

**АКУСТИЧЕСКИЙ РЕПЕРТУАР ОБЫКНОВЕННОГО ОГАРЯ:
ОПИСАНИЕ И СИТУАТИВНЫЙ АНАЛИЗ СИГНАЛОВ****А. Б. Поповкина¹, А. В. Краев²**¹ Московский государственный университет, г. Москва, Россия² Средняя общеобразовательная школа пгт. Аскания-Нова, Аскания-Нова,
Украина**ВВЕДЕНИЕ**

Акустический репертуар гусеобразных птиц до сих пор изучен относительно слабо (по сравнению, например, с акустическим репертуаром представителей отряда Passeriformes). Существует лишь небольшое количество специальных работ, в которых достаточно полно описан репертуар отдельных видов (кряква – Abraham, 1974; пеганка – Riebesehl-Fedrowitz, Bergmann, 1984; краснозобая казарка – Володин, 1990б; рыжая свистящая утка – Володина, Володин, 2003 и др.), некоторое количество исследований было посвящено развитию акустической сигнальной системы водоплавающих в онтогенезе (Wurdinger, 1970; Тихонов, 1977, 1986; ten Thoren, Bergmann, 1987а, б; Ergländer, Bergmann, 1990; Hicinbothom, Miller, 1999) и частным аспектам их акустической сигнализации (Кречмар, 2003; Lamprecht et al., 1985; Schwanke, Rutschke, 1988; Hausberger et al., 1991; Timcke, Bergmann, 1994; Whitford, 1996 и др.).

Обыкновенный огарь (*Tadorna ferruginea*) относится к тем видам гусеобразных, акустический репертуар которых до сих пор практически не изучен. Сведения о звуковых сигналах огарей существуют преимущественно в виде натуралистических наблюдений со словесным описанием отдельных звуков (табл. 1). Несколько сонограмм сигналов огаря приведено Х.-Х. Бергманном и Х. В. Хельбом в общей сводке «Голоса птиц Европы» (Bergmann, Helb, 1982), одна – в фундаментальном труде «Птицы Западной Палеарктики» (Stamp, Simmons, 1977). Насколько нам известно, до сих пор не было предпринято ни одного исследования, посвященного детальному изучению системы акустической коммуникации этих птиц. Между тем, набор звуковых сигналов, используемых огарями, достаточно велик и разнообразен, что предполагает большую роль звукового общения в системе коммуникации вида.

Пятнадцать лет назад одним из авторов настоящей работы была предпринята попытка структурного и динамического анализа сигналов огаря (Поповкина, Орленева, 1989), однако мы имели возможность использовать весьма ограниченную выборку данных, и материалы, представленные в указанной публикации, не могут претендовать на сколько-нибудь полное описание акустического репертуара вида. Дополнительные данные, полученные нами в

последние годы, и возможность их обработки на современном уровне позволили расширить наши представления о репертуаре акустических сигналов огаря и их связях с определенным мотивационным состоянием птиц.

Таблица 1

Описания звуковых сигналов огаря

Table 1

Verbal descriptions of Ruddy Shelduck sounds

Описание сигнала Sound description	Функция сигнала или ситуация, в которой он издается Function or situation	Источник Source
«ангх-ангх-ангх»	Слышится над асканийскими прудами крик, издаваемый красными утками	Дергунов, 1928
Звонкое, как бы стонущее носовое «оонг» или «ооу»		Тугаринов, 1950
Громкий гортанный крик «анг»..., «аанг», причем у самца он звучит более на «о», а у самки на «а»	Постоянно слышен в полете	Исаков, 1952
Голос громкий, гнусавый: «анг»... «анг»		Долгушин, 1960
Трескучие звуки	Издают во время большого возбуждения	Долгушин, 1960
Протяжное, гнусавое: «аанг-аанннг»	Крик тревоги или крайнего возбуждения	Потапов, 1966
Покрякивает хриплым голосом, явно утиного, а не гусяного тембра	В спокойном состоянии	Потапов, 1966
Звуки, похожие на трели лягушек	Иногда издают в больших скоплениях	Потапов, 1966
Крик, похожий на карканье вороны, но произнесённый картаво	Основной клич огарей	Лепинских, 1982
«Р-р-р»	Часто издают этот чёткий звук	Лепинских, 1982
«Кво-кво»	Издают этот спокойный звук, сидя на ветках или на земле и переговариваясь	Лепинских, 1982
Повторяющееся «анг»	Обычный крик самца	Лысенко, 1991
«Ан-ан»	Обычный крик самки	Лысенко, 1991
«А-р-р-р», «аг-аг-аг», «г-ал», трех-сложное «ан», «а-а»	Другие звуки огарей, которые «часто слышны»	Лысенко, 1991
«Ка-как» или «ка-ка-как»	С таким криком взлетает самец при выводке, в случае опасности	Лысенко, 1991
Звучный, несколько гортанный крик «аанг...»		Банников, Тарасов, 1957
Звучное, но мягкое «анг, анг...», «аак», «ваак», «каава», «кваак», картавое «аррара»		Рябицев, 2001
Звонкий горловой крик	Издают в полете	Фесенко, Бокотей, 2002

Описание сигнала Sound description	Функция сигнала или ситуация, в которой он издается Function or situation	Источник Source
Громкий жалобный крик	Крик самки	Johnsgard, 1978
Громкий крик <i>choog</i> или <i>cho-hoo'</i>	Крик самца	Johnsgard, 1978
Продолжительный перекатывающийся звук "choг", или "kog"	Звук, издаваемый самцом в качестве сигнала угрозы, особенно в ответ на демонстрацию инсайта самкой	Cramp, Simmons, 1977
Двухсложный "cho-hoo"	Им часто сменяется крик "choг" в ответ на инсайт самки; этот же крик самцы издают до и после спаривания самкой	Cramp, Simmons, 1977
Длинный глубокий звук "ho"	Сигнал тревоги или предупреждения самца	Cramp, Simmons, 1977
Продолжительный, довольно высокий стонущий звук "ah-onk"	Сигнал самца, значение неясно	Delacour, 1954, цит. по: Cramp, Simmons, 1977
Повторяющийся затухающий "ka-ha-ha"	Сигнал самца, значение неясно	Cramp, Simmons, 1977
Повторяющийся "gaaa"	Сигнал, издаваемый самкой при демонстрации инсайта	Johnsgard, 1965
"hä-hä"	Сигнал тревоги самки	Heinroth, 1911, цит. по: Cramp, Simmons, 1977
Голос шумный: "ang" или раскатистое "aarl"	Крик в полёте	Stery et al., 1998
Пронзительное «ang», «eng», или «aeng»	Обычный крик у птиц обоего пола	Bergmann, Helb, 1982
Мягкое раскатистое «aogг» или «aеггг»	Самец выражает угрозу	Bergmann, Helb, 1982
Усиливающийся «braah»	Издают при опасности	Bergmann, Helb, 1982

Цель данной работы – возможно более полно описать вокальный репертуар самцов, самок и птенцов огаря и ситуативную приуроченность их сигналов. В то же время, в данном случае полнота описания не подразумевала его детализации, поэтому в статье не освещены такие интересные аспекты, как индивидуальная изменчивость сигналов, их развитие в онтогенезе, наличие переходных форм между разными типами сигналов, возможность существования различных сигналов (например, тревоги и угрозы) в зависимости от специфики ситуации и т.д. Мы надеемся, что изучение деталей акустического общения огарей будет продолжено одновременно с продолжением исследований по другим видам гусеобразных в этой области.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Наблюдения за огарями и записи издаваемых ими звуков проводили в основном с февраля 2003 г. по август 2004 г. на территории Биосферного

заповедника «Аскания-Нова» (Украина); кроме этого, для анализа были использованы записи, сделанные там же в мае–августе 1987 г. В заповеднике с конца XIX в. существует искусственно созданная полувольная популяция огаря (Зубко и др., 1998), которая состоит из огарей, живущих совершенно свободно, и птиц, постоянно или временно лишенных возможности летать (с подрезанными маховыми перьями и с частично ампутированными крыльями) и обитающих в основном в открытых вольерах зоопарка. Мы записывали звуковые сигналы как тех, так и других птиц и наблюдали за ними, соответственно, как на искусственных прудах и в парках зоопарка и заповедника, так и в вольерах зоопарка (подробное описание места исследований см. в: Зубко и др., 1998). Были сделаны записи голосов птиц разных возрастных групп (птенцы; молодые неполовозрелые; взрослые птицы) и разного социального статуса (молодые птицы, держащиеся небольшими группами; пары неразмножающихся птиц; пары с выводками). Наибольшее количество записей было сделано во время прилёта птиц с зимовки и занятия ими гнездовых территорий, а также в период вождения выводков. С августа по декабрь 2003 г., а также в январе, феврале, июне и августе 2004 г. записи проводили 1–2 раза в месяц, в остальное время – 3–4 раза в неделю. При записи голосов птиц, находившихся на земле, расстояние от них до наблюдателя не превышало 30 м; при записи криков птиц в полёте расстояние до них контролировать невозможно, и в этом случае звуки записывали только тогда, когда птицы пролетали непосредственно над головой наблюдателя. Ситуативную приуроченность сигналов определяли в ходе наблюдений за птицами, проводившимися методами сплошного протоколирования и наблюдения за фокальным животным (Altmann, 1974). Для каждого сигнала существует описание ситуации, в которой он был записан, а также позы или действий издававшей его птицы. Кроме того, в некоторых случаях одновременно с записью сигнала проводили фото- и видеосъёмку. Небольшой дополнительный материал предоставили наблюдения, сделанные в разные годы в г. Москве.

Для записи звуковых сигналов использовали магнитофон Panasonic RQ-A300 с направленным микрофоном Panasonic STEREO MIC RQ A-300 0,6 мВ (в 2003–2004 гг.) и магнитофон «Reporter-6» с микрофоном МКЭ-2 (в 1987 г.). Общая продолжительность записей составила 23 часа. Для частотно-временного анализа отбирали только записи удовлетворительного качества: без сильных шумовых помех от ветра и других посторонних звуков. Проанализировано 196 сигналов от 48 самцов, 276 сигналов от 46 самок и 76 сигналов от 23 птенцов (всего 548 сигналов от 117 птиц).

Для анализа звуков использовали компьютерные программы Avisoft-SASLab Light и Syrinx. Анализ звуков произведён с частотой дискретизации 22 кГц. При расчёте сонограмм использовали следующие параметры: окно Хэннинга; фильтры Фурье – длина Быстрого Преобразования Фурье (FFT-

length) – 512 точек; перекрывание по частотной оси (frame) – 50 %; перекрывание по временной оси (overlap) – 75 %; ширина частотного фильтра – 111 Гц, временное разрешение – 2,9 мс; частотное разрешение – 43 Гц. Сонограммы, использованные в качестве иллюстраций к статье, созданы в программе Sygnx.

Для всех звуков измеряли длительность, а также начальное, максимальное и конечное значения основной частоты. Статистическая обработка данных проведена с использованием пакета программ STATISTICA v. 6.0. После просмотра и анализа спектрограмм из статистической обработки исключали сигналы, значительно отличавшиеся от остальных сигналов выборки по тем или иным параметрам. В некоторых случаях такие сигналы описаны отдельно. Из-за этого возможны расхождения в количестве проанализированных сигналов (n), приводимом в тексте и в таблицах. Статистической обработке было подвергнуто 180 сигналов самцов, 261 сигнал самки и 76 сигналов птенцов. Средние значения параметров приводятся с указанием величины стандартного отклонения ($\bar{x} \pm SD$).

Рисунки поз выполнены по фотографиям авторов М. Н. Дементьевым.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Несмотря на то, что практически между любыми двумя типами сигналов огаря, как и других птиц, наверняка можно обнаружить целый континуум переходных форм, большинство звуков, издаваемых этими птицами, достаточно хорошо различаются на слух и многие практически однозначно свидетельствуют об определенном состоянии птицы. Поэтому мы сочли возможным классифицировать сигналы не по формальным признакам их физических характеристик, а по их «функциональности» (ситуативной приуроченности). Акустическую коммуникацию мы рассматривали как процесс обмена дискретными сигналами (точка зрения, соответствующая взглядам «классических этологов»), а не континуальный процесс, протекающий на длительных отрезках времени в социально организованном пространстве (Панов, 1978). Соглашаясь с Е. Н. Пановым в том, что вокальная коммуникация может быть «непрерывной», например, при длительных взаимодействиях партнеров (брачные демонстрации и т. п.), мы все же склонны придерживаться представлений о существовании сигналов, вызывающих быстрый специфический ответ.

Параметры основных частот сигналов и их длительность приведены в таблицах 2–4. Для сокращения объема таблиц типы сигналов обозначены в них номерами, которые соответствуют номерам сигналов при их описании в тексте.

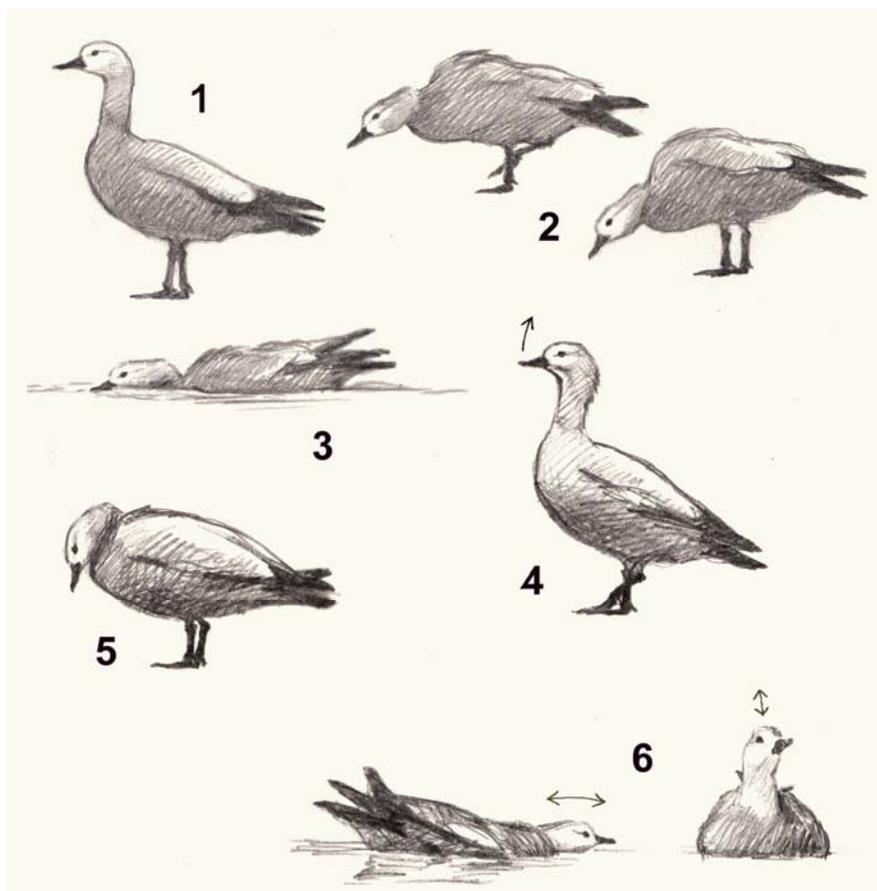


Рис. 1. Позы и демонстрации огарей: 1 – «прямая» поза; 2 – поза угрозы на суше; 3 – поза угрозы на воде; 4 – предполетная демонстрация; 5 – поза «покорности»; 6 – демонстрация единства.

Fig. 1. Postures and demonstrations of Ruddy Shelducks: 1 – 'upright' posture; 2 – threat posture on land; 3 – threat posture on water; 4 – preflight demonstration; 5 – 'submission' posture; 6 – unity demonstration.

1. Акустический репертуар самцов.

1.1. Сигнал тревоги. Широкополосный смешанный короткий сигнал. Издаётся в сериях от 3 до 15 пульсов, реже – в виде одиночных слогов. На фоне шумового спектра обычно хорошо энергетически выделены многочисленные гармоники. Сонограмма частотной модуляции имеет стропилообразную форму (рис. 2А). Максимальная основная частота варьирует от 1,378 до 5,598 кГц, длительность – от 121,9 до 301,9 мс ($n=21$).

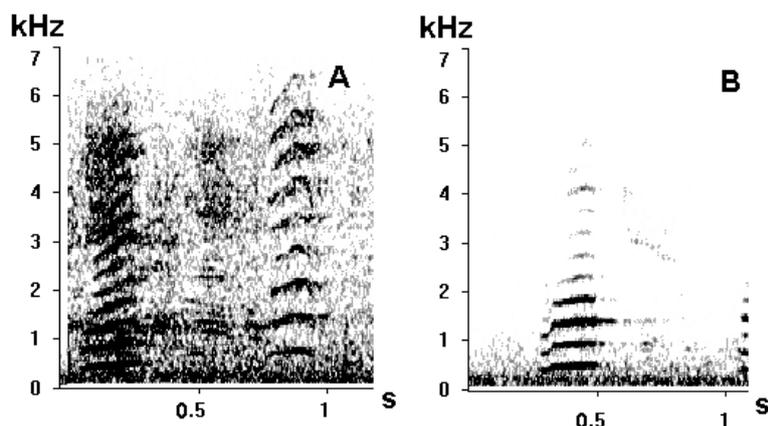


Рис. 2. Сонограммы сигналов тревоги огаря. А – самец; В – самка.

Fig. 2. Spectrograms of the alarm signal. A – male; B – female.

Самцы издают этот сигнал при приближении потенциального источника опасности, а также в ответ на аналогичный сигнал других самцов, иногда находящихся на значительном расстоянии. Чаще всего этот сигнал производится в «прямой» позе (рис. 1.1): птица стоит на полностью выпрямленных ногах, шея вытянута вертикально вверх, голова параллельна земле. Такое же положение шеи и головы характерно для «прямой» позы, принимаемой огарями на воде. Эта поза выражает напряженное внимание птицы и наиболее часто принимается родителями, сопровождающими птенцов. Помимо сигналов тревоги, в этой позе могут производиться и некоторые другие сигналы (например, угрозы или контактные – см. ниже).

С такими же звуками, производимыми с большой частотой, самцы поднимаются в воздух и летают кругами над потенциальным источником опасности. При этом, с одной стороны, предупреждение об опасности получают другие находящиеся рядом животные, с другой – отвлекается внимание «хищника» от птенцов.

Поскольку сигнал тревоги хорошо отличим на слух от всех других звуков, издаваемых самцами огарей, его можно считать индикатором состояния беспокойства (тревоги).

1.2. Сигнал угрозы. Гармонический звук, имеющий сонограмму частотной модуляции стропилообразной формы (рис. 3А). Издаётся изредка одиночными слогами, а в основном сериями до десяти пульсов. Сигналы существенно варьируют по частоте и длительности, и мы выделили три типа сигналов угрозы, различающиеся по этим параметрам.

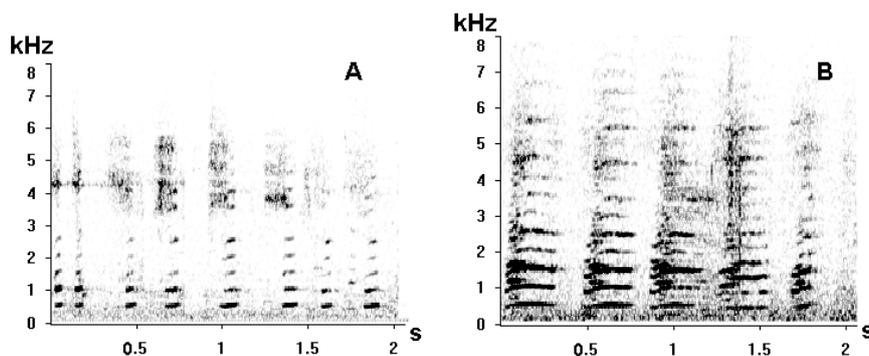


Рис. 3. Сонограммы сигналов угрозы огаря. А – самец; В – самка.

Fig. 3. Spectrograms of the threat signal. A – male; B – female.

1.2. 1. Короткий низкочастотный сигнал угрозы: максимальная основная частота – 0,861–1,205 кГц, длительность – 49,3–90,0 мс ($n = 9$).

1.2. 2. Длинный высокочастотный сигнал угрозы: максимальная основная частота – 3,703–6,115 кГц, длительность – 180,0–325,1 мс ($n = 8$).

1.2. 3. Сигнал угрозы, имеющий средние значения максимальной основной частоты, варьирующие от 1,291 до 2,756 кГц ($n = 22$). Диапазон длительности таких сигналов достаточно велик (101,5–451,0 мс), они могут быть и короче, и длиннее высокочастотных сигналов.

Этот сигнал всегда используется для выражения угрозы, чаще всего – огарям, однако мы неоднократно регистрировали такой сигнал у самцов, угрожавших птицам других видов (не только водоплавающим), и даже собакам и человеку. В большинстве случаев сигнал производится в **позе угрозы**, которую самцы могут принимать как на суше (рис. 1.2), так и на воде (рис. 1.3). На суше у самца в позе угрозы шея изогнута и выглядит сильно укороченной; голова опущена, клюв направлен к земле. Концы крыльев немного приподняты, перья на боках и в области лопаток «встопорщены». Такая «растрепанная» птица зрительно увеличивается в размерах. Если угроза демонстрируется на воде, то голова опущена к поверхности воды. В позе угрозы самец может быть неподвижен или двигаться в сторону оппонента. Эта поза может и не сопровождаться звуковым сигналом; если самец при этом находится на воде, его клюв может быть частично погружен в воду. Из позы угрозы самец может переходить к **атаке** – движению вперед на оппонента шагом, бегом, по воде или по воздуху. При этом сложенные крылья могут быть приподняты, хвост обычно немного опущен и распушен, перья в лопаточной области и на боках приподняты. Шея вытянута вперед или с изломом вперед. Голова направлена на оппонента, клюв может быть приоткрыт. Если оппонент не ретировался, то птица переходит к ударам крыльями и клювом. Мы неоднократно наблюдали драки огарей, продол-

жавшиеся на протяжении нескольких минут. Удерживая оппонента клювом за оперение (или кожу) в верхней части головы, шеи, или в области лопаток, самец наносит удары сложенными крыльями. Если драка происходит на суше, самец старается прижать голову оппонента к земле, если на воде – погрузить ее под воду и удерживать там. В большинстве случаев после завершения драки оба самца исполняют «демонстрацию единства» (см. ниже) со своими самками.

1.3. Контактные сигналы используются самцами для общения с самкой и птенцами и бывают нескольких типов.

1.3. 1. Тональный сигнал с небольшим количеством гармоник. Издаётся одиночными слогами и небольшими сериями до 7 пульсов в одной серии. Сонограмма имеет линейный рисунок, характерный для спектров тональных звуков. Максимальная основная частота колеблется от 1,205 до 1,550 кГц, длительность варьирует в очень широких пределах: от 139,3 до 687,9 мс ($n = 13$). Этот сигнал воспринимается на слух как продолжительное негромкое «фр-р-р-р» и сопровождает демонстрацию «**приглашение к полету**» (рис. 1.4). Она исполняется в «прямой» позе при слегка наклоненной вперед шее. На голове и шее перья прижаты с боков, но топорщатся сверху, поэтому птица становится больше в профиль. Часто самец совершает резкие вертикальные и латеральные движения головой, нередко при этом слегка приседая и приподнимая крылья. После такой демонстрации самец обычно взлетает, и чаще всего за ним сразу же следует самка. Однако иногда обе птицы остаются на месте, и далеко не всегда взлету предшествуют такие сигналы и демонстрация. Предполетная демонстрация существует у многих видов гусеобразных птиц (Johnsgard, 1965). Дж. Блэк, детально изучавший ее у лебедей (*Cygnus cygnus* и *C. columbianus bewickii*), предполагает, что она способствует синхронизации взлета и снижает риск потери партнера (Black, 1988).

По-видимому, такая же демонстрация исполняется и в тех случаях, когда огарь обеспокоен и собирается уйти (улететь) прочь. Иногда при этом птица переступает ногами на месте или слегка передвигается.

1.3. 2. Гармонический сигнал с большим количеством гармоник, имеет сонограмму частотной модуляции правильной Л-образной формы (рис. 4А). В основном издаётся небольшими сериями (до 5 пульсов). Максимальная основная частота лежит в пределах от 1,378 до 1,550 кГц ($n = 3$) и от 3,445 до 3,789 кГц ($n = 3$). Начальные и конечные основные частоты также изменяются в широких пределах: от 0,344 до 3,789 кГц ($n = 6$). Такая переменность сигнала, обнаруженная в небольшой выборке, делает вычисление средних значений частотных характеристик нецелесообразным. Длительность сигнала варьирует от 377,3 до 847,5 мс, составляя в среднем $704,4 \pm 145,1$ мс.

Этот контактный сигнал самцы издают только в период вождения выводков в ответ на сигналы тревоги, дискомфорта и приветствия птенцов, а также как призыв к следованию за ними как на суше, так и на воде.

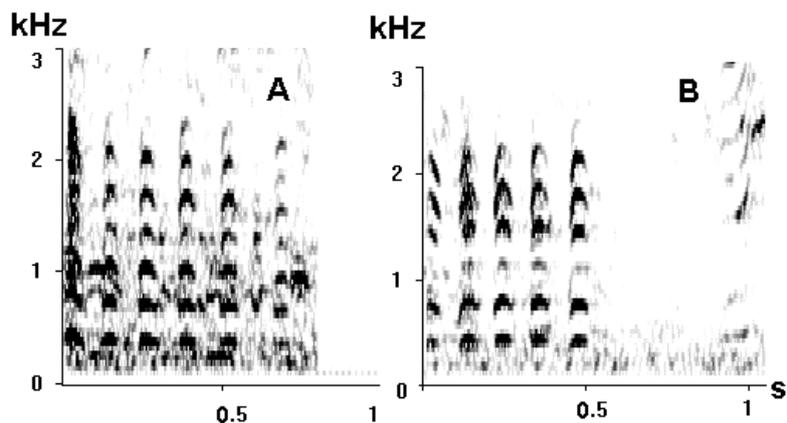


Рис. 4. Сонограммы контактных сигналов огаря. А – самец; В – самка.
Fig. 4. Spectrograms of the contact signal. A – male; B – female.

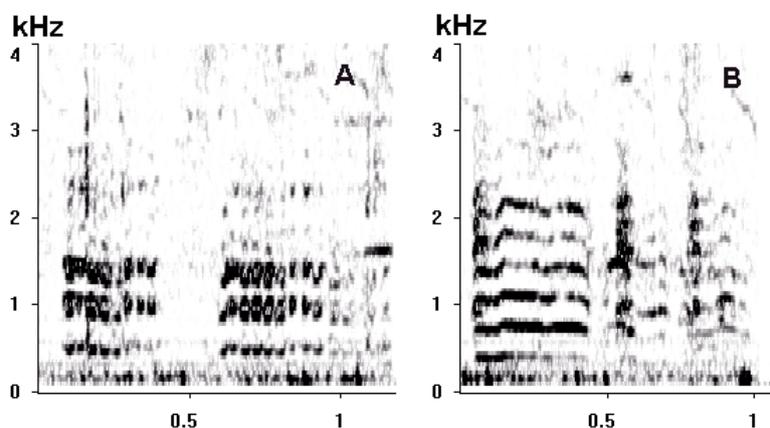


Рис. 5. Сонограммы сигналов, издаваемых огарями в полете. А – самец; В – самка.
Fig. 5. Spectrograms of the flight signal. A – male; B – female.

1.4. Сигнал в полёте. Тональный звук, сонограмма частотных модуляций имеет линейный спектр (рис. 5А). Максимальная основная частота варьирует в широких пределах – от 0,947 до 6,546 кГц ($n = 57$); из-за отсутствия в достаточно большой выборке сигналов с максимальной основной частотой в диапазоне 2,928–3,875 кГц мы проанализировали низко- и высоко-

кочастотные сигналы этого типа отдельно. Оказалось, что длительность сигналов, имеющих высокие основные максимальные частоты, превышает длительность низкочастотных сигналов в среднем на 60,4 мс (табл. 2, 1.4. 1 и 1.4. 2), хотя существующая корреляция между максимальной основной частотой и длительностью сигнала недостоверна.

Это и есть тот самый громкий «гнусавый», «гортанный», «стонущий» (см. табл. 1) крик – один из самых характерных звуков, издаваемых огарем, на который в первую очередь обращает внимание даже неискушённый наблюдатель. Самец издает такой сигнал в полёте, причем существенно чаще, если полёт вместе с ним совершает самка (или партнер по гомосексуальной паре – образование и длительное существование таких пар мы несколько раз наблюдали в Аскании-Нова). Полёты у огарей почти всегда «озвучены», исключение, по нашим наблюдениям, составляет период насиживания, когда самец, пролетая около гнезда, чаще всего делает это молча.

Х.-Х. Бергманн и Х. В. Хельб отмечают, что иногда самцы и самки в полете кричат попеременно, и их крики образуют антифональный дуэт (Bergmann, Helb, 1982). Однако это происходит далеко не всегда, а иногда такой «дуэт» становится унисональным. На настоящий момент (до проведения дополнительных исследований) мы считаем это явление скорее случайным совпадением ритмов подачи сигналов партнерами в полете, и, по нашему мнению, настоящих дуэтных криков (в классическом определении У. Торпа (Thorge, 1961): «четко согласованные и скоординированные по времени сигналы птиц, чаще всего партнеров») у огарей нет.

1.5. Сигнал в позе «покорности». Гармонический звук, имеющий сонограмму частотной модуляции правильной Л-образной формы. Издаётся в основном в виде одиночных слогов, неритмично. Максимальная основная частота колеблется от 1,033 до 2,325 кГц, длительность – от 278,6 до 981,0 мс ($n = 6$).

Самцы издают этот сигнал, приняв **позу «покорности»** (рис. 1.5): шея со слегка поднятым оперением плотно свернута, клюв закрыт и направлен вниз, почти касаясь области зоба. В этой позе иногда происходит движение прочь от оппонента (**бегство**), в такой же позе птица может уходить с места отдыха или кормежки, будучи потревожена или атакована птицами других видов. При бегстве положение шеи из позы «покорности» может переходить в положение, характерное для «прямой» позы, в некоторых случаях шея может немного отклоняться назад. Поза «покорности» далеко не всегда сопровождается акустическим сигналом; часто принявшая ее птица не издает никаких звуков и молча покидает место конфликта.

1.6. Сигнал бедствия (ужаса). Звуки гармонической структуры, несколько приглушённые и резкие, сонограмма частотной модуляции имеет узкую стропилообразную форму (рис. 6А). Издаются как в виде одиночных слогов, так и в сериях от 3 до 21 пульса. Большая часть записанных нами

сигналов этого типа имела максимальную основную частоту в пределах 1,205–1,894 кГц ($n = 26$), однако в сериях звуков, издаваемых одной и той же птицей, было по несколько сигналов, отличавшихся гораздо более высокой частотой: от 5,512 до 6,029 кГц, в среднем $5,615 \pm 0,231$ кГц ($n = 5$). По средней длительности, варьирующей в пределах от 110,3 до 644,4 мс, высокочастотные сигналы бедствия почти не отличаются от низкочастотных.

Этот крик можно услышать крайне редко, когда птица оказывается в стрессовой ситуации (в ловушке, в руках человека и т.д.). Мы записали этот звук при ловле сачком огаря в вольере.

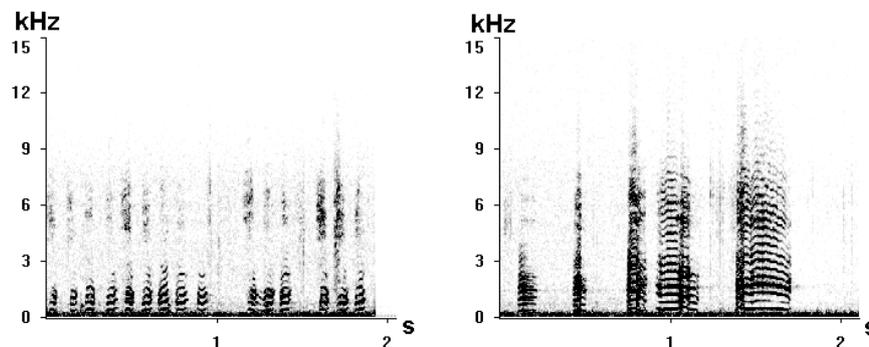


Рис. 6. Сонограммы сигналов бедствия (ужаса) огаря. А – самец; В – самка.
Fig. 6. Spectrograms of the horror signal. A – male; B – female.

1.7. Сигнал «демонстрации единства». Сигнал имеет несколько вариантов, наиболее характерный из которых представлен гетеротипической секвенцией импульсов, включающих от 3 до 14 пульсов. Сонограмма частотных модуляций имеет линейный спектр с очень небольшим числом гармоник, характерный для тональных звуков. Максимальная основная частота колеблется от 0,689 до 2,067 кГц, длительность изменяется от 217,7 мс до 1,17 с ($n = 28$).

Такой сигнал всегда сопровождает участие самца в парной демонстрации, названной нами «**демонстрация единства**» (Поповкина, Орленева, 1989) (рис. 1.6). В этой демонстрации принимают участие оба партнера, и ее роль, вероятнее всего, близка к роли триумфальной церемонии гусей (Fisher, 1965; Radesäter, 1974; Володин, 1990а; Гуртовая, 1990). Она может производиться как на суше, так и на воде. Действия самца в ней больше всего напоминают следующие поведенческие комплексы: «саморекламирование», описанный для краснозобых казарок И. А. Володиным (1990а), и «обращение», выделенный для белых гусей Е. Н. Гуртовой (1990). В то же время движения самца с некоторой натяжкой можно сравнить и с «роллингом» (rolling) в триумфальной церемонии гусей. Во время демонстрации единства самец производит вертикальные движения шей и головой из по-

ложения «прямой» позы вперед-назад. При движении шеи назад голова сохраняет горизонтальное положение или несколько откидывается вверх; движения сопровождаются характерными криками (1.7). В это время самка демонстрирует типичный «инсайт» (insiting) – натравливание (Johnsgard, 1965): шея вытянута горизонтально над поверхностью земли или воды, птица производит ею латеральные движения, издавая частые крики (см. ниже, 2.3), по звучанию наиболее близкие к сигналу угрозы (2.2). Считается, что таким образом самка «указывает» клювом на оппонента (Heinroth, 1911, цит. по: Johnsgard, 1965; Lorenz, 1941). У гусей указывание клювом на врага действительно имеет функциональный смысл, в то время как у большинства уток это движение стало полностью стереотипным и абсолютно не зависит от положения оппонента (Johnsgard, 1965). У самок огаря «инсайт» демонстрирует частичную ритуализацию этого моторного паттерна: самка производит латеральные движения шеи, «указывая» клювом на оппонента, даже если тот находится или прямо перед ней или, наоборот, сзади.

«Демонстрация единства» может выполняться как до, так и после агрессивных контактов, мы гораздо чаще наблюдали последнее. Исполнителем может быть и пара - «победительница», и «побежденная» пара, и обе участвующие в конфликте пары. Иногда драки не происходит, конфликт исчерпывается взаимными угрозами, после чего обе пары или одна из них исполняет «демонстрацию единства». Эти действия иногда можно увидеть и у пар, находившихся рядом с конфликтующими птицами, но при этом не принимавших участия в конфликте. Демонстрация исполняется и тогда, когда после временного отсутствия один из партнеров возвращается к другому; ее можно часто наблюдать в период насиживания, когда самка, сходя с гнезда, прилетает на участок, охраняемый самцом (про особенности территориальности в период насиживания см. Зубко и др., 2003). Для совершения «демонстрации единства» обычно самка прилетает или приплывает к самцу, реже самец направляется к самке. Мы наблюдали несколько случаев, когда один из партнеров вообще не принимал участия в демонстрации; в подавляющем большинстве из них это была самка. Наибольшее количество «демонстраций единства» можно наблюдать у огарей во время брачного периода.

Вероятнее всего, именно этот сигнал самца некоторые авторы упоминали как «сигнал угрозы» огаря (см. табл. 1), однако приписывать ему такое значение возможно, только если проводить полную аналогию «демонстрации единства» с триумфальной церемонией, что абсолютно неправомерно.

1.8. Сигналы при спаривании. Некоторые исследователи (Johnsgard, 1965; Cramp, Simmons, 1977 и др.) описывали пред- и посткопуляторные акустические сигналы самцов огаря (см. табл. 1). Мы неоднократно наблюдали спаривание огарей в заповеднике Аскания-Нова и в Московском зоопарке (все птицы были летными). Оно всегда происходило на воде, хотя в литературе существуют указания на то, что огари могут спариваться и на

земле (Исаков, 1952; Johnsgard, 1965). При этом мы ни разу не слышали, чтобы огари издавали какие-либо звуки как до, так и после спаривания.

Таблица 2

Некоторые параметры акустических сигналов самца

Table 2

Some characteristics of male acoustic signals

Тип сигнала Signal	Параметры сигнала Characteristics				Кол-во особей/ сигналов Number of ind. /records
	f_{\max} , кГц f_{\max} , kHz $x \pm SD$	f_{\min} , кГц f_{\min} , kHz $x \pm SD$	$f_{\text{кон}}$, кГц f_{fin} , kHz $x \pm SD$	Длительность, мс Duration, ms	
1.1	2,113 ± 0,188	1,384 ± 0,375	1,256 ± 0,072	182,6 ± 15,4	2/17
1.2. 1	1,082 ± 0,130	0,516 ± 0,329	0,319 ± 0,065	66,8 ± 16,0	3/9
1.2. 2	3,705 ± 0,823	4,331 ± 0,773	1,501 ± 0,984	238,0 ± 58,2	4/8
1.2. 3	1,875 ± 0,583	1,171 ± 0,358	0,939 ± 0,489	198,5 ± 73,1	7/22
1.3. 1	1,406 ± 0,129	0,684 ± 0,493	0,984 ± 0,403	430,7 ± 150,2	6/13
1.4. 1	1,757 ± 0,589	0,943 ± 0,418	0,919 ± 0,427	579,2 ± 177,6	11/35
1.4. 2	5,099 ± 0,709	3,088 ± 1,898	1,406 ± 0,887	639,6 ± 158,4	10/22
1.5	1,507 ± 0,336	0,631 ± 0,302	0,717 ± 0,049	619,1 ± 288,8	3/5
1.6	1,329 ± 0,013	0,671 ± 0,382	0,573 ± 0,487	292,0 ± 100,9	2/21
1.7	1,207 ± 0,194	0,784 ± 0,288	0,577 ± 0,242	665,8 ± 233,7	5/28

2. Акустический репертуар самок

2.1. Сигнал тревоги. Звук тональной гармонической структуры, имеющий сонограмму частотной модуляции правильной Л-образной формы (рис. 2В). Издаётся в основном в виде небольших гомотипических секвенций от 2 до 5 пульсов в серии. Максимальная основная частота колеблется от 0,344 до 1,894 кГц, длительность – от 104,5 до 537,0 мс ($n = 15$).

Как правило, этот сигнал издается в «прямой» позе – такой же, как у самца (см. 1.1, рис. 1.1). С аналогичным криком в период вождения выводков самка может кружить в воздухе над потенциальным источником опасности, хотя чаще это делает самец, в то время как самка остается с птенцами.

2.2. Сигнал угрозы. Широкополосный сигнал тональной гармонической структуры, имеющий стропилообразную сонограмму частотной модуляции (рис. 3В). Издаётся сериями от 2 до 5 пульсов. Максимальная основная частота колеблется от 1,378 до 2,067 кГц, длительность изменяется от 113,2 до 444,8 мс ($n = 14$).

Этот звук самка использует в качестве сигнала угрозы в тех же ситуациях, что и самец, обычно приняв при этом **позу угрозы**, также похожую на позу угрозы самца. Если птица стоит на суше, то голова у нее опущена вниз, клюв направлен к земле, едва не касаясь ее, шея изогнута и визуально укорочена, перья на шее и лопатках «встопорщены» (рис. 1.2). Самка может выражать угрозу и с плотно прижатыми перьями, горизонтально вытянутой вперед или слегка опущенной шеей. При этом птица часто (но не всегда)

производит латеральные движения шеей, а иногда и всем корпусом, в горизонтальной плоскости, т. е. демонстрирует типичный «инсайт» (Lorenz, 1951–1953, цит. по: Johnsgard, 1965), даже если рядом нет самца. При демонстрации угрозы на воде (рис. 1.3) самка вытягивает вперед шею, при этом клюв направлен горизонтально по поверхности воды к оппоненту или, если угроза выражается молча, опущен в воду. Гораздо реже сигнал угрозы может производиться самкой в «прямой» позе.

2.3. Сигнал, сопровождающий «инсайт» в «демонстрации единства». Звук имеет гармоническую структуру. Форма сонограммы частотной модуляции стропилообразная. Издаётся в виде гомотипической секвенции от 2 до 7 пульсов в одной серии. Максимальная основная частота – от 1,205 до 2,583 кГц, длительность изменяется от 174,1 до 372,9 мс ($n = 15$). Записи проанализированных сигналов получены от 4-х птиц; кроме того, мы располагаем тремя записями звуков, издававшихся в аналогичной ситуации (см. ниже) еще одной самкой и существенно превышающих сигналы основной выборки по значениям максимальной основной частоты и длительности: $5,582 \pm 0,090$ (5,512–5,684) кГц и $318,3 \pm 152,5$ (214,8–493,4) мс, соответственно. Являются ли такие характеристики этого очень четко ситуативно приуроченного сигнала исключительными, или отражают его вариабельность у разных особей, возможно будет определить, только проанализировав выборку гораздо большего размера.

Исполнение «инсайта» самкой в большинстве случаев является частью «демонстрации единства», описанной выше (см. 1.7), и сопровождается соответствующими действиями самца. Однако несколько раз мы наблюдали ситуации, когда самец не реагировал на «инсайт» самки, или когда самка исполняла «инсайт» в отсутствии самца. Правда, в обоих случаях интенсивность демонстрации была довольно низка.

2.4. Контактные сигналы. Для поддержания контакта с самцом и птенцами в спокойной обстановке самки используют несколько типов акустических сигналов.

2.4. 1. Сигнал, имеющий гармоническую структуру. Издаётся в виде гомотипических секвенций от 3 до 8 пульсов в серии. Сонограмма частотной модуляции одного пульса состоит из двух стропилообразных фигур, практически соединённых вместе: первая – уже и короче второй. Максимальная основная частота колеблется от 1,150 до 2,411 кГц, длительность – от 243,8 до 373,0 мс ($n = 11$).

Такой сигнал самки используют главным образом в брачный период для поддержания контакта с партнером. Вероятнее всего, он выражает призыв, т. к. после того, как самка издает этот звук, самец часто приближается к ней. При общении с птенцами мы определяли значение этого сигнала как призыв лишь в нескольких случаях, когда самка звала своих птенцов в первый день объединения их с другим выводком.

2.4. 2. Сигнал, структура которого также является гармонической. Изредка самка издаёт его в виде одиночных слогов, в основном это гомотипические секвенции с большим количеством пульсов – до 21 – в каждой серии. Сонограмма частотной модуляции имеет Л-образную форму (рис. 4В). Максимальная основная частота колеблется от 1,205 до 1,894 кГц, длительность изменяется от 168,3 мс до 1,358 с ($n = 48$).

Данный сигнал используется для поддержания дистантных контактов (чаще – с птенцами, но иногда и с самцом) и иногда выражает призыв к следованию за самкой. Самка может издавать его во время отдыха, кормления, перед началом перемещения или в движении. При передвижении самка издает такой сигнал не только будучи лидером, но и следуя за птенцами. Часто этот звук является ответом на сигнал «дискомфорта» птенцов.

2.4. 3. К сожалению, мы не располагаем записями звуков, издаваемых самкой в тот момент, когда она «предлагает» обсохшим птенцам покинуть гнездо. Мы несколько раз слышали эти специфические сигналы: в Аскании-Нова их издавали самки, стоя на земле около деревьев с дуплами или гнездовыми домиками, в которых находились вылупившиеся за несколько часов до этого птенцы; в Москве самка с такими сигналами отходила на несколько метров от гнезда, расположенного на полу чердака, и вновь возвращалась к нему, пока птенцы не последовали за ней к вентиляционному отверстию. Эти звуки больше всего напоминают контактные сигналы самок, однако даже на слух несколько отличаются от них.

2.5. Сигнал в полёте. Звук тональной структуры, сонограмма имеет стропилообразную форму (рис. 5В). Издаётся одиночными слогами с довольно чёткой периодичностью. Максимальная основная частота сигнала, издаваемого самками в полёте, может быть как достаточно низкой (1,033 кГц), так и очень высокой (6,201 кГц); в целом ее диапазон несколько уже возможного диапазона максимальных основных частот аналогичного сигнала самца. В то же время у самок, как и у самцов, максимальные основные частоты оказались либо относительно низкими (1,033–2,497 кГц; $n = 9$), либо достаточно высокими (3,531–6,201 кГц; $n = 30$); ни на одной записи нет сигналов с максимальными основными частотами в диапазоне от 2,5 до 3,5 кГц. Поэтому, как и в случае с соответствующими сигналами самцов, мы проанализировали отдельно низко- и высокочастотные сигналы (2.5. 1 и 2.5. 2, соответственно). Длительность этого сигнала у самок варьирует от 121,9 до 397,6 мс ($n = 39$), причем среднее значение длительности низкочастотных сигналов на 60,5 мс меньше, чем высокочастотных. В отличие от самцов, у которых аналогичная корреляция между значениями максимальной основной частоты и длительности недостоверна, у самок она оказалась достоверной ($r = 0,78$, $p < 0,05$, $n = 39$).

Этот сигнал, наряду с сигналом в полёте самца, является также одним из наиболее «слышимых» и наиболее часто описываемых звуков, издаваемых огарями.

2.6. Сигнал бедствия (ужаса). Звуки гармонической структуры, громкие и резкие, сонограмма частотной модуляции имеет узкую стропилообразную форму (рис. 6В). Издаётся как в виде одиночных слогов, так и в сериях от 2 до 20 пульсов. Максимальная основная частота колеблется от 1,089 до 2,411 кГц, длительность варьирует в очень широких пределах: от 52,2 мс до 1,045 с ($n = 33$).

Как и самцы, самки издают такие сигналы крайне редко, только в экстремальных ситуациях. Анализируемые сигналы записаны от самки, попавшей в ловушку, и самки, которую в вольере преследовал человек с сачком.

2.7. Шипение. Широкополосный, долгий звук, имеющий шумовую структуру. Сонограмма частотной модуляции имеет форму широких столбцов, характерных для шумовых сигналов (рис. 7). На слух можно хорошо различить три разных варианта шипения: негромкое, напоминающее шипение змеи; звук, похожий на тяжелое напряженное дыхание; и, наконец, довольно громкое «рычание».

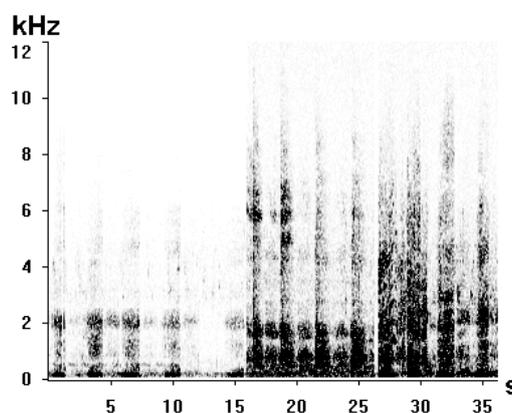


Рис. 7. Сонограмма шипения самки огаря.

Fig. 7. Spectrogram of female's hiss sound.

В первом случае (2.7. 1) сигнал издается как в виде одиночных слогов, так и в сериях от 2 до 12 пульсов в секвенции. Максимальная основная частота лежит в диапазоне либо относительно низких частот (1,033–2,239 кГц, $n = 10$) (2.7. 1а), либо достаточно высоких (4,306–5,167 кГц, $n = 18$) (2.7. 1б). Длительность большинства сигналов – от 902,7 мс до 2,31 с ($n = 16$); у одной из птиц длительность двух таких сигналов в серии из трех составила 6,394 и даже 10,179 с.

Во втором случае (2.7. 2) сигнал издаётся только в виде серий от 4 до 15 пульсов в секвенции. Максимальная основная частота колеблется от 2,239 до 5,512 кГц, длительность изменяется от 670,5 мс до 4,171 с ($n = 24$). У двух птиц были зафиксированы сигналы, по своим параметрам сильно выделяющиеся из остальной выборки: сигнал длительностью 12,167 с (макс. осн. частота 5,167 кГц) в серии из 7 сигналов средней длительностью 1,068 с и высокочастотный короткий сигнал (6,029 кГц, 203 мс) в серии из 15 сигналов с соответствующими средними показателями 3,384 кГц и 1,579 с.

И, наконец, сигнал, похожий на рычание (2.7. 3), может издаваться как в виде одиночных слогов, так и длительными сериями до 27 пульсов в секвенции. Максимальная основная частота колеблется от 1,550 до 3,617 кГц, длительность – от 487,6 мс до 1,785 с ($n = 26$).

Мы слышали шипение самок огарей, насиживающих кладки в дупле дерева, в гнездовых домиках (в Аскании-Нова) и в гнезде, расположенном на полу на чердаке жилого дома (в Москве). Самки шипели при приближении к гнезду человека, при этом они «распластывались» на гнезде, частично раскрыв крылья и плотно прижавшись к кладке. Все эти случаи относятся к поздним стадиям насиживания, когда оно становится наиболее плотным; возможно, на более ранних стадиях самки предпочитают покинуть гнездо заблаговременно, не дожидаясь приближения потенциального источника опасности вплотную. Образцы анализируемых звуков были записаны у самок, насиживавших кладки в гнездовых домиках с длинными входными «коридорами», частично врытых в землю, т.е. имитировавших норы. Самки издавали шипение, обнаружив микрофон, установленный под крышкой домика: сначала – тихое, похожее на шипение змеи, затем – более громкое, «агрессивное», с резким придыханием; каждая такая звуковая посылка заканчивалась несколькими ударами клювом по микрофону. И, наконец, когда возбуждение самки еще более нарастало, она начинала издавать звук, похожий уже не столько на шипение, сколько на агрессивное рычание. Переход к третьей стадии шипения – «рычанию» – осуществлялся особенно быстро во время наклева яиц и появления первых птенцов. На одной из записей, сделанных в этот период, есть только «рычание», а шипение первого и второго типов отсутствует.

О. Л. Силаева, посвятившая специальное исследование изучению сигнала шипения в разных систематических группах животных, определяет его функцию как «депрессивно-оборонительную» и «превентивно-агрессивную» (Силаева, 1996). Особый интерес представляет интереспечность этого сигнала: на него адекватно реагируют животные других видов. Шипение птиц чаще всего имитирует звуки, издаваемые змеями, и служит предупреждением для потенциальных хищников у птиц-дуплогнездников (например, у сов и синиц – см. Мальчевский и др., 1976; Пукинский, 1977; Силаева, 1990). В литературе существуют указания на

использование сигнала шипения насиживающими самками огаря (Johnsgard, 1978) и австралийской пеганки (*Tadorna tadornoides*): «если побеспокоить самку во время насиживания, она издаёт низкое шипение, которое становится громче в случае продолжения угрозы» (Rogers, 1990). Е. П. Спангенберг считал, что громкое шипение самки огаря, напоминающее шипение крупной змеи, отпугивает лисиц, в жилых норах которых иногда гнездятся огари (Спангенберг, 1986; см. также: Лалев, 1986).

2.8. Сигнал насиживающей самки. На поздних стадиях насиживания самки огаря, как и самки многих других выводковых птиц, издают специфические звуки, находясь на гнезде. По мнению А. В. Тихонова, это должен быть типичный призывный сигнал самки, который способствует синхронизации развития эмбрионов и является одной из составляющих импринтинга еще не вылупившихся птенцов на свою мать (Тихонов, 1977а, б, 1986). Нам удалось сделать лишь две качественные записи таких сигналов; они отличались низким диапазоном частот (0,349–0,644 кГц) и существенной длительностью: 989 мс и 1,435 с.

2.9. Сигналы при спаривании. Нам ни разу не приходилось слышать никаких звуков, издаваемых самками ни до, ни после спаривания, хотя в литературе существуют указания на существование у самок огаря посткопуляторных сигналов (Johnsgard, 1965; Cramp, Simmons, 1977).

Таблица 3

Некоторые параметры акустических сигналов самки

Table 3

Some characteristics of female acoustic signals

Тип сигнала Signal	Параметры сигнала Characteristics				Кол-во особей/ сигналов Number of ind. /records
	f_{\max} , кГц f_{\max} , kHz $x \pm SD$	f_{\min} , кГц f_{\min} , kHz $x \pm SD$	$f_{\text{ср}}$, кГц $f_{\text{ср}}$, kHz $x \pm SD$	Длительность, мс Duration, ms	
2.1	1,019 ± 0,339	0,329 ± 0,102	0,345 ± 0,115	370,1 ± 124,6	6/23
2.2	1,703 ± 0,135	1,127 ± 0,501	0,846 ± 0,394	266,4 ± 81,9	5/14
2.3	1,791 ± 0,507	1,142 ± 0,279	1,075 ± 0,240	220,8 ± 47,6	4/15
2.4. 1	1,870 ± 0,279	0,885 ± 0,227	1,043 ± 0,501	301,3 ± 18,6	2/10
2.4. 2	1,725 ± 0,060	0,936 ± 0,166	1,065 ± 0,344	570,3 ± 331,1	6/48
2.5. 1	1,548 ± 0,236	0,823 ± 0,345	1,134 ± 0,489	230,1 ± 76,4	10/30
2.5. 2	5,411 ± 0,334	2,232 ± 1,665	1,650 ± 0,174	290,6 ± 30,6	4/9
2.6	1,851 ± 0,211	1,204 ± 0,286	1,214 ± 0,304	247,8 ± 55,9	5/33
2.7. 1a	1,640 ± 0,321	1,068 ± 0,876	0,797 ± 0,465	1320,9 ± 121,2	3/10
2.7. 1б	4,621 ± 0,263	2,670 ± 0,293	2,117 ± 0,359	1581,6 ± 37,3	2/18
2.7. 2	3,580 ± 0,361	2,256 ± 0,245	1,915 ± 0,259	1307,6 ± 256,8	3/25
2.7. 3	2,521 ± 0,551	1,652 ± 0,286	1,598 ± 0,303	990,7 ± 233,3	1/26

3. Акустический репертуар птенцов

3.1. Ориентировочные сигналы имеют трелевую пульсирующую структуру. Форма сонограммы – колоколообразная, типичная для птенцов гусеобразных (Тихонов, 1986), последовательность звуковых посылок образует прерывистую синусоиду (рис. 8). Пульсы издаются с неопределённо чередующимися интервалами, ритм их излучения не превышает 4 пульсов в минуту. Максимальная основная частота колеблется от 3,100 до 3,789 кГц, длительность – от 43,5 до 319,3 мс ($n = 18$).

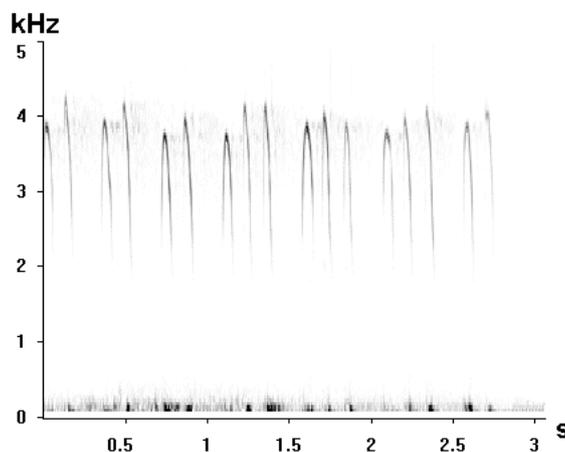


Рис. 8. Сонограмма ориентировочного сигнала птенца огаря в возрасте около 1 недели.
Fig. 8. Spectrogram of the orientation signal in a week-old duckling.

Эти сигналы служат птенцам огаря для дистантной связи, обеспечивая соединение с родителями при потере визуального контакта с ними. При увеличении ритма сигналов, издаваемых птенцом, ориентировочные сигналы становятся сигналами «дискомфорта» (Тихонов, 1977а), вызывающими поисковую реакцию у родителей и других птенцов выводка. Таким образом, взаимная акустическая ориентация птенцов в выводке имеет важное адаптивное значение, обеспечивая один из механизмов его интеграции (Тихонов, 1977а). При изучении влияния социального окружения на вокализацию утят кряквы также оказалось, что частота сигналов этого типа достоверно выше в отсутствие визуального контакта с другими утятами (Hicinbothom, Miller, 1999). Авторы, однако, сомневаются в том, что сигнал дискомфорта служит для привлечения внимания матери или sibсов: они сами довольно редко наблюдали какую-либо реакцию самки и других птенцов на такие сигналы.

3.2. Сигналы тревоги имеют тональную организацию; трелевых сигналов тревоги, свойственных некоторым другим видам пластинчатоклювых птиц (Тихонов, 1986), для птенцов огаря нами ситуативно не выявлено.

Сигналы издаются небольшими сериями до 4 импульсов в одной секвенции. Сонограмма имеет форму линейного спектра с маленьким числом гармоник. Максимальная основная частота колеблется от 0,344 до 2,067 кГц, длительность изменяется от 473,1 мс до 1,292 с ($n = 4$). Средние величины этих параметров рассчитывать не имеет смысла из-за значительного разброса их крайних значений при малой величине выборки (4 сигнала, записанные от 3 птиц). Сигналы тревоги можно услышать от птенцов огаря в случае опасности, но, по нашим наблюдениям, очень редко: спасаясь от нападений чайки и атак других огарей, при внезапном появлении человека и в прочих «критических» ситуациях после подачи родителями сигнала тревоги (см. 1.1, 2.1) птенцы немедленно ныряли. От птенцов, находившихся на суше, мы ни разу не слышали таких сигналов.

3.3. «Комфортные» сигналы – сигналы трелевой организации. Они представляют собой гомотипические секвенции, включающие 4–8 импульсов. Максимальная основная частота колеблется от 2,756 до 4,823 кГц, длительность изменяется от 34,8 до 455,7 мс ($n = 42$). «Комфортные» сигналы птенцы издают в спокойной ситуации, обычно отдыхая с родителями на суше или на воде. Они сопровождают процесс согревания, чистку оперения, контакты с родителями и другими птенцами. Эти звуки служат индикаторами положительного физиологического и «социального» состояния птенцов. Считается, что издавание «комфортных» трелей одним из птенцов инициирует аналогичное поведение других членов выводка (Тихонов, 1986).

3.4. Сигналы «приветствия» – сигналы трелевой организации, представляющие собой секвенцию из 3–7 импульсов. Максимальная основная частота колеблется от 1,722 до 4,134 кГц, длительность изменяется от 502,1 до 827,2 мс ($n = 9$).

На слух сигналы «приветствия» огарят отличаются от «дискомфортных» сигналов учащенным испусканием импульсов. Количество импульсов в секвенциях в сигналах «приветствия» огарят ближе к этому показателю в аналогичных сигналах птенцов гусей и казарок; у утят речных и нырковых уток такой сигнал включает 3–4 импульса (Тихонов, 1986). Сигналы «приветствия» можно часто услышать, когда родители – как самка, так и самец – прилетают к птенцам после временного отсутствия, или когда одна из взрослых птиц пролетает над выводком. Интересно, что такие сигналы могут быть обращены не только к родителям: мы неоднократно слышали их от огарят, над которыми пролетали чужие огари (в том числе в присутствии родителей).

Такие же четыре типа сигналов описаны для гусят (ten Thoren, Bergmann, 1987a, б). Авторы, однако, отмечают, что, несмотря на структурные и контекстуальные различия этих сигналов, они связаны друг с другом переходными формами и в принципе могут считаться единой системой сигналов. В четыре основные категории объединяют семь разных звуков,

издаваемых птенцами пеганки, В. Энглэндер и Х.-Х. Бергманн (Engländer, Bergmann, 1990).

3.5. Сигналы птенцов старшего возраста. Все описанные выше звуковые сигналы характерны для птенцов в первые полтора месяца их жизни. При переходе в V возрастную класс (см. Поповкина, Герасимов, 2000), т.е. в возрасте примерно шести недель, птенцы начинают «покрываться» – издавать звуки, на слух напоминающие контактные сигналы самок (см. 2.4. 2). Эти сигналы имеют гармоническую структуру и издаются как в виде одиночных слогов, так и в виде секвенций от 2 до 5 пульсов в серии. Сонограмма частотной модуляции имеет стропилообразную форму. Максимальная основная частота колеблется от 2,544 до 4,135 кГц, длительность – от 531,8 до 601,9 мс (n=7). С такими звуками птенцы часто следуют друг за другом и за самкой, поддерживая акустический контакт при передвижениях.

«Ломка голоса» была детально описана для серого гуся и белошекой казарки. Она происходит у них постепенно в процессе созревания, связана с изменением морфологических звукопроизводящих структур и впервые отчетливо проявляется примерно на 40-й день жизни птиц (ten Thoren, Bergmann, 1987a, б). У птенцов пеганки «ломка голоса» (частичное замещение тональных сигналов нечетко различимыми элементами шумовой структуры) происходит на 60–70 день (Engländer, Bergmann, 1990).

Таблица 4

Некоторые параметры акустических сигналов птенцов

Table 4

Some characteristics of duckling acoustic signals

Тип сигнала Signal	Параметры сигнала Characteristics				Кол-во особей/ сигналов Number of ind. /records
	f_{max} , кГц f_{max} , kHz $x \pm SD$	$f_{нач}$, кГц f_{ini} , kHz $x \pm SD$	$f_{кон}$, кГц f_{fin} , kHz $x \pm SD$	Длительность, мс Duration, ms	
3.1	$3,416 \pm 0,071$	$0,330 \pm 0,028$	$0,221 \pm 0,058$	$100,2 \pm 99,1$	6/18
3.3	$3,653 \pm 0,418$	$2,409 \pm 0,495$	$2,591 \pm 0,242$	$213,7 \pm 51,1$	8/42
3.4	$3,001 \pm 0,551$	$0,258 \pm 0,041$	$0,229 \pm 0,081$	$609,2 \pm 40,9$	6/9
3.5	$3,390 \pm 0,077$	$0,304 \pm 0,042$	$0,304 \pm 0,042$	$564,5 \pm 2,0$	4/7

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Несмотря на то, что практически все звуковые сигналы огарей описаны нами в контексте специфических ситуаций, мы хотим отметить, что организация основных компонентов системы акустической коммуникации этого вида соответствует двум принципам, выделенным Г. Н. Симкиным (1972, 1977): мультифункциональности и «параллельного кодирования». Первый выражается в том, что один вид сигнала может нести различную смысловую нагрузку – не только в разных ситуациях, но иногда и одновременно. Ведущая роль мультифункционального сигнала, согласно явлению ситуационного кодирования (Симкин, 1977; 1982), определяется в каждый конкретный

момент тонкими особенностями ситуации. Принцип же «параллельного кодирования» позволяет путем комбинации различных сигналов передавать сходные по функциональному смыслу сообщения.

Акустический репертуар обыкновенного огаря достаточно своеобразен, и звуки, издаваемые этими птицами, существенно отличаются от звуков как уток, так и гусей. Даже сравнение большинства звуковых сигналов огарей с сигналами пеганки (*Tadorna tadorna*) – одного из немногих видов гусеобразных птиц, акустический репертуар которых изучен весьма детально (см. Riebeschl-Fedrowitz, Bergmann, 1984; Ergländer, Bergmann, 1990; Timcke, Bergmann, 1994) – почти невозможно из-за их несхожести. Вероятнее всего, наиболее близкий набор акустических сигналов можно обнаружить у других представителей рода *Tadorna* (*T. cana*, *T. radja*, *T. variegata* и *T. tadornoides*), репертуары локомоторных поведенческих актов которых имеют много общего друг с другом и с репертуаром обыкновенного огаря (Williams, 1979; O'Brien, 1990; Rogers, 1990). К сожалению, нам не удалось обнаружить достаточно полных описаний звуковых сигналов ни одного из этих видов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы с удовольствием выражаем огромную признательность нашим друзьям и коллегам: О. Г. Орленевой, много лет назад вдохновившей одного из авторов на начало работ по изучению акустических сигналов огарей; В. Н. Зубко и А. С. Мезинову за помощь при работе в поле; И. А. Володину и В. В. Иваницкому за помощь в освоении обработки сигналов, а также им и И. Р. Бёме за ценные консультации. Е. Е. Краева оказывала нам неоценимую помощь и поддержку на всех этапах работы, а М. Н. Дементьев любезно согласился нарисовать птиц. Отдельное большое спасибо Ю. А. Реуту, приложившему много усилий для того, чтобы разделенные значительным расстоянием авторы могли постоянно поддерживать связь друг с другом.

ЛИТЕРАТУРА

- Банников А. Г., Тарасов П. П. 1957. К биологии огаря. – Труды Бюро кольцевания, вып. 9. М.: 208–214.
- Володин И. А. 1990а. Поведенческий репертуар краснозобой казарки *Rufibrenta ruficollis* (Anserini, Anseriformes). 1. Двигательное поведение. – Зоол. журн., 69 (9): 57–66.
- Володин И. А. 1990б. Поведенческий репертуар краснозобой казарки (*Rufibrenta ruficollis*). 2. Акустическое поведение. – Зоол. журн., 69 (10): 98–106.
- Володина Е. В., Володин И. А. 2003. Вокальный репертуар и индивидуальная изменчивость криков рыжей свистящей утки. – Казарка, 9: 67–77.
- Гуртовая Е. Н. 1990. Этологические демонстрации и другие формы поведения белых гусей (*Anser c. caerulescens*) в период гнездования. – Зоол. журн., 69 (1): 86–98.

- Дергунов Н. И. 1928. Дикая фауна Аскании. – Степной заповедник Чапли – Аскания-Нова (ред. Колодько М. Н., Фортунатов Б. К.). М. -Л., Гос. изд-во: 1–200.
- Долгушин И. А. 1960. Птицы Казахстана. Т. 1. – Алма-Ата, изд-во Академии наук Казахской ССР: 1–469.
- Зубко В. Н., Поповкина А. Б., Гавриленко В. С., Семенов Н. Н. 1998. Популяция огаря в заповеднике «Аскания-Нова»: история формирования и современное состояние – Казарка, 4: 231–243.
- Зубко В. Н., Мезинов А. С., Поповкина А. Б. 2003. Особенности гнездования огаря в заповеднике «Аскания-Нова» – Казарка, 9: 183–213.
- Исаков Ю. А. 1952. Семейство Утиные – Птицы Советского Союза. т. 4. М., Советская наука: 344–636.
- Кречмар Е. А. 2003. Тревожные дуэты белолобого гуся, *Anser albifrons*. – Зоол. журн., 82 (10): 1239–1249.
- Лалев А. Н. 1986. Наблюдения върху червения ангъч (*Tadorna ferruginea* Pall.) отглеждан при волиерни условия, заедно с лисици. – Орнит. информ. бюлетин, 19–20: 12–21.
- Лепинских Г. 1982. Огарь в Бурятии – Охота и охотничье хоз-во, 12: 14–15.
- Лысенко В. И. 1991. Гусеобразные. – Фауна Украины. Т. 5. Птицы. Вып. 3. Киев, Наукова думка: 1–208.
- Мальчевский А. С., Голованова Э. Н., Пукинский Ю. Б. 1976. Птицы перед микрофоном и фотоаппаратом. Л, изд-во Ленинградского ун-та: 1–207.
- Панов Е. Н. 1978. Механизмы коммуникации птиц. М., Наука: 1–304.
- Поповкина А. Б., Герасимов К. Б. 2000. Определение возраста птенцов обыкновенного огаря по степени развития оперения. – Казарка, 6: 181–186.
- Поповкина А. Б., Орленева О. Г. 1991. Акустическая и визуальная коммуникация обыкновенного огаря (*Tadorna ferruginea* Pall.) в период вождения выводков. – Мат. 10-й Всес. Орнит. Конф., г. Витебск, 17–20 сентября 1991 г. Ч. 2, кн. 2. Минск, Навука і тэхніка: 53–54.
- Потапов Р. Л. 1966. Птицы Памира. – Труды ЗИН АН СССР, т. 39. М. -Л., Наука: 3–119.
- Пукинский Ю. Б. 1977. Жизнь сов. Л., изд-во ЛГУ: 1–240.
- Рябицев В. К. 2001. Птицы Урала, Приуралья и Западной Сибири: Справочник-определитель. – Екатеринбург, изд-во Уральского ун-та: 1–608.
- Симкин Г. Н. 1972. Акустические отношения у птиц. – Орнитология, 10: 111–122.
- Симкин Г. Н. 1974. Семиотический анализ акустических систем сигнализации птиц. – Материалы VI Всесоюзн. орнит. конф. Ч. I. М., изд-во Моск. ун-та: 107–109.
- Симкин Г. Н. 1982. Актуальные проблемы изучения звукового общения птиц. – Орнитология, 17: 36–53.
- Спангенберг Е. П. 1986. Записки натуралиста. М., изд-во Моск. ун-та: 1–288.

- Тихонов А. В. 1977а. Акустическая сигнализация и поведение выводковых птиц в раннем онтогенезе. Автореф. дисс.... канд. биол. наук. М.: 1–24.
- Тихонов А. В. 1977б. Звуковое общение эмбрионов и насиживающей самки у выводковых птиц. – Тез. докл. VII Всесоюзн. орнит. конф. Ч. II. Киев, «Наукова думка»: 42–43.
- Тихонов А. В. 1986. Акустическая сигнализация и экология поведения птиц. – М., изд-во Моск. ун-та: 1–240.
- Тугаринов А. Я. 1950. Красная утка. – Атлас охотничьих и промысловых птиц и зверей СССР. Том 1. Птицы. (Под ред. А. Я. Тугаринова и Л. А. Портенко). М. -Л., изд-во АН СССР: 74–75.
- Фесенко Г. В., Бокотей А. А. 2002. Птахи фауни України (польовий визначник). – Київ, Українське товариство птахів: 1–414.
- Abraham R. L. 1974. Vocalization of the mallard (*Anas platyrhynchos*). – *Condor*, 76: 401–420.
- Altmann J. 1974. Observational study of behaviour; sampling methods. – *Behaviour*, 49: 227–265.
- Bergmann H. -H., Helb H. W. 1982. Stimmen der Vogel Europas. BLV Verlagsgesellschaft. Munchen, Wien, Zurich: 1–416.
- Black J. M. 1988. Preflight signalling in swans: A mechanism for group cohesion and flock formation. – *Ethology*, 79: 143–157.
- Cramp S., Simmons K. E. L. (eds.). 1977. The Birds of the Western Palearctic. Vol. 1: Ostrich to Ducks. – Oxford–London–New-York, Oxford University Press: 1–722.
- Engländer W., Bergmann H. -H. 1990. Geschlechtsspezifische Stimmentwicklung bei der Brandente (*Tadorna tadorna*). – *Journal für Ornithologie*, 131 (2): 174–176.
- Fischer H. 1965. Das Triumphgeschrei der Graugans (*Anser anser*). – *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 22 (3): 247–304.
- Hausberger M., Black J. M., Richard J. -P. 1991. Bill opening and sound spectrum in Barnacle Goose loud calls: individuals with ‘wide mouths’ have higher pitched voices. – *Anim. Behav.*, 42: 319–322.
- Hicinbothom G. M., Miller D. B. 1999. The influence of social context on the vocalizations of Mallard ducklings (*Anas platyrhynchos*). – *Bird Behavior*, 13: 47–57.
- Johnsgard P. A. 1965. Handbook of waterfowl behaviour. – London. Constable Co., Ltd.: 1–378.
- Johnsgard P. A. 1978. Ducks, Geese, and Swans of the World. Univ. of Nebraska Press, Lincoln & London: i–xxii; 1–404.
- Lamprecht J., Kaiser A., Peters A., Kirchgessner C. 1985. Distance call duets in bar-headed Geese (*Anser indicus*): co-operation through visual relief of the partner? – *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 70 (3): 211–218.

- O'Brien R. M. 1990. *Tadorna radjah* Radjah Shelduck. – Handbook of Australian, New Zealand and Antarctic Birds (Marchant S., Higgins P. J., coordinators). Vol. 1, part B. Melbourne, Oxford University Press: 1218–1222.
- Radesäter T. 1974. Form and sequential associations between the triumph ceremony and other behaviour patterns in the Canada goose (*Branta canadensis*) – *Ornis Scand.*, 5: 87–101.
- Riebesehl-Fedrowitz J., Bergmann H. -H. 1984. Das Lautinventar der Brandente (*Tadorna tadorna*) in seiner Bedeutung für die systemetische Stellung der Art. – *Bonn. Zool. Beitr.*, 35 (4): 307–326.
- Rogers D. I. 1990. *Tadorna tadornoides* Australian Shelduck. – Handbook of Australian, New Zealand and Antarctic Birds (Marchant S., Higgins P. J., coordinators). Vol. 1, part B. Melbourne, Oxford University Press: 1210–1218.
- Schwanke W., Rutschke E. 1988. Zur akustischen Kommunikation der Graugans (*Anser anser* L.) unter dem Aspekt des individueller Erkennens. – *Beitrage Vogelkunde*, 34 (2–3): 101–110.
- Sterry P., Cleave A., Clements A., Goodfellow P. 1998. Field Guide to the Birds of Britain and Europe. Dubai, Automobile Association Developments: 1–416.
- ten Thoren B., Bergmann H.-H. 1987a. Veränderung und Konstanz von Merkmalen in der Jugendlichen Stimmentwicklung der Nonnengans (*Branta leucopsis*). – *Behaviour*, 100 (1–4): 61–91.
- ten Thoren A., Bergmann H.-H. 1987b. Die Entwicklung der Lautäußerungen bei der Graugans (*Anser anser*). – *Journal für ornithologie*, 128 (2): 181–207.
- Thorpe W. H. 1961. Bird song: The biology of vocal communication and expression in birds. Cambridge University Press, Cambridge, England: 1–143.
- Timcke A., Bergmann H.-H. 1994. Ein Vogelruf, dessen Form sich im Jahresablauf ändert: der Verbeugungstriller bei der Brandente (*Tadorna tadorna*). – *Journal für Ornithologie*, 135 (1): 95–100.
- Whitford P. C. 1996. Temporal alternation and coordination of calls by paired Canada Geese in Duetted Calling of aggression, territorial and triumph behaviour. – *The Passenger Pigeon*, 58 (3): 249–258.
- Williams M. 1979. The social structure, breeding and population dynamics of paradise shelduck in the Gisborne-East Coast district. – *Notornis*, 26 (3): 213–272.
- Wurdinger I. 1970. Erzeugung, Ontogenie und Funktion der Lautäußerungen bei vier Gänsearten. – *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 27 (3): 257–284.

**VOCAL REPERTOIRE OF RUDDY SHELDUCK:
DESCRIPTION AND SITUATION ANALYSIS OF THE SIGNALS****A. B. Popovkina¹, A. V. Kraev²**¹ Moscow State University, Moscow, Russia; nastya@soil.msu.ru² Askania-Nova Secondary School, Askania-Nova, Ukraine

Vocal repertoire of Ruddy Shelduck (*Tadorna ferruginea*) has been poorly studied so far. However, these birds use numerous and diverse acoustic signals in their communication. We analysed 196 signals of 48 males, 276 signals of 46 females, and 76 signals of 23 ducklings recorded in Askania-Nova Nature Reserve in 1987 and 2003–2004. Avisoft-SASLab Light and Syrinx software was used for sound analysis. Most of the sounds produced by Ruddy Shelducks could be easily distinguished by human ear, and many of them definitely indicate particular state of the bird. That is why we dared to classify the signals according not to their physical characteristics, but to their ‘functional meaning’ (confinement to certain situation and/or accompaniment of particular postures and demonstrations). The following signals were described along with descriptions of the relevant postures and situations: (1) alarm, threat, a number of contact, horror, and flight signals in the birds of both sexes; (2) sounds accompanying ‘submission’ posture and the ‘unity demonstration’ described by the authors in males; (3) sounds accompanying ‘inciting’ and various signals of incubating birds (addressed to embryos and to predators) in females; (4) alarm and greeting signals, sounds of orientation, comfort, discomfort in ducklings under 6 weeks; and (5) first specific signals of young birds older than 6 weeks.