

М И Н И С Т Е Р С Т В О К У Л ь Т У Р ы С С С Р

С О В Е Т П О К О О Р Д И Н А Ц И Д Е Я Т Е Л ь Н О С Т И З О О П А Р К О В С С С Р
П Р И У П Р А В Л Е Н И И М У З Е Е В
М И Н И С Т Е Р С Т В А К У Л ь Т У Р ы С С С Р

М О С К О В С К И Й О Р Д Е Н А Т Р У Д О В О Г О К Р А С Н О Г О З Н А М Е Н И
З О О Л О Г И Ч Е С К И Й П А Р К

Н А У Ч Н ы Е И С С Л Е Д О В А Н И Я В З О О Л О Г И Ч Е С К И Х П А Р К А Х

В Ы П У С К 1

М о с к в а 1 9 9 1 г .

**ОБОРОНИТЕЛЬНОЕ ПОВЕДЕНИЕ И ВОКАЛИЗАЦИИ АНДСКОГО КОНДОРА
(VULTUR GRYPHUS) В НЕВОЛЕ**

И.А. Володин, И.С. Сметанин
Московский зоопарк

Введение.

Андский кондор содержится и успешно размножается во многих зоопарках мира /14, 17, 23, 24, 33/. Подробных исследований поведения этих птиц в природе не проводилось, однако, ряд интересных наблюдений был сделан в зоопарках. Пульсен /30/ подробно описал формы индивидуального поведения, половое и агонистическое поведение андских кондоров; Витсон и Витсон /37/ дополнили его данные по брачным демонстрациям у этого вида. В работе Кейли и Больвига /18/ был сделан подробный сравнительный анализ демонстраций ухаживания и угрозы; проведено сравнение с поведением близких видов птиц. Джост /23/ описал развитие и поведение птенцов андских кондоров.

Как видно, основное внимание авторы уделили описанию полового поведения и демонстраций угрозы; остальные формы поведения андских кондоров, в частности, оборонительное, практически не изучались. Это связано с тем, что почти все наблюдения проводились за формированиями парами птиц, длительное время сидящими совместно, у которых не было агрессии по отношению друг к другу. Все описания демонстраций угрозы сделаны на основе наблюдений за агрессивными реакциями птиц по отношению к служителям или наблюдателям /18, 30/.

Несмотря на то, что все исследователи упоминают о разнообразных

звуках, издаваемых андскими кондорами, до сих пор нет ни одной работы, посвященной описанию структуры акустических сигналов этого вида. Надо отметить, что из всех американских грифов только для королевского (*Sarcoramphus papa*) известна структура некоторых вокализаций /35/. Акустический репертуар других видов практически не изучен.

Целью нашей работы было описать поведение и вокализацию андских кондоров во время агонистических взаимодействий, а также рассмотреть изменчивость некоторых параметров акустических сигналов в связи с напряженностью таких взаимодействий между птицами.

Материал и методы.

Материал был собран в Московском зоопарке во время работы по формированию пары андских кондоров с 28 ноября по 27 декабря 1985 г. В работе были использованы три взрослых андских кондора: самка, прибыла в зоопарк в 1985 г. из Аргентины, отловлена в природе; самец А, содержится в Московском зоопарке с 1958 года; самец Б, поступил из зоопарка Кракова в 1985 году. Все три птицы содержались порознь в примыкающих друг к другу вольерах размером 7,0 x 6,0 x 4,5 м каждая. Самка сидела между двумя самцами и могла визуальнo общаться с ними через разделяющую решетку.

Всего было проведено 10 опытов по подсадке самки к самцу А и 2 опыта по подсадке самки к самцу Б. Ссаживания с самцом Б производились сразу же после прекращения опыта с самцом А. Продолжительность каждого ссаживания - от 5 до 30 мин., обычно - 20-25 мин. Интервалы между опытами - от 1 до 7 дней. До начала работы птицы не соединялись. После разъединения кондоров наблюдатель каждый раз одинаковым образом подходил к самке (в ее клетке) с расстояния в 5-7 метров до минимально допустимого - 1 метр.

Запись акустических сигналов производилась на магнитофон "Репортер-5п" микрофоном МКЭ-2. Наблюдатель находился либо в клетке с соединенными птицами, либо в соседней, стараясь как можно меньше влиять на поведение кондоров. На этот же магнитофон наблюдатель наговаривал все значимые изменения в поведении птиц (начало сближений, взаимные демонстрации партнеров и т.п.).

Обработка всех записанных акустических сигналов производилась на динамическом спектрографе "Спектр-1" СКБ "Биоприбор"; часть материала была проанализирована на сонографе фирмы "Kay Electric", модель 7026 А (ширина фильтров - 45 и 150 кГц) на кафедре зоологии позвоночных Биофака МГУ. Пользуясь случаем, авторы благодарят сотрудников кафедры В.В. Корбута, А.А. Никольского, Г.Н. Симкина, М.Е. Соловьева, Н.А. Формозова за предоставленную возможность обра-

ботки материала и помощь в обсуждении полученных результатов.

Всего нами было проанализировано 899 акустических сигналов. Временные характеристики всех сигналов, а также интервалы между ними подсчитывались по спектрограммам; частотные характеристики получали из анализа сонограмм 38 акустических сигналов. Сравнение средних значений параметров сигналов из разных ситуаций осуществлялось по t - критерию Стьюдента. Различные процентные соотношения оценивались по непараметрическому U - критерию Уайта для сравнения долей I/I' . Рисунки поз андских кондоров выполнены по фотографиям, сделанным во время опытов.

Результаты.

Позы андских кондоров при агонистических взаимодействиях

Во всех опытах инициаторами агонистических взаимодействий выступали исключительно самцы, а реципиентом постоянно была самка. Поэтому угрожающие позы мы наблюдали только у самцов, а защитные позы - у самок. Однако мы считаем возможным описать их как характерные для вида в целом, поскольку структура большинства поз андских кондоров практически идентична у обоих полов /18/.

Поза угрозы (рис. 1 в). Угрожающая птица стоит, опустив шею и голову под углом 45° к земле; клюв направлен вертикально вниз и слегка приоткрыт. Перья на спине между крыльями слегка приподняты. Шея не выступает из перьевого воротничка далее обычных пределов. Крылья несколько отведены от тела и расположены вертикально вдоль боков туловища. Никакими акустическими сигналами эта поза не сопровождалась.

Чаще всего угроза производилась в 1,5-2 м от оппонента, причем угрожающая птица занимала боковую ориентацию по отношению к нему, демонстрируя изогнутую вниз крючком переднюю часть тела. Иногда мы наблюдали патрулирование - самец ходил в позе угрозы взад-перед мимо сидящей в углу самки. При усилении напряженности поза угрозы переходила в предатаку.

Предатака (рис. 1 б). Передняя часть туловища угрожающей птицы приподнималась, голова сначала была направлена вертикально вниз, затем занимала горизонтальное положение. Шея была несколько выдвинута из перьевого воротничка и S -образно изогнута; цвет ее становился красным от прилившей крови. Клюв был направлен на оппонента и раскрыт, крылья расправлены и удерживались над туловищем параллельно земле. Эта поза сопровождалась боковым или фронтальным движением в сторону самки с расстояния не более 1 м и часто предшествовала атаке. Никаких звуков у кондоров в этой позе нами не отмечено.

Атака (рис. 1 а). Атакующий самец бежал в сторону самки, помогая

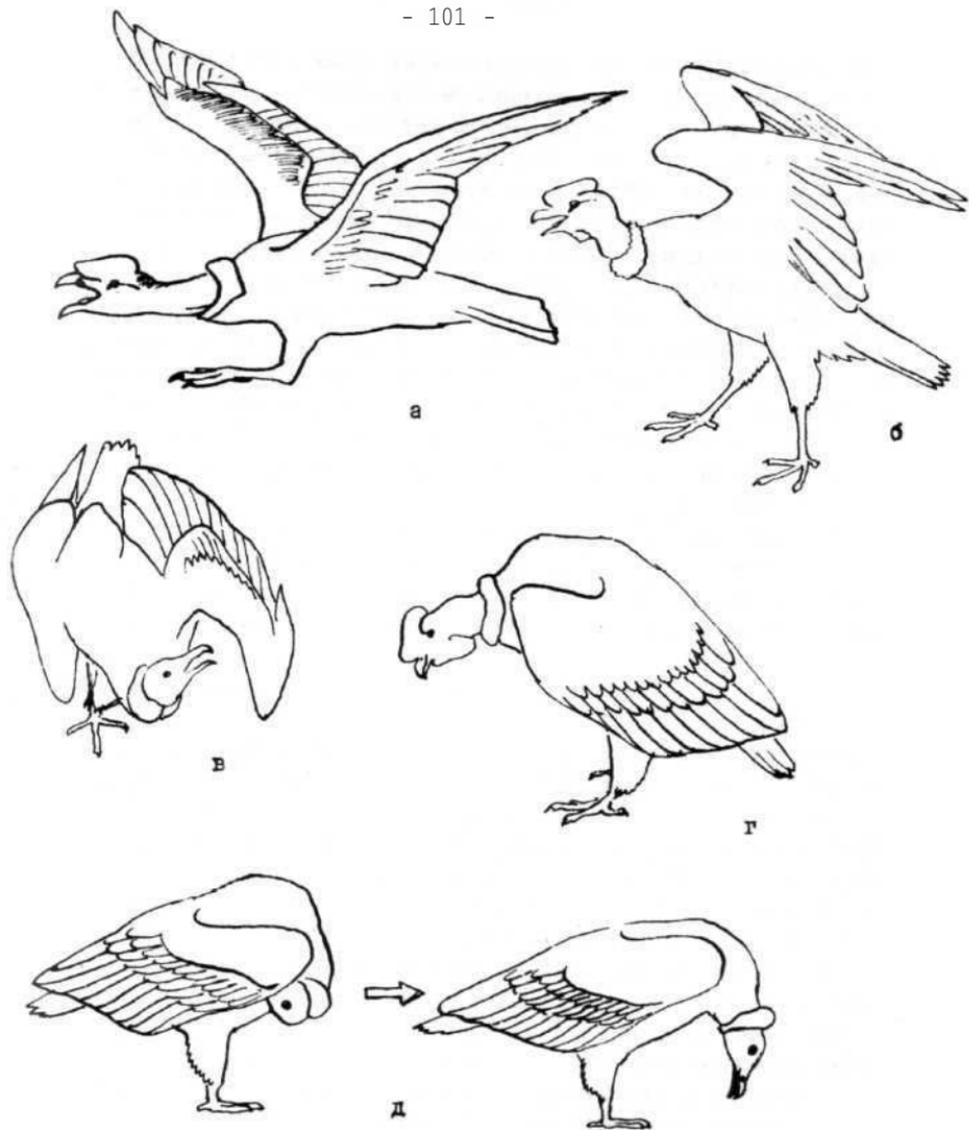


Рис. 1. Позы андских кондоров при агонистическом поведении:
а - атака; б - предатака; в - поза угрозы; г - оборотительная поза; д - поза "голова вниз".

себе крыльями, полностью вытянув вперед красную от прилившей крови шею и широко открыв клюв. Крылья были раскрыты и подняты над туловищем. Криков не было. Иногда непосредственно в момент броска кондор подлетал и опускался на самку сверху, вытянув в ее сторону голову с раскрытым клювом. Атака завершалась либо дракой кондоров клюв в клюв, либо, если самка убегала, поимкой ее за крыло или за хвост. Ноги в драках кондоров практически не использовались.

Оборонительная поза (рис. I г). Птица стояла на полусогнутых ногах, приподняв заднюю часть тела и касаясь зобом земли. Шея была согнута и подобрана под туловище, голова втянута в плечи, клюв раскрыт и направлен на противника (часто снизу вверх). Крылья были отведены от тела и удерживались под небольшим углом к земле. Эта поза часто демонстрировалась самкой в углу клетки, и создавалось впечатление, что обороняющаяся птица стремится занять как можно меньше места, полностью задвигаясь в угол.

Оборонительная поза была характерна для самки в ответ на угрозу или предатаку самца. Характерной вокализацией самки в этой позе были серии коротких шипений, либо одиночные длинные шипения в те моменты, когда напряженность взаимодействия ослабевала (описание акустических сигналов смотри ниже).

Поза "голова вниз" (рис. I д). В этой позе самка стояла или лежала, повернувшись боком к угрожающему самцу. Шея была в разной степени изогнута вниз под туловище; перья на передней части спины приподняты, клюв часто упирался в область грудины или голова целиком поворачивалась под отогнутое крыло. Из этой позы следовали резкие выпады головой и шеей в сторону оппонента, после которых голова возвращалась в прежнее положение, под защиту крыльев и туловища. Выпады практически всегда сопровождались долгими шипениями, причем самка начинала издавать их еще до начала выпада. Клюв во время шипений был открыт, во рту виден толстый желтый язык. Кроме длинных шипений в этой позе самка также издавала урчания, и в небольшом количестве короткие шипения. Поза "голова вниз" часто наблюдалась у самки после многочисленных атак самца в те моменты, когда он находился на значительном расстоянии от нее. Агрессивные выпады клювом были направлены в его сторону, или, иногда, в сторону наблюдателя, если тот подходил слишком близко.

Акустические сигналы

Все акустические сигналы андских кондоров были записаны нами от самки в ситуациях оборонительного поведения. На основе структурных особенностей мы подразделили сигналы на три типа: короткие шипения,

длинные шипения и урчание. Поскольку все сигналы были записаны от единственной птицы, наше описание не учитывает возможной индивидуальной изменчивости криков.

Короткие шипения (рис. 2 а) - широкополосный сигнал с частотой заполнения до 4-4,5 кГц и небольшой длительностью $103,8 \pm 0,61$ мс ($n=491$). Основная частота сигнала расположена в области $0,9 \pm 0,03$ кГц ($n=21$). На шумовой сигнал наложены 2-3 тональных компоненты, являющиеся гармониками основной частоты. Частотная модуляция отсутствует. Короткие шипения часто организованы в ритмические последовательности (серии) от 2-3 до нескольких десятков подряд.

Длинные шипения (рис. 2 б) - широкополосный сигнал с частотой заполнения до 4-4,5 кГц, с наложенными на него гармоническими составляющими. Длительность варьирует от 200 до 3000 мс ($x = 834,7 \pm 34,1$ мс, $n=288$). Основная энергия сигнала сосредоточена на частоте $0,93 \pm 0,05$ кГц ($n=10$). На сонограммах просматривается до 3-5 гармоник; обычно нечетные гармоники (третья, пятая) выражены отчетливее четных. На протяжении сигнала иногда наблюдается перераспределение энергии между гармониками. Длинные шипения - практически монотонные сигналы; максимальная глубина частотной модуляции не превышает 0,3 кГц; изменения основной частоты происходят очень плавно.

Урчания (рис. 2 в) - монотонный низкочастотный гармонический сигнал. Основная частота - $0,275 \pm 0,015$ кГц ($n=7$), длительность широко варьирует от 150 до 3100 мс ($x = 1233,3 \pm 66,5$ мс, $n=120$). На сонограммах просматривается до 6 гармоник; максимум энергии обычно сосредоточен в области основной частоты. Частотная модуляция практически не выражена, частота может повышаться или понижаться в пределах 0,1 кГц по всей длине сигнала. Как и в длинных шипениях, возможно перераспределение энергии между гармониками, когда доминантная частота сосредоточена на второй-третьей гармониках.

Урчания часто следуют непосредственно за длинными шипениями, или предшествуют им, без временного промежутка. В нашем случае из 120 зарегистрированных урчаний лишь 30 (25%) напрямую не связаны с длинными шипениями. Чем вызвана эта связь - неясно. Интересно, что длительность длинных шипений, связанных с урчаниями, достоверно меньше, чем шипений, не связанных с ними ($x = 506 \pm 26,0$ мс, и $1010 \pm 45,5$ мс соответственно, $p < 0,01$, t - критерий).

Ситуативная изменчивость акустических сигналов

Для выяснения зависимости между структурой акустических сигналов и ситуациями, в которых они регистрировались, все многообразие событий во время опытов на основе оценки двигательного поведения кондо-

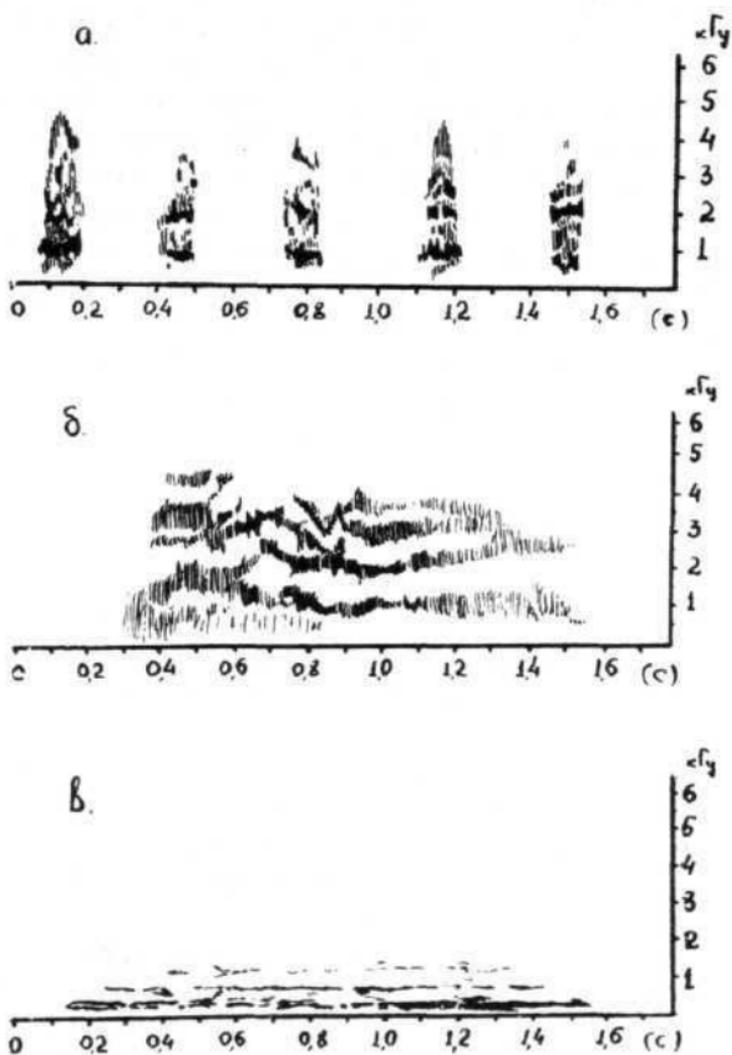


Рис. 2. Акустические сигналы андских кондоров: а - короткие шипения; б - длинное шипение; в - урчание.

ров было условно разделено на три ситуации. Ситуации характеризовались различной напряженностью взаимоотношений между партнерами.

Ситуация 1. Приближение самца с явно агрессивными намерениями (с момента начала приближения), закончившееся либо атакой его на самку, либо бегством самки, в результате которого последовала драка между птицами. В этой ситуации для самки было характерно стремление отдалиться от самца, забиться в угол в оборонительной позе или убежать. Однако при приближении самца на минимальную дистанцию, предшествующую атаке, самка могла делать резкие выпады клювом (из оборонительной позы) в его сторону в ответ на его движения. За исключением единственного, все акустические сигналы, записанные в этой ситуации, были короткими шипениями, почти всегда организованными в серии различной длительности (табл. 1).

Ситуация 2. Она включает приближения самца, не закончившиеся дракой (проход мимо, либо остановка его в нескольких метрах от самки), или патрулирование - нахождение самца в 2-4 м от самки с периодическими перемещениями около нее без сокращения расстояния. Эта ситуация может перейти в подход с дракой (ситуация 1), либо самец может отойти на значительное расстояние (ситуация 3). В этой ситуации у самки регистрировались как оборонительные позы, так и поза "голова вниз", причем характер их проявления зависел от конкретных действий угрожающей птицы. По сравнению с ситуацией 1, в ситуации 2 меньше доля коротких шипений и больше длинных (табл. 2). Количество зарегистрированных урчаний незначительно (табл. 1).

Ситуация 3. Самец находится на большом расстоянии от самки (не ближе 4-5 м) и практически не обращает на нее внимания. Самка испугана либо предшествующей агрессией со стороны самца, либо возбуждена самим фактом присутствия в его клетке. В этой ситуации напряженность взаимоотношений между партнерами была наименьшей. У самки появлялись попытки выбраться из клетки самца; возникали агрессивные действия, направленные против наблюдателя, либо адресованные в пустоту. Наиболее типичная поза самки в этой ситуации - "голова вниз". Для этой ситуации было характерно максимальное количество урчаний и значительное количество длинных шипений (табл. 1, 2).

Кроме этих трех ситуаций, связанных между собой последовательными переходами, в качестве ситуации 4 мы выделяли приближения наблюдателя к самке в ее клетке после окончания каждого опыта. Самка активно угрожала приближающемуся наблюдателю: не убегала от него, а делала активные выпады клювом в его сторону. Однако между выпадами голова самки часто прикрывалась туловищем или крылом, т.е., налицо была не-

Таблица 1

Встречаемость сигналов разных типов в различных ситуациях

Типы акустических сигналов	Ситуации				Сумма
	1	2	3	4	
короткие шипения	100	299	64	28	491
%	99,0	90,6	18,7	22,2	
длинные шипения	1	27	183	77	288
%	1,0	8,2	53,5	61,6	
урчания	-	4	95	21	120
%		1,2	27,8	16,7	
все сигналы	101	330	342	126	899
%	100,0	100,0	100,0	100,0	

Таблица 2

Сравнение ситуаций по встречаемости сигналов разных типов (U - критерий)

Типы акустических сигналов	Сравнимые пары ситуаций		
	1 - 2	2 - 3	3 - 4
короткие шипения	>*	>*	нед.
длинные шипения	<*	<*	нед.
урчания	нед.	<*	>*

* - $p < 0,01$

** - $p < 0,05$

Знак "больше" означает достоверное преобладание доли сигналов данного типа в первой из пары сравниваемых ситуаций, знак "меньше" - во второй.

которая неуверенность в своих действиях. Эта ситуация отличалась от ситуации 3 лишь меньшим количеством урчаний; преобладание длинных и коротких шипений было недостоверным (табл. 1, 2).

Пытаясь оценить внутреннее состояние самки кондора в различных ситуациях, в качестве измеряемых параметров мы выбрали три "центральных состояния" - уверенность в себе, страх и агрессивность. В задачу нашей работы не входит установление зависимостей между этими состояниями и анализ каждого из них. Вопросы взаимосвязи между этими переменными подробно рассмотрены в обзоре Хайнда /12/ на стр. 360-377. Однако, хотя эти три состояния связаны между собой причинно-следственными связями, т.е., они не являются независимыми переменными, тем не менее, мы можем предположить, что преобладающее влияние каждого из этих состояний на поведение животного должно проявляться в наборе специфических двигательных и акустических реакций /38/.

Ниже мы попытаемся оценить внутреннее состояние самки кондора в различных выделенных нами ситуациях через проявляемые ею последовательности движений.

Увеличение напряженности взаимоотношений между партнерами от 3-й до 1-й ситуации вызывает у самки усиление состояния страха перед агрессивно настроенным партнером и одновременное снижение уверенности в собственных действиях. Максимальное проявление страха (ситуация 1) может сопровождаться индуцированной этим состоянием прямой агрессией по отношению к угрожающему самцу, которая никогда не встречается в ситуациях 2 и 3. Качественно отличающаяся от первых трех, ситуация 4 характеризуется максимальной уверенностью самки в своих действиях, минимальным уровнем страха и повышенной агрессивностью птицы. В силу несравнимости условий, мы не можем рассматривать ситуацию 4 в одном ряду с первыми тремя. В первом случае самка находилась в своей клетке, во втором - в клетке самца; в одном случае к ней приближался угрожающий самец, в другом - стимулом был человек, которого она явно меньше боялась. Однако, основываясь на двигательных реакциях птицы, мы считаем, что состояние самки в ситуации 4 в наибольшей степени было близко таковому в ситуации 3. В силу этого мы проводили попарное сравнение характеристик акустических сигналов, записанных в ситуации 4, с сигналами самки в ситуации 3.

На рис. 3 приведено распределение длительностей шипений и урчаний, на рис. 4 - длительностей интервалов между сигналами и периодов следования сигналов в разных ситуациях. Результаты статистического сравнения приведены в таблице 3.

Как видно из таблицы, средняя длительность шипений увеличивается

от ситуации 1 к ситуации 4, а периоды следования звуков и интервалов между ними - наибольшие в ситуации 3. Закономерности в изменении длительности урчаний между ситуациями выражены не столь явно.

Таблица 3

Сравнение ситуаций по средней длительности сигналов, интервалов между ними и периодов следования сигналов (t - критерий)

Параметры	Сравниваемые пары ситуаций		
	1 - 2	2 - 3	3 - 4
длительность шипений	<*	<*	<*
длительность урчаний	-	<*	нед.
интервалы между сигналами	<*	<*	>**
периоды следования	<<*	<*	>**

* $p < 0,01$

** $p < 0,05$

Знак "больше" означает достоверно большую среднюю длительность данного параметра в первой из пары сравниваемых ситуаций, знак "меньше" - во второй.

Резюмируя все вышеизложенное, мы можем отметить, что увеличение напряженности агонистических взаимоотношений кондоров ведет к уменьшению длительности оборонительных сигналов, сокращению периодов следования и интервалов между отдельными сигналами, организации сигналов в ритмические последовательности. При уменьшении напряженности звуки, наоборот, становятся более длительными, происходит увеличение периодов следования и интервалов между оборонительными сигналами.

Обсуждение

Позы при агонистических взаимодействиях

Андские кондоры - весьма агрессивные птицы, и процесс формирования пары сопровождается многочисленными драками между партнерами /33/. Однако, как уже упоминалось, большинство исследователей наблюдали за сформированными парами кондоров, поэтому угрожающие демонстрации птиц были адресованы, в основном, людям. /18, 30/.

Данное нами описание поз андских кондоров при угрозе и атаке хорошо совпадает с таковым Кейли и Больвига /18/, Джост /26/ упоминает, что андские кондоры во время драк со сложенными крыльями бьют друг друга ногами в грудь, однако наши самцы крайне редко применяли

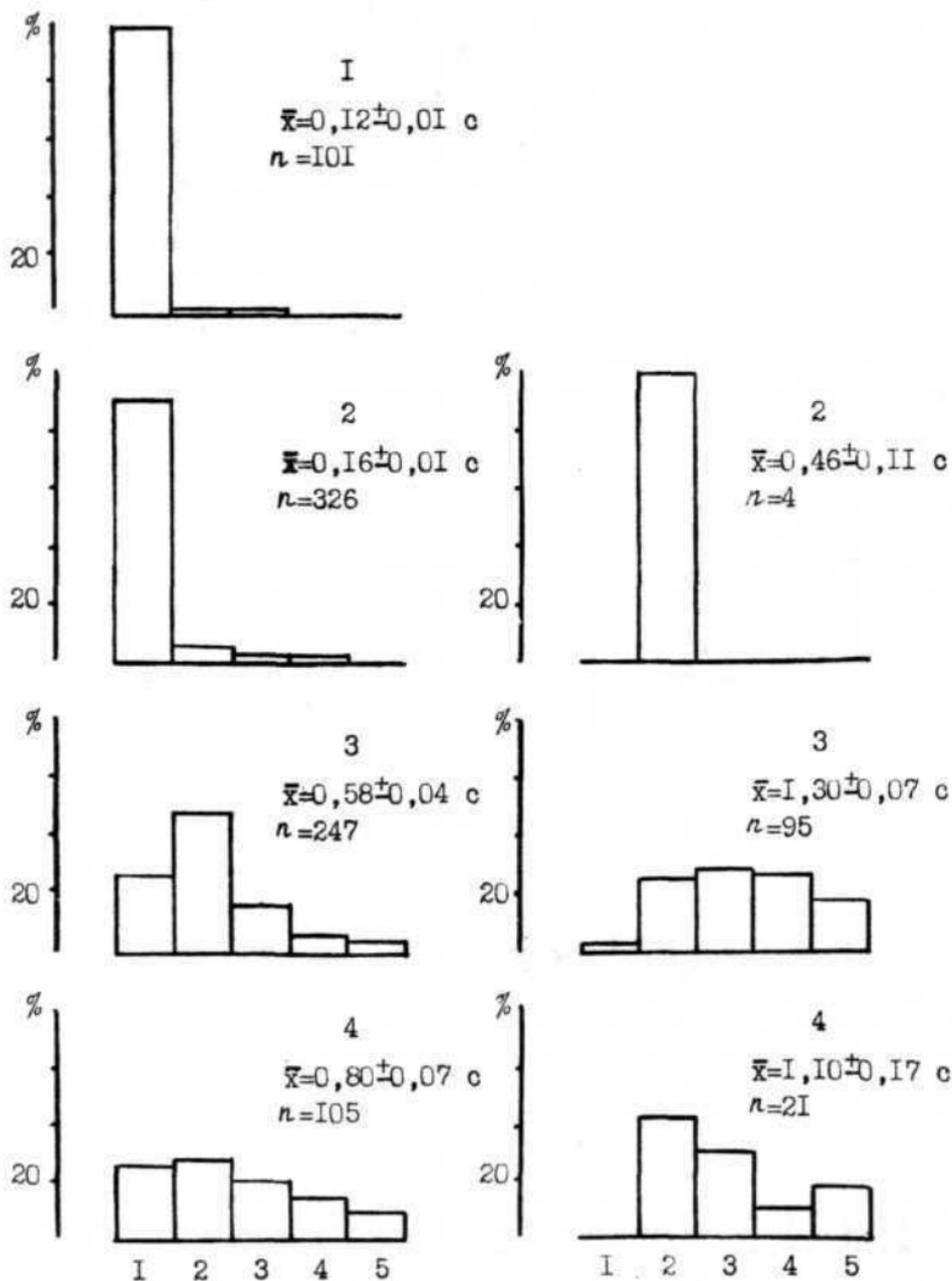


Рис. 3. Распределение длительностей шипений и урчаний самки кондора в зависимости от ситуации (1-4). Классовые интервалы: I - < 0,15 с; 2 - 0,2-0,75 с; 3 - 0,8-1,35 с; 4 - 1,4-1,95 с; 5 - > 2,0 с.

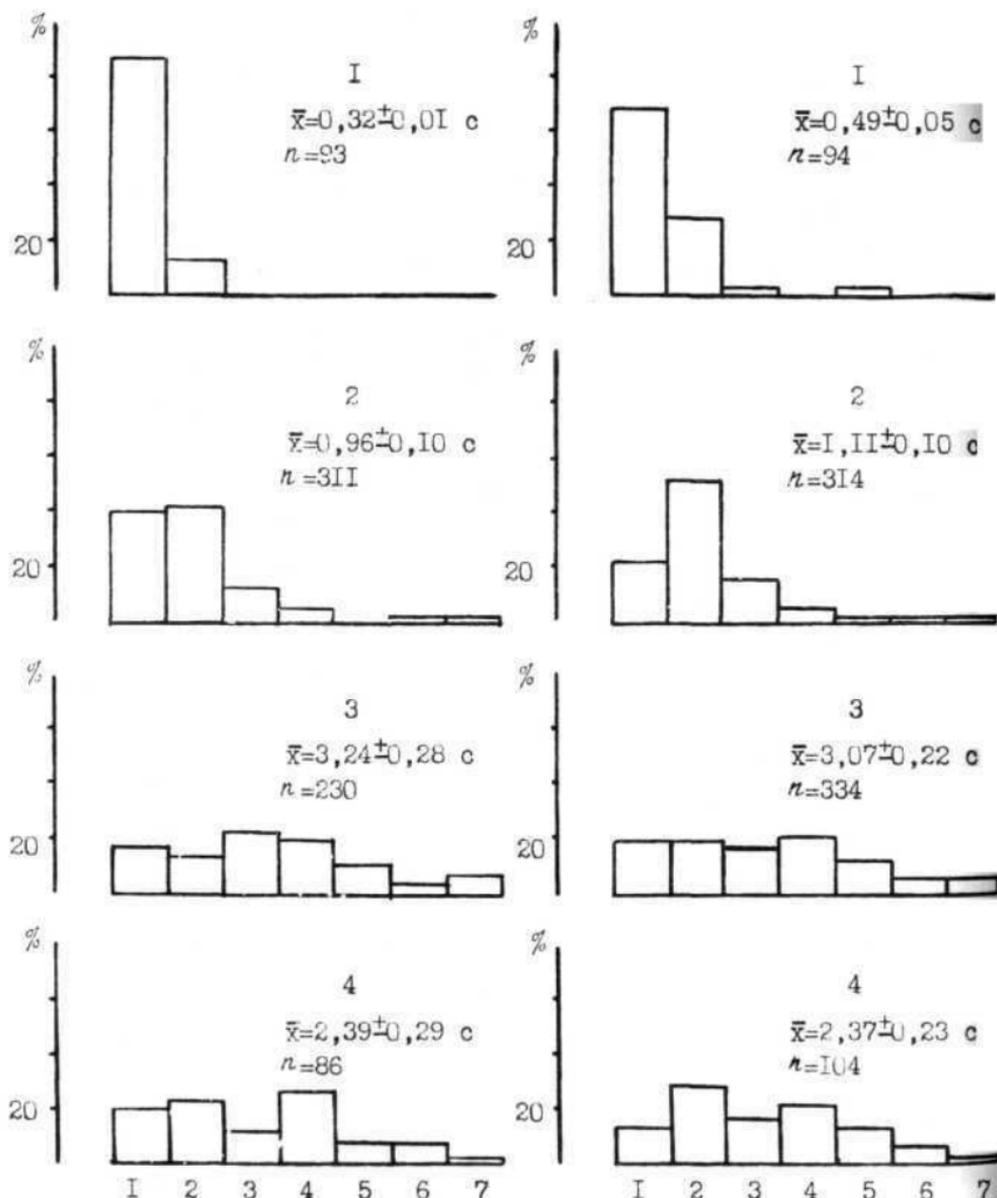


Рис. 4. Распределение длительностей интервалов между сигналами и периодами следования сигналов в зависимости от ситуации (1-4). Классовые интервалы: I - $< 0,4$ с; 2 - $0,45-1,0$ с; 3 - $1,05-2,0$ с; 4 - $2,05-4,0$ с; 5 - $4,05-6,0$ с; 6 - $6,05-10,0$ с; 7 - $> 10,0$ с.

ноги, но постоянно хватали преследуемую самку клювом. Пульсен /30/, подчеркивая сходство поз угрозы и ухаживания, сообщает, что в позе угрозы кондоры "поднимаются с распростертыми крыльями и шипят с открытыми клювами". Мы не отмечали подобного поведения у наших птиц.

Интересно рассмотреть возникновение позы "голова вниз". У птенцов некоторых хищных птиц наблюдаются действия, сходные с описанным выше паттерном поведения андских кондоров. Так, птенец калифорнийского кондора (*Gymnogyps californianus*), угрожая человеку, "удерживает свою голову низко перед телом, открывает клюв и вытягивает язык, выпрямляет межлопаточные перья, поднимает жабо (когда эти перья имеются) и издает шипение-ворчание" /25, стр. 117/. Сходное поведение Кейли и Больвиг /18/ отмечали у птенцов грифов-индеек (*Cathartes aura*). Эллис /19, стр. 31/ описывает похожую позу "голова-вниз-распластавшись" (*head-down-crouch*) у молодых беркутов (*Aquila chrysaetos*) в ответ на агрессию партнеров по гнезду, а у взрослых птиц - на приближение человека. Птенца, принявшего такую позу, прекращали атаковать.

Обсуждая особенности структуры защитного поведения, Кейли и Больвиг /18/ делают вывод о сходстве и вероятной эволюционной связи демонстраций угрозы у птенцов и ухаживания у взрослых андских кондоров. В позах ухаживания кондоры поднимаются почти вертикально с распростертыми крыльями и шеей, согнутой вниз под туловище. Клюв направлен вниз и иногда слегка вовнутрь. Наши данные свидетельствуют, что в несколько измененной форме - в сочетании с резкими выпадами клювом в сторону оппонента - эта птенцовая демонстрация угрозы сохранилась и у взрослых птиц. По-видимому, и в случае ухаживания, и в случае позы "голова вниз" определяющим является конфликт между сдерживаемой атакой и подавлением ее посредством индуцированных страхом стимулов. Возможно, в обоих этих случаях использование поз, имеющих "ювенильную" окраску, может способствовать снижению агрессивности партнеров по взаимодействию.

Акустические сигналы

Все авторы, наблюдавшие за поведением андских кондоров, упоминают о разнообразных звуках, издаваемых как самцами, так и самками в различных ситуациях, однако они приводят лишь словесные описания этих звуков. Так, во время демонстраций ухаживания Пульсен /30/ слышал гортанные кудахтающие звуки самца, Штин /14/ называет их "трубными". Кейли и Больвиг /18/ в той же ситуации зарегистрировали не только кудахтающие, но и шипящие звуки самца. Во время копуляции "самцовое кудахтанье становилось более угрожающим и более громким" /18/ ;

самки издавали низкие стонущие звуки /18, 37/. Посткопуляторная демонстрация сопровождалась шипением обоих партнеров /18/. Пульсен /30/ сообщает, что андские кондоры шипят с открытыми клювами в позе угрозы, а Штин /14/ - о шипении птенца в ответ на приближение служителя. Джост /23/ наблюдал шипение самки андского кондора при защите гнезда от человека. Очевидно, что акустический репертуар андского кондора гораздо богаче, чем обсуждаемый нами в этой статье.

Возникает вопрос, каким образом кондоры могут продуцировать звуки различной структуры, обладая крайне упрощенным голосовым аппаратом. Тереза /11/, проводивший сравнительно-анатомическое исследование нижней гортани кондора (вид неизвестен), установил, что сиринкс у этой группы находится на последней ступени редукции. Это позволило ему сделать заключение об отсутствии голоса у кондоров. Однако последующие исследования показали, что не существует прямой связи между развитием морфологических структур нижней гортани и способностью к звукоизлучению у птиц /2/. В этом плане интересно замечание Хейнрота /22/, что у птиц со слабо развитой мускулатурой нижней гортани большую роль играет вытягивание шеи и изменение положения трахеи и бронхов, так как при этом меняется натяжение тимпанных мембран. Возможно, именно этим можно объяснить приуроченность урчаний андских кондоров к движениям шеи в позе "голова вниз".

Как мы уже упоминали, акустические сигналы в группе кондоров (подотряд Cathartae) практически не изучены. Кофорд /25/ описывает шипение (или шипение-ворчание) у птенцов калифорнийских кондоров во время выпрашивания пищи или в перерывах между пищевыми контактами, а также при агрессивных действиях птенцов в ответ на беспокойство со стороны взрослых птиц или человека. Поза птенца в последнем случае напоминает позу "голова вниз" андских кондоров. Длительность шипений птенцов - до I сек. с интервалами 2-3 сек. В более взрослом возрасте длительность шипений уменьшается в несколько раз, и они группируются в серии по 5-12 сигналов. В работе Шли /35/ приведено подробное описание сигналов контакта и свистов при половом поведении у королевского грифа. Оба сигнала широкополосные, с полосой частот до 6,5 кГц и энергетическим максимумом между 4 и 5,5 кГц. Длительность обоих сигналов небольшая: 150 и 70-80 мс соответственно. Интересно, что свисты королевских грифов организованы в длительные последовательности с периодом следования 200-400 мс, отчасти напоминающие серии коротких шипений у андских кондоров.

У беркутов описанная выше поза "голова-вниз-распластавшись" (аналог позы "голова вниз" кондоров) при увеличении опасности (приближе-

ние партнера или человека на 1-2 м к сигнализирующему) переходит в позу "хлопок распростертыми крыльями" (wing-spread-slap), сопровождающуюся резким подъемом птицы и шипением с открытым клювом в сторону противника /19/.

Изучая вокализацию неродственных кондорам гарпий (*Harpia harpyja*), Гохфельд с соавторами /21/ описали сигналы самцов в ситуации раздражения, имеющие некоторое сходство с шипениями андских кондоров. В отличие от кондоров, короткие сигналы гарпий (лай) гармонические, с основной частотой 1,4-1,5 кГц и длительностью 70-100 мс. Широкополосные сигналы издавались самцом в неволе при приближении человека. Полоса частот сигнала - от 1 до 3 кГц, длительность - до 1000 мс. На шумовую составляющую сигнала наложена тональная составляющая с меняющейся частотной модуляцией. К сожалению, авторы практически не изучали контекст вокализаций у этого вида, поэтому мы не можем сравнить его с таковым у наших птиц.

Вообще, использование шипящих сигналов в оборонительном поведении (или, другими словами, в ситуациях угрозы при защите) чрезвычайно распространено в классе птиц. Шипящие звуки издают при тревоге сипухи (*Tyto alba*) и кроличьи совы (*Athene cunicularia*), причем последние в этом случае подражают шипению гремучей змеи /31/. У синицы-пухляка (*Parus montanus*), гнездящейся в дуплах, шипение присутствует в репертуарах как птенцов, так и взрослых особей /15, 20/. В обоих случаях шипение издается в ситуациях, исключающих возможность убегания, и сигнализирует, что издающий его одновременно готов к нападению и бегству. Аналогично этому, нелетные птенцы черного аиста (*Ciconia nigra*) шипят во время активной обороны гнезда от человека /2/. На оборонительную функцию шипений у водоплавающих, сов и журавлей указывает Хенрот /22/. Сахин /32/, описывая шипение фазана Микадо (*Syrnaticus mikado*) в неволе, также подчеркивает, что во всех случаях оно было связано с конфликтными ситуациями угрозы и бегства.

Очевидная связь шипения с ситуациями угрозы не могла не заинтересовать исследователей. Шарф /34/ предполагает, что использование широкополосных звуков в таком контексте - это общее правило для звуковых систем позвоночных, поскольку шипящие сигналы более психофизически неприятны, чем нешипящие. Другую точку зрения высказывает Мортон /28/. Он считает, что более низкочастотные сигналы свидетельствуют о больших размерах животного и большей его силе; в силу этого отбором закрепляется использование шумовых звуков в агрессивных ситуациях.

Ситуативные изменения акустических сигналов

Изменения параметров звуковых сигналов в зависимости от мотивационного состояния издающего их животного обсуждаются в большом числе исследований /9, 10, 28, 38/. Некоторые общие тенденции прослежены в работах, сделанных на млекопитающих. Так, при увеличении стимуляции, особенно агрессивной, в криках побежденного зверька увеличивается глубина частотной модуляции; при нарастании фрустрации происходит увеличение длительности многих акустических сигналов. У всех исследованных видов грызунов и зайцеобразных отчетливо прослеживаются тенденции к уменьшению периода следования импульсов предупреждающего об опасности сигнала в сериях при возрастании потенциальной опасности /9, 10/.

Изменения структуры акустических сигналов птиц в зависимости от изменения мотивационного состояния изучены в меньшей степени, и полученные результаты более противоречивы. Большинство исследований по этой проблеме выполнено на врановых и чайковых. Ниже мы рассмотрим некоторые результаты работ различных исследователей.

Корбут /3, 4, 5/, изучавший ситуативную изменчивость голоса галок (*Coloeus monedula*) и серых ворон (*Corvus cornix*) в оборонительном поведении, констатирует, что "вокализации в тревожно-бедственной ситуации отражают прежде всего состояние птицы и его изменения". Однако он не обнаружил общих закономерностей изменения частоты, длительности, огибающей и периодов следования сигналов в зависимости от напряженности ситуации, за исключением уменьшения интервалов следования криков у галок при увеличении напряженности ситуации /3/. Автор объясняет это тем, что только "при совпадении внешних условий, действий птицы и ее оценки ситуации появляется возможность синхронно менять голос вслед за изменением ситуации" /4, стр. 190/.

Браун /16/, изучавший крики американских большеклювых ворон (*Corvus brachyrhynchos*) в тревожных ситуациях, отмечает, что "пронзительные" (scream) крики - индикаторы непосредственной опасности, имеют максимальную длительность по сравнению с другими криками, используемыми в тревожных ситуациях. Закономерностей в изменении основной частоты криков и интервалов между ними он не обнаружил. Однако, проводя экспериментальное изучение реакции избегания галками дистресс-криков различной структуры и синтезированных сигналов, Морган и Хаус /26, 27/ установили, что наибольшую реакцию избегания вызывают более высокочастотные бедственные сигналы.

Мераускас /8/ приводит данные о постепенном уменьшении длительности и периодов следования криков при переходе от беспокойства к

тревоге у сизой чайки (*Larus canus*). Интересно, что длительности криков очень сильной тревоги в 2-2,5 раза больше длительности криков обычной тревоги - при неизменности основной полосы частот. К сожалению, автор не обсуждает полученные результаты. На наш взгляд, такие изменения могут быть связаны с появлением у окрикивающих чаек элементов фрустрации при невозможности отогнать объект беспокойства (человек), приближающийся к жизненно важным частям колонии.

У малых чаек (*Larus minutus*) возрастание мотивации избегания выражается в уменьшении длительности и глубины частотной модуляции нот тревожных криков. Возрастание мотивации атаки связано с обратными тенденциями /36/. Интервалы между нотами в различных ситуациях практически не меняются.

Изучая акустические сигналы 3-х видов чаек (*Larus ridibundus*, *L. argentatus*, *L. fuscua*) и скворца (*Sturnus vulgaris*) в бедственных ситуациях, Шевяков /13/ установил, что увеличению напряженности ситуации соответствует ряд: крики предупреждения об опасности-крики тревоги-крики бедствия. Длительность импульсов увеличивается от начала к концу ряда; частота основного тона - уменьшается, периоды следования импульсов максимальны при криках тревоги. Поскольку автор не проводил специальных исследований, мы можем только предположить, что крики бедствия в безвыходных ситуациях вызываются сильно выраженной мотивацией страха, а в криках предупреждения об опасности она минимальна.

Исследования вокализации чистика - *Cerpus columba*, проведенные Нельсоном /29/ позволили установить, что мотивационно-структурные правила Мортонна /28/ - лишь одна из зависимостей, определяющих структуру сигнала в связи с передаваемым им сообщением. В частности, быстрая и глубокая частотная модуляция нот класса частотно-модулированных сигналов коррелировала с угрожающим контекстом; тональные сигналы использовались в умиротворяющих ситуациях. Однако, длина нот не зависела от величины агрессивности контекста. Напротив, длительность пронзительных (scream) криков была связана прямой зависимостью с расстоянием до источника опасности. Вариации в частотах между тремя типами вокализаций класса трелей также соответствовали гипотезе Мортонна - самые низкочастотные встречались во время столкновений птиц из-за территории или места ночлега, самые высокочастотные - во время дуэтов между партнерами. Другой набор правил связывал вариации в структуре сигналов чистика и вероятность последующего движения сигнализирющего.

Изучая изменения структуры "дождевого" и тревожного позыва зябликов (*Fringilla coelebs*) в ситуации тревоги, Корбут /7/ устано-

вил, что вариации частотно-временных параметров сигналов крайне незначительны и не превышают 6%. Однако, по мере нарастания напряженности происходит уменьшение периодов следования сигналов (при одновременном увеличении вариабельности этого параметра), увеличение доли более высокочастотных частотно-модулированных тревожных позывов до 94-100% и увеличение количества тревожных позывов в сериях с 1-2 до 8-10. Сходные результаты по уменьшению периодов следования тревожных криков при нарастании интенсивности реакции окрикивания были получены этим исследователем ранее при изучении мухоловки-пеструшки (*Muscicapa hypoleuca*) /6/. Однако, автор считает, что выявленные им изменения в структуре вокализаций не могут однозначно свидетельствовать об изменениях внутреннего состояния птицы, поскольку носят характер тенденций, проявляющихся лишь при статистическом анализе большого материала. Корбут связывает эти преобразования с направленными, закономерными изменениями режима дыхания, не обсуждая, однако, что вызывает такие изменения.

Во всех приведенных выше работах рассматриваются ряды ситуаций, связанные с нарастанием тенденции избегания, увеличением состояния тревоги или страха. Однако, как видно из нашего короткого обзора, результаты разных исследований свидетельствуют о противоположной направленности структурных изменений акустических сигналов у птиц. Так, некоторые авторы /16, 36/ отмечают уменьшение длительности криков при увеличении реакции избегания, другие - увеличения /13/, третьи - уменьшения с последующим увеличением /8/. По мнению Шевякова /13/, по мере увеличения тревоги частота основного тона уменьшается; Морган и Хаус /26, 27/ приводят противоположные данные, а результаты Вин и Пирсма /36/ свидетельствуют о неизменности этого показателя. Данные разных исследователей совпадают лишь при оценке изменения периодов следования сигналов в сторону их уменьшения при увеличении напряженности реакции окрикивания (нарастания беспокойства) /3, 7, 8/. Такое разнообразие данных не позволяет однозначно интерпретировать полученные нами результаты по увеличению длительности сигналов, интервалов между ними и периодов следования акустических сигналов оборонительного поведения андского кондора при усилении напряженности ситуаций.

Расхождения в фактическом материале, полученном разными авторами, на наш взгляд, все же не дают оснований отрицать существование однонаправленных ситуативных изменений структуры сигналов у птиц разных видов, аналогичных тем, которые существуют у млекопитающих /9, 10/. Мы считаем, что в первую очередь противоречивость данных

связана с тем, что внутреннее состояние птиц в бедственных ситуациях (как и оборонительное поведение) находится под контролем нескольких "центральных" состояний. Это часто упускается из виду авторами, пытающимися описать весь комплекс изменений структуры сигнала без подробного анализа внутренних причин, их вызывающих. Во-вторых, это связано с различиями в применяемых методических подходах, особенно в определении объемности ситуации и уровня (качественный или количественный) мотивационных изменений. Поэтому, на наш взгляд, в дальнейшем наиболее перспективным будет путь изучения изменения структуры акустических сигналов во время взаимодействий одного класса (агонистических или половых и т.п.) при незначительных изменениях ситуаций, поддающихся количественному учету. Собранный таким образом материал сможет, наконец, подкрепить фактами ряд гипотез, обосновывающих соответствие между физической структурой звуков и внутренним состоянием издающего их животного /28, 38/.

В заключение нам хочется подчеркнуть необходимость всемерного развития не только прикладных, но и чисто научных исследований животных на базе коллекций зоопарков, поскольку именно в них подчас собраны практически не исследованные представители редких видов животных. Пример тому - исследования поведения андских кондоров, которые до сих пор выполняются только в зоологических парках.

Использованная литература

1. Зайцев Г.Н. Методика биометрических расчетов. М., 1973, 251 стр.
2. Ильинский И.В., Пукинский Ю.В., Фетисов С.А. О звуковом общении птенцов черного аиста (*Ciconia nigra*). "Экол. и поведение птиц", М., 1988, с. I40-I5I.
3. Корбут В.В. Поведение, вокализация и коммуникация в оборонительных реакциях галок *Coloeus monedula* L. Зоол. журн., 1980, т. 59, № 9, с. 1366-1377.
4. Корбут В.В. Оборонительное поведение и ситуативная изменчивость голоса у серой вороны. "Сигнализ. и экол. млекопитающих и птиц", М., 1984, с. 185-192.
5. Корбут В.В. Территориальность и оборонительное поведение серой вороны. Бюлл. МОИП, отд. биол., 1985, т. 90, № 4, с. 36-47.
6. Корбут В.В. Окрикивание совы в разновидовых группировках птиц (ограничение реакций, акустическая сигнализация, адаптивное значение). "Групповое поведение животных", Куйбышев, 1987, с. 55-65.
7. Корбут В.В. Акустическая сигнализация птиц в тревожных ситуациях: структура и функциональное использование сигналов у зяблика

- (*Fringilla coelebs*). "Экол. и поведение птиц", М., 1988, с. 122-132.
8. Мераускас П. Экспериментальное изучение кодирования акустической информации у чайковых птиц. "Авиац.-орнитол. исследований в Литве", Вильнюс, 1984, с. 132-144.
 9. Никольский А.А. Изменчивость звуковых реакций млекопитающих. "Итоги науки и техники, ВИНТИ, Зоол. позвоночных", 1983, т. 12, с. 151-204.
 10. Никольский А.А. Звуковые сигналы млекопитающих в эволюционном процессе. М., 1984, 197 стр.
 11. Тереза С.Н. Строение голосового аппарата птиц. Тр. НИИ зоологии МГУ, 1930, т. 4, вып. I, с. 3-88.
 12. Хайнд Р. Поведение животных. М., 1975, 855 стр.
 13. Шевяков В.С. Сравнительный анализ информационных свойств и моделирование структуры репеллентных сигналов чаек и обыкновенного скворца. "Авиац.-орнитол. исслед. в Литве", Вильнюс, 1984, с. 169-179.
 14. Штин Е.М. Размножение андского кондора в Ташкентском зоопарке. "Содерж. и развед. диких животных", Алма-Ата, 1986, с. 125-128.
 15. Apel K.M., Weise C.M. The hiss-display of nesting black-capped chickadees in captivity, *Wilson Bull.*, 1986, 98, N 2, p. 320-321.
 16. Brown E.D. Functional interrelationship among the mobbing and alarm calls of common crows (*Corvus brachyrhynchos*). *Z. Tierpsychol*, 1985, 67, N 1-4, p. 17-33.
 17. Bruning D.F. Breeding the Andean condor (*Vultur gryphus*) at the New York Zoological Park. *Int. Zoo Yearbook*, 1984, 23, p. 11-14.
 18. Cailey J., Bolwig N. Observations of the behavior of the Andean Condor (*Vultur gryphus*). *Condor*, 1973, 75, N 1, p. 60-68.
 19. Ellis D.H. Development of behavior in the Golden Eagle. *Wild-life Monographs*, 1979, N 70, p. 1-94.
 20. Ficken M.S., Ficken R.W., Witkin S.R. Vocal repertoire of the Black-capped Chickadee. *Auk*, 1978, 95, N 1, p. 34-48.
 21. Gochfeld M., Kleinbaum M., Tudor G. Observations on behavior and vocalizations of a pair of wild Harpy Eagles. *Auk*, 1978, 95, N 1, p. 192-194.
 22. Heinroth O. Lautauerungen der Vogel. *J. Orn.*, 1924, 72, p. 223-244.
 23. Johrst G. Einige Angaben zur Zucht des Anden-Kondors (*Vultur gryphus*). *Zool. Gert.*, 1986, 56, N 2, p. 130-144.
 24. Klos H.G. Breeding history of the Andean condor (*Vultur gry-*

- phus) at the West Berlin Zoo. Int. Zoo Yearbook, 1984, 23, p. 14-16.
25. Koford C.B. The California Condor. Dover Publications, New York, 1966.
 26. Morgan P.A., Howse P.E. Avoidance conditioning of Jackdaws (*Corvus monedula*) to distress calls. Anim. Behav., 1973, 21, N 3, P. 481-491.
 27. Morgan P.A., Howse P.E. Conditioning of Jackdaws (*Corvus monedula*) to normal and modified distress calls. Anim. Behav., 1974, 22, N 3, P. 688-694.
 28. Morton E.S. On the occurrence and significance of motivation-structural rules in some bird and mammal sounds. Amer. Natur., 1977, 111, N 981, p. 855-869.
 29. Nelson D.A. The syntactic and semantic organization of Pigeon Guillemot (*Cepphus columba*) vocal behavior. Z. Tierpsychol., 1985, 67, p. 97-130.
 30. Poulsen H. On the behavior of the South American Condor (*Vultur gryphus* L.). Z. Tierpsychol., 1963, 20, N 4, p. 468-473.
 31. Rowe M.P., Coss R.G., Owings D.H. Rattlesnake rattles and burrowing owl hisses: a case of acoustic batesian mimicry. Ethology, 1986, 72, N 1, p. 53-71.
 32. Sahin R. Zum Fauchen des Mikado-Fasans (*Syrnaticus mikado*) in Gefangenschaft. Ornitol. Mitt., 1985, 37, N 2, p. 36-37.
 33. Samour H.J., Olney P.J.S., Herbert D., Smith F., White J., Wood D. Breeding and hand-rearing the Andean condor (*Vultur gryphus*) at London Zoo. Int. Zoo Yearbook, 1984, 23, P. 7-11.
 34. Scharf B., Critical bands. Foundations of modern auditory theory. Ed. Tobias J.V. Acad. Press, New York, 1970, p. 159-202.
 35. Schlee M.A. Parade nuptiale et ceremonies de salut chez le Vautour pape *Sarcoramphus papa* (L.). C.R. Acad. Sci., 1987, ser. 3, 304, N 9, p. 207-212.
 36. Veen J., Piersma T. Causation and function of different vocal reactions of little gulls *Larus minima* to intruders near the nest. Behaviour, 1986, 96, N 3-4, p. 241-264.
 37. Whitson M.A., Whitson P.D. Breeding behaviour of the Andean Condor (*Vultur gryphus*). Condor, 1969, 71, N 1, 73-75.
 38. Zahavi A. The pattern of vocal signals and the information they convey. Behaviour, 1982, 80, N 1-2, p. 1-8.