

УДК 591.582/598.413

© 1990 г.

И. А. ВОЛОДИН

ПОВЕДЕНЧЕСКИЙ РЕПЕРТУАР КРАСНОЗОБОЙ КАЗАРКИ (*RUFIBRENTA RUFICOLLIS*)

2. АКУСТИЧЕСКОЕ ПОВЕДЕНИЕ

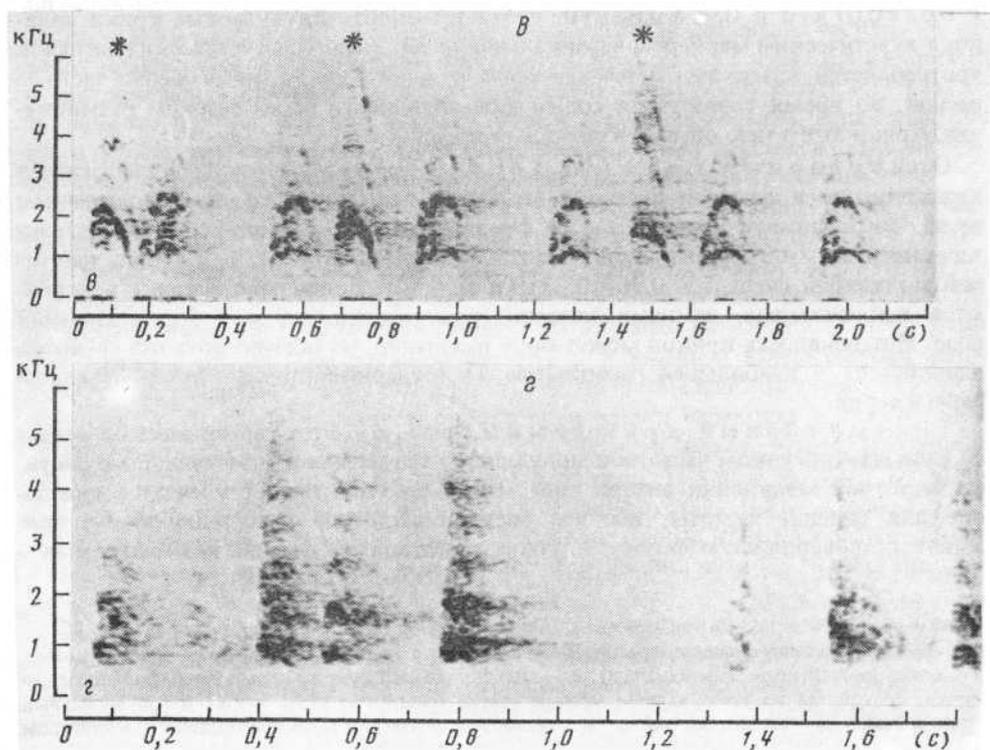
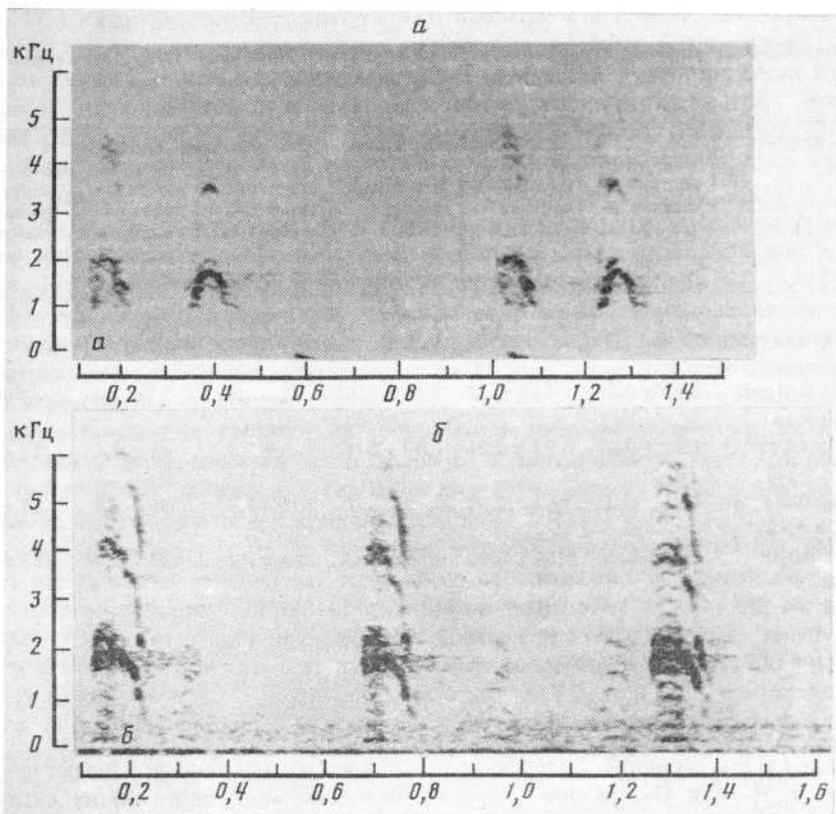
Поведенческий репертуар описан по иерархическому принципу с выделением двух соподчиненных уровней организации акустического поведения. Приведена структура семи типов акустических сигналов и сформированных на их основе четырех различных акустических последовательностей. Меньшая стереотипность и отсутствие ненаправленных двигательных реакций у млекопитающих по сравнению с птицами определяют некоторые различия в применении метода иерархического описания поведения (Панов, 1978) для представителей этих систематических групп.

Во второй части работы рассматривается репертуар акустических сигналов краснозобых казарок. Методика исследований описана в первом сообщении (Володин, 1990), которое посвящено двигательным элементам поведения этого вида.

ТИПЫ АКУСТИЧЕСКИХ СИГНАЛОВ КРАСНОЗОБЫХ КАЗАРОК (АКУСТИЧЕСКИЕ ЕДИНИЦЫ II УРОВНЯ)

Набор акустических сигналов краснозобых казарок представляет собой ряд достаточно хорошо отличающихся друг от друга типов сигналов, связанных между собой переходными формами. Поскольку типы сигналов не представляют собой четко очерченных дискретных единиц, то встает вопрос об определении типа для объективного отделения его от "фона". Если рассматривать весь набор звуков определенного вида животного, то каждый тип будет характеризоваться относительно более высокой вероятностью встречи сигналов определенной структуры в общей массе сигналов. С другой стороны, если сравнивать тип сигнала с промежуточными формами, то он должен выделяться относительной стереотипностью структурных характеристик, хотя бы на индивидуальном уровне. Эти два критерия и были использованы нами при описании структуры акустического репертуара краснозобых казарок. Ниже мы рассматриваем семь хорошо различимых типов акустических сигналов этого вида. Каждый тип сигналов, кроме посткопуляторного, был записан от нескольких птиц. Характеристики основной частоты наиболее распространенных типов акустических сигналов краснозобых казарок приведены в табл. 1.

Двухударный крик (рис. 1,а). Каждый крик состоит из двух сигналов гармонической структуры, разделенных интервалом в 120—200 мс (\bar{x} = 158 ± 6 мс, n = 16). Оба сигнала характеризуются быстрым подъемом и спадом основной частоты (табл. 1). Скорость изменения частоты может быть различной, поэтому пик частотной модуляции может быть в начале или в конце сигнала, но чаще



Усредненные значения характеристик параметров основной частоты четырех типов акустических сигналов краснозобых казарок

Тип сигнала	Характеристика параметров основной частоты					
	максималь- частота (кГц)	начальная частота (кГц)	конечная частота (кГц)	длитель- ность сиг- нала (мс)	длитель- ность на- растания частоты (мс)	длитель- ность паде- ния частоты (мс)
Двухударный крик (9 птиц) :						
а) первый сиг- нал ($n = 16$)	$1,90 \pm 0,11$	$1,48 \pm 0,14$	$1,33 \pm 0,12$	$82 \pm 3,4$	$28 \pm 3,0$	$43 \pm 2,7$
б) второй сиг- нал ($n = 18$)	$1,87 \pm 0,07$	$0,93 \pm 0,04$	$1,09 \pm 0,07$	$103 \pm 7,7$	$47 \pm 4,4$	$42 \pm 3,6$
Одноударный крик (7 птиц, $n = 40$)	$1,91 \pm 0,03$	$1,62 \pm 0,06$	$0,95 \pm 0,02$	$102 \pm 2,7$	$36 \pm 2,3$	$53 \pm 2,1$
Триумфальный крик самки (2 птицы, $n = 22$)	$1,10 \pm 0,04$	$0,84 \pm 0,03$	$0,88 \pm 0,04$	$86 \pm 5,2$	$33 \pm 3,0$	$37 \pm 3,9$
Крик контакта (группа, $n = 15$)	$0,98 \pm 0,05$	$0,81 \pm 0,04$	$0,75 \pm 0,04$	$64 \pm 4,5$	$23 \pm 1,4$	$27 \pm 3,6$

расположен в его середине. Вследствие этого сонограммы сигналов имеют форму, близкую к Л- или П-образной. Глубина частотной модуляции обоих сигналов двухударного крика довольно значительна и больше у второго сигнала ($\bar{x} = 0,62 \pm 0,07$ кГц и $0,96 \pm 0,06$ кГц, соответственно). Двухударные крики являются акустическим маркером вертикальной позы. Этот тип акустических сигналов употребляется казарками в течение всего годового цикла, но особенно часто - весной, во время возрастания социальной активности перед сезоном размножения. Крики этого типа обычно издаются сериями.

Одноударный крик (рис. 1,б). Спектр сигнала гармонический; сигнал характеризуется незначительным нарастанием частоты в начале, поддержанием ее на максимальном уровне (плато) и резким падением в конце сигнала. Характеристики параметров основной частоты приведены в табл. 1. Глубина частотной модуляции сигнала - $0,96 \pm 0,03$ кГц ($n = 40$). Одноударные крики исполняются исключительно самцами казарок, практически всегда в горизонтальной позе. Интенсивность криков может быть различной, но обычно этот тип сигналов исполняется с наибольшей громкостью. Одноударные крики обычно организованы в серии.

Триумфальный крик самки (рис. 1,в). Этот гармонический сигнал со сложным рисунком частотной модуляции и значительной изменчивостью рисунка частотной модуляции внутри типа. Наиболее характерно ступенчатое нарастание или падение частоты, так что рисунок частотной модуляции может приобретать двувершинную форму. Глубина частотной модуляции незначительная -

Рис. 1. Акустические сигналы краснозобых казарок: а - двухударный крик (два сигнала); б - одноударный крик (три сигнала), в - антифональный дуэт во время триумфальной церемонии, состоящий из одноударных криков самца (отмечены звездочкой) и триумфальных криков самки, г - крики контакта. По оси абсцисс - секунды, по оси ординат - килогерцы

0,30 ± 0,03 кГц, остальные характеристики приведены в табл. 1. Этот крик характерен исключительно для самок, так же как одноударный - для самцов. Триумфальные крики почти всегда исполняются самкой в горизонтальной позе, но мы регистрировали их и от кормящихся или спокойно стоящих птиц. Этот крик крайне редко исполняется самкой самостоятельно, он практически всегда сочетается с одноударными криками самца при взаимодействиях триумфальной церемонии (см. ниже).

Крик контакта (рис. 1,г). Сигналы этого типа представлены узкополосными слабomodулированными звуками низкой частоты и небольшой длительности (табл. 1). Глубина частотной модуляции сигналов невелика ($\bar{x} = 0,24 \pm 0,05$ кГц, $n = 15$). Крики контакта — одни из наиболее обычных акустических сигналов — постоянно издаются казарками в течение всего года. Они сопровождают передвижения птиц, предшествуют попыткам полета, издаются при слабоинтенсивных агрессивных взаимодействиях. Эти крики часто регистрировались нами в тесных ночующих группах казарок. Птицы обычно издают крики контакта в спокойной позе, которая может перейти в вертикальную при нарастании беспокойства. Крики контакта через один ряд переходов связаны с двухударными криками, а через другой - с криками ужаса.

Крики ужаса (рис. 2,а,б). Сигналы этого типа формируют последовательность все более пронзительных криков со сложным незакономерным рисунком частотной модуляции. Длительность криков возрастает от 70-100 мс в начале до 500-700 мс в конце последовательности. Средняя длительность 17 криков ужаса превышает длительность двухударных более чем в 2 раза ($236 \pm 44,6$ мс); между криками ужаса и двухударными криками имеется ряд структурных переходов. В рисунке частотной модуляции этих сигналов характерно наличие частотно-модулированных и немодулированных участков, либо ступенчатое нарастание и падение основной частоты. Максимальная частота может достигать 2,4 кГц, но обычно не превышает 2,0—2,1 кГц. Глубина частотной модуляции отдельных сигналов колеблется от 0,3 до 1,6 кГц, обычно нарастая к концу последовательности, однако даже в сильно модулированных сигналах изменения частоты происходят плавно, без резких падений и подъемов. Крики ужаса издаются казарками в экстремальных ситуациях — когда одна птица неожиданно клюет или хватается за оперение другую, или при взятии казарки в руки человеком. При издавании этого крика все тело птицы напряжено, казарка часто дергается, вырывается, что может отчасти объяснить изменчивую структуру сигналов этого типа.

Посткопуляторные крики (рис. 2,в,г). Записаны нами только от одного самца, хотя мы неоднократно слышали их после спариваний в различных парах казарок. Сигналы этого типа представляют собой последовательность все более частотно-модулированных криков увеличивающейся интенсивности. За первоначальными практически немодулированными сигналами следуют длинные крики с двумя максимумами частоты — в начале и конце сигнала, затем происходит разделение таких сигналов на два, по форме напоминающих двухударные крики. Вслед за этим посткопуляторные крики переходят в двухударные. Длительности сигналов варьируют от 270-300 мс в начале, 420 мс в середине, до 100—120 мс в конце последовательности; максимальные частоты достигают 2,0-2,1 кГц, глубина частотной модуляции варьирует от 0,2 в начале до 1,1—1,3 кГц в середине и в конце серии. Посткопуляторные крики издаются самцом казарки только сразу после завершения копуляции, на воде, в вертикальной позе.

Шипение. К сожалению, нам не удалось качественно записать этот сигнал, поэтому он не представлен на рисунке. Однако структура этого широкополосного немодулированного или слабomodулированного сигнала не должна быть сложной. Мы регистрировали шипение при приближении к казаркам в тесном

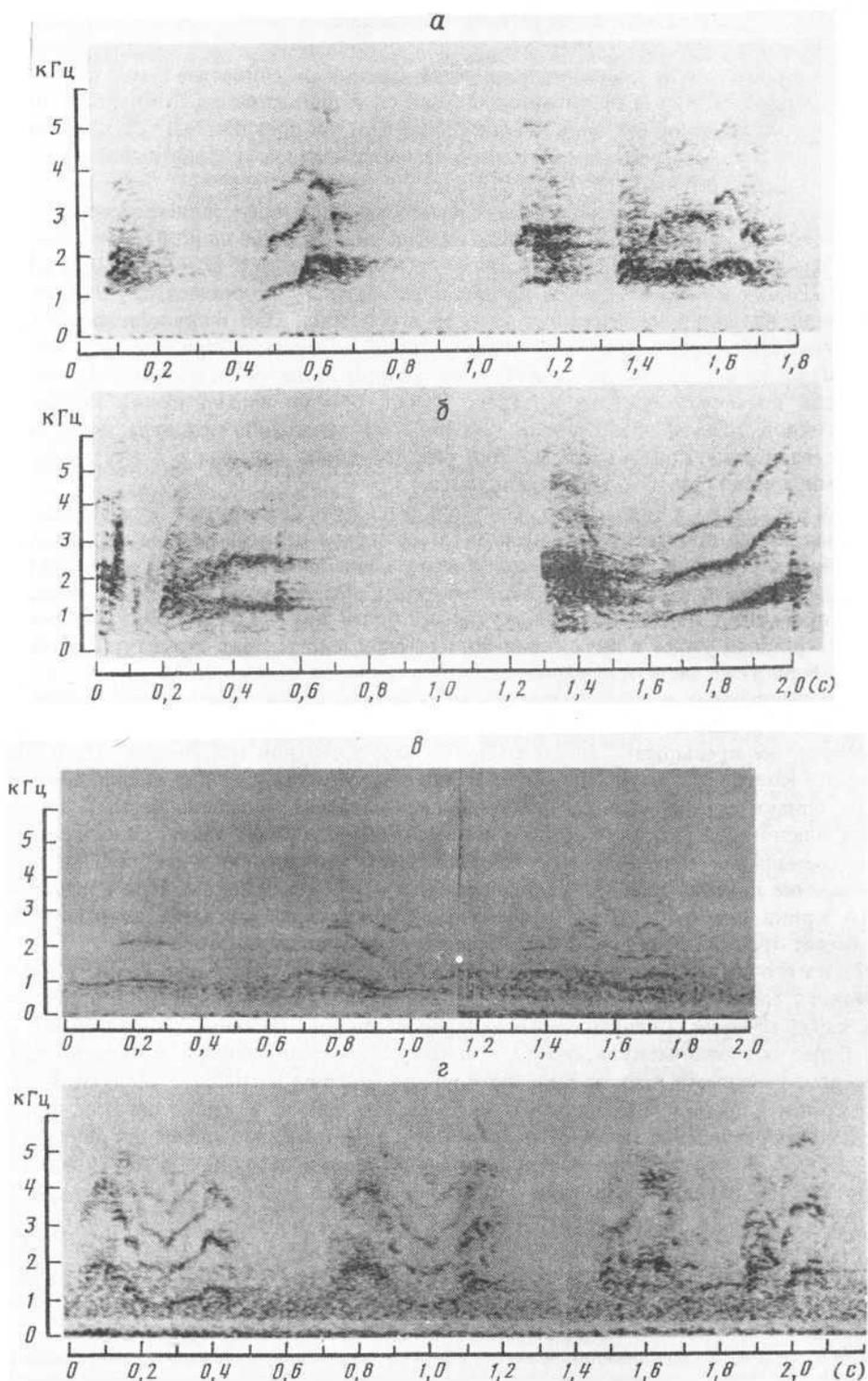


Рис. 2. Последовательности акустических сигналов краснозобых казарок: *a*, *б* - последовательность криков ужаса (*a* - начало, *б* - продолжение); *в*, *г* - последовательность криков при посткопуляторном взаимодействии (*в* - начало, *г* - продолжение). Обозначения как на рис. 1

помещении, когда они были лишены возможности убежать. С другой стороны, слабоинтенсивные шипящие звуки сопровождают подъем шеи и головы казарки в позе "шея вниз". Из-за отсутствия фактического материала мы не можем сопоставить и сравнить между собой два этих вида шипений в различных ситуациях.

ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТИ АКУСТИЧЕСКИХ СИГНАЛОВ (АКУСТИЧЕСКИЕ ЕДИНИЦЫ III УРОВНЯ)

Последовательности акустических сигналов краснозобых казарок неразрывно связаны с определенными комплексами двигательного поведения, что позволяет рассматривать их как элементы описанных выше структурно-функциональных классов. Вместе с тем и сами акустические последовательности имеют ряд структурных особенностей, позволяющих дробить общий акустический поток на ряд единиц III уровня. Ниже мы рассмотрим четыре такие последовательности сигналов.

Последовательность двухударных и одноударных криков. Сигналы этих типов постоянно сопровождают комплексы двигательного поведения саморекламирования в горизонтальной и вертикальной позах. Для последовательностей двухударных и одноударных сигналов характерна организация криков в ритмические серии. Количество сигналов в сериях может варьировать от нескольких единиц до нескольких десятков, в зависимости от продолжительности демонстраций. Двухударные сигналы издаются казарками практически только в вертикальной позе, одноударные - в горизонтальной, хотя возможны и нарушения этого правила, в основном при переходе от одной позы к другой (табл. 2).

Дуэтные крики при триумфальной церемонии. Вторая часть взаимодействия триумфальной церемонии у краснозобых казарок (кеклинг) сопровождается специфической последовательностью акустических сигналов самца (одноударные крики) и самки (триумфальные крики), складывающиеся в антифональный дуэт (рис. 1,в). Особенностью этой последовательности является то, что на каждый сигнал самца следует два сигнала самки. Оба партнера - в горизонтальных позах. Дуэтные крики пары казарок длятся не более 10—15 с;

Таблица 2

*Число совпадений поз и акустических сигналов
во время взаимодействий саморекламирования краснозобых казарок
(наблюдения за группой из 17 птиц, всего 22 ч 26 мин)*

Поза	Типы акустических сигналов						Крики отсутствуют		Сумма	
	двухударный крик		одноударный крик		крик контакта или триумфальный крик самки		n	%		
	n	%	n	%	n	%				
Вертикальная поза	n	944	—	130	—	53	—	73	—	1200
	%	78,7	86,3	10,8	7,8	4,4	21,4	6,1	76,0	100
Горизонтальная поза	n	147	—	1523	—	169	—	23	—	1862
	%	7,9	13,4	81,8	91,4	9,1	68,1	1,2	24,0	100
Прочие сос-тояния	n	3	—	13	—	26	—	—	—	42
	%	7,1	0,3	30,9	0,8	61,9	10,5	—	—	100
Сумма	n	1094	—	1666	—	248	—	96	—	3104
	%	—	100	—	100	—	100	—	100	—

затем они прерываются двухударными криками самца в вертикальной позе. Самка в этот момент молчит либо (редко) издает триумфальные крики. Сразу вслед за этим оба партнера вновь могут начать исполнение антифонального дуэта в горизонтальных позах. Такая смена вокализаций может происходить несколько раз, прежде чем птицы окончательно успокоятся.

Последовательность криков при посткопуляторном взаимодействии. Изменения структуры посткопуляторных криков в последовательности рассмотрены нами при описании этих сигналов. В конце последовательности посткопуляторные крики самца переходят в двухударные, к которым присоединяется самка. Оба партнера кричат в вертикальных позах.

Последовательность криков ужаса. Изменения структуры криков ужаса менее закономерны, чем посткопуляторных, однако последний крик последовательности почти всегда самый длительный, а глубина частотной модуляции сигналов возрастает от начала к концу. Последовательности этих криков не связаны с определенными позами, хотя им иногда предшествовали серии двухударных криков в вертикальной позе.

СРАВНЕНИЕ С БЛИЗКИМИ ВИДАМИ

Хотя наборы используемых криков у краснозобой и канадской казарок практически совпадают (Collias, Jahn, 1959; Cramp, Simmons, 1977), детальная структура известна лишь для некоторых вокализаций последнего вида (Murdinger, 1970; Radesater, 1974; Cramp, Simmons, 1977). В целом можно отметить, что крики краснозобых казарок гораздо звонче, чем у канадских и белошеких, более отчетливые и громкие. Это связано с большой величиной основной частоты акустических сигналов краснозобой казарки и с присутствием меньшего числа шумовых составляющих в криках. Для краснозобых казарок также характерно полное отсутствие вокальных трелей у взрослых птиц — в отличие от канадских, у которых трели используются как во время кеклинга, так и в качестве контактного крика (Radesater, 1974; Cramp, Simmons, 1977).

Развитие акустической сигнализации краснозобых казарок в онтогенезе подробно рассмотрено в статье Костина и Фокина (1986). Классификация сигналов взрослых особей, приводимая этими авторами, включает крики комфорта и дискомфорта; физические параметры последних близки к таковым криков контакта, выделяемых нами в репертуаре казарок. Структура брачных криков, представленных в их статье, соответствует выделенным нами двухударным, но приведенные длительности сигналов сильно разнятся (первый слог - 140—150 мс, второй - 320 мс; наши данные - табл.1). Длительность этих сигналов, приводимая Кремпом и Симмонсом (Cramp, Simmons, 1977), совпадает с нашими значениями (80-90 мс первый и 115-120 мс - второй слоги). Можно предположить, что такие различия связаны с искажениями сигналов при записи (эхо) либо при обработке их на спектроанализаторе (перегрузки), однако, возможно, что различия связаны с индивидуальными особенностями изученных птиц.

Как уже сообщалось, при описании поведенческого репертуара краснозобой казарки мы придерживались принципа иерархического соподчинения уровней поведенческой активности, позволяющего независимо рассматривать структуру и функцию отдельных поведенческих актов (Панов, 1978). Большинство исследователей, изучавших другие виды казарок, особое внимание уделяли функциональным связям и эволюционному происхождению поведенческих элементов, и не слишком строго подходили к классификации собственно элементов в том, что касается их структурной обособленности друг от друга (см. Radesater, 1974). Поэтому рассмотренные выше различия в репертуарах двигательного и акустического поведения краснозобой и других видов казарок, на наш взгляд, в первую

очередь связаны именно с различными подходами к его описанию. Однако существуют и некоторые не зависящие от способа описания различия в этограммах краснозобой и канадской казарок. Во-первых, это отсутствие у первого вида демонстраций визуально дистантной связи и развитие вместо нее акустической системы сигнализации, что может быть связано с различиями в гнездовой экологии этих двух видов. Во-вторых, это наличие позы "шея вниз" у краснозобых казарок, не описанной более ни у одного представителя рода *Branta*.

Учитывая различия в подходах к описанию поведения, мы решили подробнее остановиться на некоторых моментах примененного нами метода. Мы рассматривали лишь мотивационно обусловленные элементы поведения (Ильченко, 1988), не анализируя выраженность различных эмоциональных состояний в поведении казарок, поскольку это не входило в нашу задачу. Надо отметить, что проявление эмоциональных состояний у птиц (в самом общем случае — уверенности и неуверенности в своих действиях) крайне трудно поддаются изучению из-за меньшей, чем у млекопитающих, выразительности их облика. К примеру, Радезатер (Radesater, 1974), подробно описавший поведенческий репертуар канадской казарки, лишь для прямой (upright) позы смог показать различия в структуре при явной агрессивной тенденции или испуге.

Другая проблема связана с тем, что разные исследователи по-разному подразделяют поток поведения на уровни. Этот, казалось бы, чисто методический вопрос имеет важное значение, поскольку определяет функциональную значимость отдельных единиц поведения. Панов (1978), первым на примере птиц применивший метод подразделения потока поведения на ряд иерархически соподчиненных уровней, определяет единицу II уровня как "позу", а III — как "взаимодействие". В более поздней работе, изучая поведение одичавших ослов, он выделил в качестве самостоятельного промежуточного уровня "контакт", характеризующийся как "мимолетные или относительно кратковременные взаимодействия" (Панов, Зыкова, 1985). Аналогичного подхода придерживались и мы в своем исследовании.

Однако в работах, выполненных на грызунах и пищуках (Проскурина, Смирин, 1987; Ильченко, 1988; Попов, 1988) отдельные позы животных были описаны не только через конфигурацию элементов первого уровня, но и через ориентацию партнеров по отношению друг к другу, через направленность отдельных частей тела на туловище оппонента и т.д. Таким образом, поза в понимании этих исследователей содержит многие элементы контакта в терминологии Панова (Панов, 1978; Панов, Зыкова, 1985). Такая особенность подхода позволяет авторам говорить о функциональной обусловленности отдельных поз (Проскурина, Смирин, 1987; Ильченко, 1988).

В марте 1989 г. О.Г. Ильченко, Н.С. Проскурина, С.В. Попов и автор этой статьи обсудили причины различий в результатах применения одного и того же метода описания поведения. По общему мнению, в основном они были связаны с систематической принадлежностью объекта работы к птицам или млекопитающим. Во-первых, строение последних таково, что отдельные части их туловища обладают гораздо большим числом степеней свободы по сравнению с птицами, что определяет гораздо большую изменчивость и меньшую стереотипность двигательных комбинаций. В силу этого в поведении млекопитающих гораздо труднее выделить набор поведенческих элементов, основываясь лишь на конфигурации тела, без рассмотрения его ориентации в пространстве относительно партнера. Во-вторых, у птиц мы неоднократно наблюдали демонстративное поведение, проявляющееся без определенной адресации, как бы в "пустоту", чего практически не встречалось у исследованных видов млекопитающих, поведение которых всегда было направлено на партнера или определенный предмет (например, маркирование грунта брюшной железой у песчанок).

На наш взгляд, обсуждаемые различия в выделении отдельных уровней по-

ведения не носят принципиального характера, поскольку важна суть метода (неперекрываемость различных уровней), а не частности его практического приложения. Однако задача определения и обоснования границ отдельных уровней поведения является первоочередной для каждого исследователя, приступающего к изучению поведенческого репертуара какого-либо вида животных.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Володин И.А., 1990. Поведенческий репертуар краснозобой казарки (*Rufibrenta ruficollis* Pall.) . 1. Двигательное поведение // Зоол. ж., 69, 9, 57-66.
- Ильченко О.Г., 1988. К вопросу о способах дробления поведенческого потока // Коммуникативные механизмы регулирования популяционной структуры у млекопитающих. М., 42-45.
- Костин И.О., Фокин С.Ю., 1986. Развитие акустической сигнализации у краснозобой казарки в онтогенезе // Орнитология, 21, 69-76.
- Панов Е.Н., 1978. Механизмы коммуникации у птиц. М.: Наука, 1-304.
- Панов Е.Н., Зыкова Л.Ю., 1985. Структура популяции и поведение одичавших ослов *Equus asinus* на острове Огурчинский (Каспийское море). 2. Репертуар коммуникативных сигналов и типологизация взаимодействий // Зоол. ж., 64, 6, 906-914.
- Попов С.В., 1988. Специфика внутривидовых взаимоотношений трех видов песчанок рода *Meriones*. Автореф. канд. дис. М., 1-22.
- Проскура Н.С., Смирин В.М., 1987. Формы внутривидовых взаимодействий даурской пшухи // Бюлл. МОИП, сер. биол. 92, 4, 12-21.
- Collias N.E., John L.R., 1959. Social behavior and breeding success in Canada geese (*Branta canadensis*) confined under seminatural conditions // Auk, 76, 478-509.
- Cramp S., Simmons K.L.E., 1977. The bird of the western Palearctic, 1. Oxford: Univ. Press, 1-722.
- Radesater T., 1974. Form and sequential associations between the triumph ceremony and other behaviour patterns in the Canada goose (*Branta canadensis*) // L. Ornith. Scand., 5, 87-101.
- Wurdinger I., 1970. Erzeugung, Ontogenie und Funktion der Lautausserungen bei vier Gansarten (*Anser indicus*, *A. caeruleus*, *A. albifrons* und *Branta canadensis*) // Z. Tierpsychol., 27, 257-302.

Московский зоопарк

Поступила в редакцию
24 апреля 1989 г.

BEHAVIOR REPERTOIRE OF *RUFIBRENTA RUFICOLLIS* (ANSERIFORMES, ANATIDAE)

2. ACOUSTIC BEHAVIOR

I. A. VOLODIN

Zoological Garden of Moscow

Summary

The repertoire of behavior acts is described as a system of nonoverlapping levels arranged hierarchically. A structure is considered of 7 types of acoustic signals and, respectively, 4 behavior sequences formed on their basis. The method is discussed of hierarchical behavior description (Panov, 1978) as applied to mammals and birds. The main differences are due to the fact that mammals are less stereotypic and have no undirected locomotion reactions compared to birds.