Sciences. The American Ornithologists' Union. № 603. 28 p.
- Roby D.D., Brink K.L., Nettleship D.N., 1981. Measurements, Chick Meals and Breeding Distribution of

- Dovekies (*Alle alle*) in Northwest Greenland // Arctic. V. 34. № 3. P. 241–248.
- Rodway M.S., Chardine J.W., Montevecchi W.A., 1998. Intra-colony variation in breeding performance of Atlantic Puffins // Colonial Waterbirds. P. 171–184.
- Sealy S.G., 1973. Breeding biology of the Horned Puffin on St. Lawrence Island, Bering Sea, with zoogeographical notes on the North Pacific puffins // Pacific Science. V. 27. № 2. P. 99–119.
- Sealy S.G., Bédard J., 1973 Breeding biology of the parakeet auklet (*Cyclorhynchus psittacula*) on St. Lawrence Island, Alaska // Astarte. V. 6. P. 59–68.
- Seneviratne S.S., Jones I.L., Miller E.H., 2009. Vocal repertoires of auklets (Alcidae: Aethini): structural organization and categorization // The Wilson Journal of Ornithology. V. 121. № 3. P. 568–584.
- Thoresen A.C., 1983. Diurnal activity and social displays of Rhinoceros Auklets on Teuri Island, Japan // The Condor. V. 85. P. 373–375.
- Wehle D.H.S., 1980. The breeding biology of the puffins: Tufted Puffin (*Lunda cirrhata*), Horned Puffin (*Fratercula corniculata*), Common Puffin (*F. arctica*) and Rhinoceros Auklet (*Cerorhinca monocerata*). Ph. D. diss. Fairbanks: Univ. of Alaska. 313 p.

BEHAVIOUR OF THE TUFTED PUFFIN (*LUNDA CIRRHATA*, ALCIDAE, CHARADRIIFORMES) ON THE COLONY SURFACE

D. S. Vodolazova^a, * and A. V. Klenova^a, **

^aBiology Department, Lomonosov Moscow State University, Moscow 119234, Russia

*e-mail: aethia@yandex.ru

**e-mail: anna.v.klenova@gmail.com

Comparative studies on the communicative behavior of colonial non-passerine birds are important for understanding the evolution of birds' social behaviour. Studies of the behavior of particular species can help to accumulate data for such comparisons. The aim of this work is to describe the behavioural repertoire on the colony surface, as well as the study of the time budget and the effect of the stage of the breeding season and the social environment on it, in one Fraterculini species, Alcidae. The object of this research was the Tufted puffin, a colonial seabird of the North Pacific. We compiled a catalogue of tufted puffin postures and displays and compared it with those of previously studied auk species. We found that tufted puffins, as well as other puffins, had a wider variety of visual displays on the colony surface, but spent less time on social behavior than the auklets. The occurrence of all forms of behaviour did not differ before and after chick hatching both in puffins and auklets. In the presence of a conspecific neighbour within a radius of two corpuses, individuals of puffins and auklets spent more time on social interactions. The conspecifics in a radius of nine corpuses had little or no effect on the occurrence of various forms of behaviour. Thus, interspecific differences in time budgets of the Tufted puffin and other puffins and auklets appeared in the variability of visual displays, as well as in the time spent on social behaviour, while the stage of the breeding season and the social environment had a similar effect on the time budgets of all species studied.

Keywords: social behaviour, time budget, communication, ethogram, visual display, coloniality, auks