УДК 598.414

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ЭТОЛОГИЯ ЛЕБЕДЕЙ (*CYGNUS*, ANSERIFORMES) МИРОВОЙ ФАУНЫ. 1. МОТОРНЫЕ КОМПОНЕНТЫ ПОВЕДЕНИЯ

© 2007 г. Е. Н. Панов[1], Е. Ю. Павлова[2]

[1]*Институт проблем экологии и эволюции РАН, Москва 119071, Россия*

[2]*Московский зоопарк, Москва 123242, Россия*

e-mail: panoven@mail.ru

Поступила в редакцию 12.12.2005 г.

Степень филогенетической близости 6 видов лебедей мировой фауны варьирует в широком диапазоне. Для уточнения таксономического статуса и филогенетических связей лебедей в течение четырех весенних сезонов (март-июнь) 2002-2005 гг. на прудах Московского зоопарка и на озере в питомнике зоопарка под Волоколамском проводили инвентаризацию оптических и вокальных сигналов всех представителей этой группы гусеобразных, фиксируя наблюдения на видеопленку. Показано, что лебеди Голарктики отличаются в этологическом плане от близких к ним гусей. Наиболее существенные различия касаются конфигурации поз из арсенала агонистического поведения. Межвидовые сопоставления позволяют предположить, что южноамериканский черношейный лебедь представляет собой форму, эволюционно далекую от лебедей и лишь конвергентно сходную с ними. Среди лебедей Старого Света и Северной Америки явно особняком (как друг от друга, так и от прочих видов) стоят черный лебедь и шипун, обладающие лишь поверхностным сходством по этологическим признакам. В компактной группе "северных" лебедей кликун и тундровый лебедь по характеру моторики и вокализации гораздо ближе друг к другу, чем каждый из них по отношению к трубачу. Таким образом, можно без колебаний утверждать, что кликун и трубач представляют собой самостоятельные виды, а не подвиды *C. c. cygnus* и *C. c. buccinator,* как полагают многие систематики.

Внутри обширного отряда Гусеобразных лебеди выглядят на первый взгляд весьма компактной группой, что дает основание большинству систематиков рассматривать все шесть видов мировой фауны в составе единого рода *Cygnus.* При этом, однако, неоднократно указывали на то обстоятельство, что между отдельными представителями группы имеются существенные морфобиологические различия. Так, Джонсгард (Johnsgard, 1965) выделяет в ней два подрода (*Cygnus* s. str. и *Olor).* Важно подчеркнуть, что эти два подразделения явно не равноценны по таксономической структуре. Подрод *Cygnus* включает в себя три резко дифференцированных вида, автохтонные ареалы которых существенно разнесены в пространстве. Это черношейный лебедь, *C. melanocoryphus* (Южная Америка), черный лебедь, *C. atratus* (Австралия), и шипун, *C. olor* (южная половина Евразии) (рис. 1*Б*). Степень морфобиологических различий между этими видами такова, что первые два вида некоторые исследователи выделяли в монотипические роды *(Sthenelides melanocoryphus*; *Chenopsis atratus* - см. например, Hoyo et al., 1992).

Второй подрод (*Olor*) также объединяет три вида, которые, в отличие от вышеназванных, имеют гораздо более тесные генеалогические связи. Тундровый (или малый) лебедь, C. *Columbianus,* имеющий кругополярный ареал, на севере Евразии местами симпатричен с лебедем кликуном, *C. cygnus.* В Северной Америке не исключено локальное совместное обитание тундрового лебедя с лебедем трубачом, *C. buccinator* (рис. 1*А*). Такой характер распространения свидетельствует о том, что процесс географического видообразования закончился в этой группе сравнительно недавно. И действительно, степень морфобиологической дифференциации этих трех форм значительно ниже той, которая обнаруживается при сопоставлении лебедей черношейного, черного и шипуна. Отсюда тенденция таксономистов понижать статус кликуна, трубача и тундрового лебедя до подвидового. Например, с точки зрения Джонсгарда (Johnsgard, 1965), первые два из них представляют собой не более чем географические расы единого вида C. *cygnus.*

Таким образом, степень филогенетической близости между разными видами лебедей варьирует в очень широком диапазоне. На одном его полюсе мы находим сравнительно молодые виды, дивергировавшие, вероятно, на протяжении плейстоцена (Курочкин, 1985). Другой полюс представлен древними видами, характер распространения и высокая степень дифференциации которых позволяют предполагать их полифилетическое происхождение (C. *melanocoryphus*, с одной стороны, и два других представителя подрода *Cygnus* - с другой).

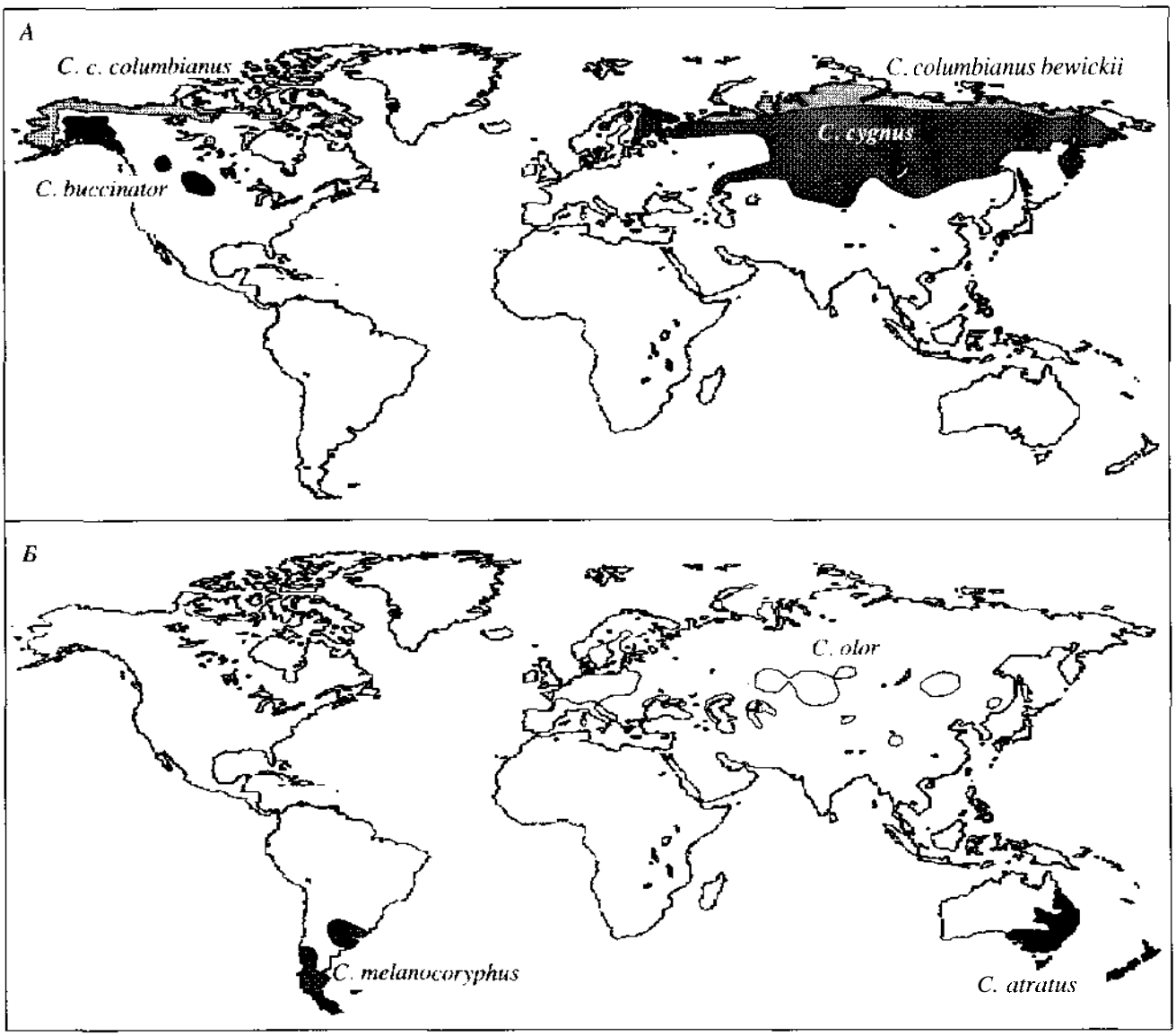

Рис. 1. Ареалы лебедей: *А* - "северных" лебедей - малого (тундрового), кликуна и трубача: *Б* - черношейного лебедя, черного лебедя и шипуна. Автохтонный ареал шипуна показан более темной заливкой, а европейские ареалы, возникшие благодаря вторичному расселению и акклиматизации вида, - более светлой.

Подобная гетерогенность группы наводит на мысль, что статус ее может быть значительно выше родового. В частности, Бутурлин (1935) рассматривает лебедей в ранге подсемейства Cygnipae (точка зрения, принятая в настоящей работе). Более того, по словам этого автора, лебеди больше отличаются от всех прочих таксонов гусеобразных, чем те между собой. Поэтому, продолжает Бутурлин, "...в сущности *без большой натяжки их можно было бы выделить в особое семейство* (курсив наш)". Уточнить таксономический статус этой группы может помочь применение современного сравнительно-этологического анализа (в дополнение к данным морфологии, палеонтологии и молекулярной систематики). Помимо этой задачи в данной работе будет сделана попытка проследить ход эволюции сигнального поведения лебедей.

Водоплавающие птицы семейства Утиных были излюбленным объектом основателей классической этологии (см. например, Heinroth, 1911; Lorenz, 1941, 1951–1953). Их исследования определили устойчивый интерес зоологов к этой группе и задали методы описания и трактовки поведения на многие годы вперед. Описания поведения лебедей можно найти в крупных сводках по птицам (Cramp, 1980), в обобщающих классических трудах (Jonsgard, 1965; Scott and Wildfowl Trust, 1972), а также в статьях, посвященных отдельным видам (Evans, 1977; Limpert, Earnst, 1994). Во всех

Таблица 1. Коллекция лебедей Московского зоопарка по материалам ежегодных информационных отчетов за 2001-2003 гг.

Вид	Самцы	Самки	Пол не определен	Всего	Годы
C. melanocoryphus	3	3	1	7	2003
	2	2	1	5	2002
	3	2	0	5	2001
C. atratus	2	3	6	11	2003
	2	3	5	10	2002
	2	3	4	9	2001
C. olor	7	3	0	10	2003
	6	3	2	11	2002
	4	5	6	15	2001
C. cygnus	1	1	2	4	2003
	0	1	2	3	2002
	0	1	0	1	2001
*C. columbianus bewickii**	2	3	5	10	2003
	2	3	4	9	2002
	3	3	4	10	2001
C. buccinator	2	1	6	9	2003
	2	2	6	10	2002
	3	2	2	7	2001

* На пруду новой территории много лет живет лебедь, соответствующий по фенотипу североамериканской форме *C. c. columbianus.* Эта птица не числится в компьютерной базе данных ISIS.

этих работах поведение представлено в виде перечня демонстраций, поз и звуков, которым придается вполне конкретное функциональное значение (агрессивное, половое и т.д.).

Необходимость отказа от такого подхода была провозглашена еще в 70-х гг. прошлого века, но в области сравнительной этологии новые подходы применяются пока лишь немногими исследователями. На смену традиционному описанию сегодня должно придти исследование целостных систем видоспецифического поведения. Мы полагаем, что потребность в новых методах инвентаризации репертуаров сигнального поведения и классификации их элементов диктует необходимость выработки принципиально новых взглядов на структуру индивидуального поведения. Традиционное резкое его подразделение на повседневную активность, обеспечивающую само существование особи (например, комфортное поведение), процессы репродукции (например, гнездостроительное поведение) и сигнальное поведение, регулирующее процессы коммуникации, оказывается неадекватной основой классификации. Комфортная и гнездостроительная активность, как и многие другие формы поведенческого самообеспечения индивида, в действительности являются важными составными частями сигнального и коммуникативного поведения. Они должны рассматриваться в сравнительной этологии наравне с "демонстрациями" и другими категориями коммуникативных сигналов. Иными словами, основой межвидовых сопоставлений должны служить описания, отражающие целостную сетевую структуру индивидуального поведения, а не просто перечни поз и звуков (Панов, 2005). Описания поведения лебедей на основе такого подхода на сегодняшний день не существует.

В коллекции Московского зоопарка до последнего времени были представлены все шесть видов лебедей мировой фауны. Это побудило авторов использовать эту уникальную возможность для сравнительного этологического исследования этой группы Гусеобразных с целью уточнения филогенетических связей между ее членами. Следует отметить, что таксономические исследования, направленные на выяснения таксономического статуса форм, входят в число основных исследовательских задач, перечисленных во Всемирной стратегии охраны животных зоопарками (1993). Зоопарки традиционно служат ценной и перспективной базой этологических работ, поскольку предоставляют возможности для исследований, которые не всегда могут быть проведены в природе.

Данное сообщение, первое в серии запланированных публикаций, посвящено типологизации и сравнению моторных компонентов сигнального поведения лебедей.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В течение четырех весенних сезонов (март-июнь) 2002-2005 гг. наблюдали за 6 видами лебедей, содержащихся на прудах Московского зоопарка и на озере в питомнике зоопарка в Волоколамском р-не. Кроме того, наблюдения за кликунами были проведены в предгнездовой сезон на водоемах заповедника Аскания-Нова (31 марта–7 апреля 2005 г.). На Большом пруду (площадью 1.936 га) старой территории зоопарка в разные годы наблюдений находились птицы следующих видов: черношейный лебедь (в отделенном от пруда авиарии), черный лебедь, шипун, кликун, трубач и гибрид кликуна и шипуна (1 особь). На пруду новой территории (площадью 0.827 га) в разные годы наблюдений содержались черношейный лебедь, тундровый лебедь и кликун (табл. 1). В зоопитомнике на небольшом исусственно созданном озере объектом исследований послужили малые лебеди *(C. columbianus bewickii)* и шипуны. Среди находящихся на водоемах лебедей каждого данного вида всегда имелась, по крайней мере, одна

размножающаяся или сформировавшаяся пара. Под наблюдением находились птицы различного возраста (от птенцов предыдущего года рождения до особей в возрасте до 20-22 лет). Некоторые из них получены из природы, другие были рождены в неволе и выращены родителями либо людьми. В коллекции присутствовали также "анонимные" особи, условия рождения и выращивания которых были неизвестны, а половая принадлежность на период наблюдений не определена (все сведения получены из компьютерной базы данных ISIS - Международной системы учета животных, используемой в Московском зоопарке).

В Аскании-Нова наблюдения проводили на двух искусственных водоемах (площадью примерно 4 га и 2 га), сообщающихся друг с другом. Под наблюдением находились 9 кликунов (четыре пары и одиночная птица). Все птицы были половозрелыми и до этого в разные годы принимали участие в размножении.

Большинство лебедей не были помечены индивидуально (лишь единичные особи в зоопарке и зоопитомнике имели цветные пластиковые кольца или же нумерованные ошейники), поэтому работа выполнена в основном на анонимном материале. Для проведения дальнейших наблюдений за индивидуально опознаваемыми птицами в настоящее время проведено мечение лебедей пластиковыми цветными кольцами (на прудах зоопарка). Тундровые лебеди в зоопитомнике были помечены шейными ошейниками зимой 2004 г.

Наблюдения проводили в разное время дня в период с 8-30 до 19-00, выделяя "фокальную" птицу, "фокальные" пары или группы птиц. Переход с одного "фокального" объекта на другой был обусловлен сменой форм активности наблюдаемых птиц.

С помощью видеокамер Sony CCD-TR570E и CCD-TR3400E фиксировали все формы повседневной двигательной и акустической активности, уделяя специальное внимание социальным взаимодействиям, включая брачное поведение (табл. 2). Всего отснято 27 видеокассет, общая продолжительность записей 39 ч. Голоса птиц дополнительно записывали на магнитофон Sony TCM-30V.

Хронометрический анализ поведения проводили на оцифрованных видеозаписях методом временных срезов (с разрешением 0.04 с) с использованием компьютерной программы Pinnacle Studio и графического редактора Adobe Photoshop. Иллюстрации выполнены путем прорисовки видеокадров в программе CorelDraw. Анализ звуковых сигналов проведен с использованием компьютерной программы визуализации звука SpectraLab.

Таблица 2. Количество эпизодов спаривания, отснятых на видеопленку

Вид	Число пар, у которых наблюдали копуляцию	Всего копуляций	Из них законченных последовательностей
C. melanocoryphus	2	4	4
C. atratus	Не менее 2*	8	5
C. olor	Не менее 2	5	3
C. cygnus	2	10	4
C. columbianus bewickii	2	4	3
C. buccinator	Не менее 2	11	9

* Птицы не были помечены индивидуально.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Классификация взаимодействий

В основу настоящего исследования положено допущение, что любое изменение в поведении особи, фиксируемое наблюдателем, может восприниматься также и ее социальным партнером и выступает, таким образом, в качестве коммуникативного сигнала. При таком подходе существенно расширяется сфера событий, охватываемых понятием "взаимодействие".

Все многообразие взаимодействий мы подразделяем на три категории, Особенности каждой из них определяются напряженностью социального контекста, которая, в свою очередь, напрямую зависит от уровня мотивации коммуникантов. Поскольку последние два параметра изменяются континуально, выделяемые нами категории взаимодействий также оказываются звеньями континуума, то есть их разграничение может быть проведено лишь с большой долей условности. Подобная схематизация, однако, весьма полезна как аналитический прием описания коммуникативных систем птиц вообще (см. Панов, 1978) и лебедей в частности.

Предлагаемая триада выглядит следующим образом:

1. Взаимодействия "слабые", или "рутинные". Мы включаем сюда все многообразие ситуаций, в которых "повседневное" поведение одной особи может, в принципе, так или иначе воздействовать на линию поведения другой. Эти взаимодействия обслуживаются такими коммуникативными сигналами, которые чаще всего не удается охарактеризовать в терминах целенаправленности и результата, как это возможно сделать применительно к взаимодействиям двух других категорий. Характерным примером рутинных взаимодействий у ле-

бедей может служить синхронное купание потенциальных либо реальных половых партнеров.

2. Краткосрочные взаимодействия эпизодического характера. Сюда относятся, в частности, мимолетные акты агрессии при сокращении дистанции между особями, не связанными тесными персональными узами. Другой пример - так называемая "церемония приветствия" (см. ниже). Она наблюдается при встрече индивидов, входящих в одну и ту же семейную ячейку (в частности, половых партнеров) после более или менее продолжительного периода их пребывания в удалении друг от друга.

Таким образом, эти взаимодействия, в отличие от "рутинных", имеют более или менее очевидную функциональную окраску и могут быть предположительно отнесены к ансамблям агрессивного либо полового поведения.

3. Интенсивные "ключевые" взаимодействия, привязанные к особо значимым ситуациям в жизни особи и/или репродуктивной ячейки - таким как захват территории, формирование пары, копуляция (см. Панов, 1978: 61). Эти взаимодействия характеризуются значительной длительностью. Они отличаются от взаимодействий, о которых речь шла выше, наибольшим богатством репертуаров сигнальных средств и тем, что используемые сигналы выглядят максимально экстравагантными.

Помимо копуляций, структура которых будет подробно рассмотрена в заключительном разделе статьи, в категорию ключевых взаимодействий попадает так называемая "церемония триумфа" (Heinroth, 1911). Согласно работе Скотта с соавторами (Scott and Wildfowl Trust, 1972), "триумф" представляет собой синхронные демонстрации членов сформировашейся пары после успешного завершения ими территориального конфликта. Судя по нашим данным, взаимодействия, аналогичные триумфу, наблюдаются и в иных контекстах. Так, у кликунов и тундровых лебедей они выступают в качестве реакции на приближение агрессивно настроенного шипуна.

Яркий пример ключевого взаимодействия дает "парадирование" самцов шипуна на границе их терррриторий. Каждый в позе угрозы плавает по круговой траектории по свою сторону границы, не пытаясь сблизиться с соперником. Эти взаимные демонстрации могут продолжаться на протяжении десятков минут.

Возвращаясь к принятому нами принципу классификации взаимодействий, необходимо еще раз указать на условность подразделения их на рутинные, эпизодические (обслуживаемые сигналами низкой либо умеренной интенсивности) и ключевые. Так, при определенных условиях "церемония приветствия" может плавно перерасти в "церемонию триумфа". Нередко можно наблюдать короткие эпизоды неполно выраженного предсовокупительного поведения, которое быстро прерывается и потому не может служить стимулятором ответного поведения со стороны партнера. В таких случаях взаимодействие не попадает в категорию ключевых, но может быть расценено лишь как эпизодическое.

В табл. 3 приведены перечни оптических сигналов, наиболее характерных для рутинных взаимодействий, а также церемоний приветствия (из категории эпизодических взаимодействий) и триумфа (ключевое взаимодействие).

Общая схема поведения лебедей в условиях зоопарка

В Московском зоопарке лебеди остаются на полувольном содержании на протяжении всего года. Зимой особи всех видов держатся достаточно компактно около незамерзающих полыней. В этой смешанной группировке отдельные альянсы (пары, в том числе и неразмножавшихся взрослых особей, а также семьи с молодыми прошлого года рождения) поддерживают между собой дистанции, которые лишь незначительно превышают таковые между членами альянсов. Агонистические контакты в это время практически отсутствуют.

В предбрачный период (с конца февраля до середины марта) по мере освобождения зеркала воды от льда альянсы постепенно рассредоточиваются. Члены каждого альянса (будь то брачная пара или группа молодых неразмножающихся сиблингов) большую часть времени проводят вместе. При этом на протяжении дня наблюдается четкая синхронизация действий партнеров в отношении всех форм повседневной активности. Члены пары плавают вместе (параллельными курсами либо тандемом), одновременно купаются, кормятся, выходят на берег и спят там или чистят оперение. Начало купания либо чистки у одного из партнеров явным образом стимулируют аналогичную активность у другого (или других, если речь идет о группе сиблингов). Такое алломиметическое поведение выглядит явно скоординированным и, таким образом, может быть отнесено к категории рутинных взаимодействий.

С приближением брачного периода все чаще приходится наблюдать взаимодействия с использованием ритуализованных сигналов. Во время совместного плавания самца и самки становятся заметными признаки возрастающей половой мотивации. При этом некоторые рутинные взаимодействия перерастают в такие, которые выглядят уже как предкопуляционные, хотя и не заканчивающиеся спариванием.

Изредка члены брачной пары могут на короткое время оказаться вне сферы взаимной видимости. Когда их визуальная связь возобновляется,

Таблица 3. Важнейшие компоненты моторики поведения лебедей в разных типах взаимодействий

Взаимодействия	Уровни интеграции поведения	ЭДА	Вид					
			C. melanocoryphus	*C. atratus*	*C. olor*	*C. cygnus*	*C. columbianus*	*C. buccinator*
Рутинные	Автономные ЭДА	Опускание клюва в воду ("питье") (рис. 4*г*; 6*п*)	+	+	+	+	+	+
		Вздергивание головы клювом вверх (рис. 1*Б*$_1$; 2*А*–2*В*)	+	+	–	–	–	–
		Неглубокие кивки	–	–	–	+	+	+
		Интенсивные кивки (рис. 3)	–	+*	–	–	–	+
		Подергивание второстепенными маховыми вверх (правое и левое крыло поочередно)	–	+	+	+	+	+
Эпизодическое: церемония приветствия	ЭДА как компоненты единиц II уровня (поз и полимодальных демонстраций)	Вздергивание головы клювом вверх (рис. 1*Б*$_1$; 2*А*–2*В*)	+	+	+*	–	–	–
		Клюв под углом вниз (рис. 1*Б*$_3$) при вертикальной шее	–	+	–	+	+	+
		Латеральные повороты головы (рис. 2*В*; 4*ж*–4*к*; рис. 6*ж*, 6*з*, 6*л*–6*о*)	–	–	+**	(+)***	(+)***	(+)***
		Приподнимание второстепенных маховых над спиной (рис. 1*Б*)	–	+	+	–	+	–
Ключевое: церемония триумфа		Вздергивание головы клювом вверх (рис. 1*Б*$_1$; 2*А*–2*В*)	+	+	+	–	–	–
		Латеральные повороты головы (рис. 2*В*; 4*ж*–4*к*; 6*ж*, 6*з*, 6*л*–6*о*)	–	–	+**	–	–	–
		Второстепенные маховые приподняты и развернуты (рис. 1*В*$_3$ внизу)	–	+****	+****	–	+	–
		Интенсивные кивки, воспроизводимые сериями в высоком темпе (рис. 3)	–	–	–	–	–	+
		То же с шеей, вытянутой под углом вперед, и с движениями головы вверх-вниз (рис. 3*А*, 3*Б*)	–	–	–	+	+	–
		Ритмичные взмахи частично или полностью расправленными крыльями (рис. 1*В*$_6$)	–	–	–	+	+	+

Примечание: В рамках объединены ЭДА, воспроизводимые в комплексе.

(+) – слабоинтенсивные, иногда мимолетные движения; * нерегулярно, эпизодически; ** с поклонами (см. текст); *** движения редуцированы; **** подняты высоко и развернуты (также элемент агрессивного поведения).

они тут же сближаются, выполняя при этом упоминавшиеся выше церемонии "приветствия" либо "триумфа". Набор движений, поз и звуков, характерный для церемонии триумфа, члены пары воспроизводят также после мимолетного агонистического контакта самца либо самки с членом какого-либо другого альянса. Впрочем, следует заметить, что эпизоды внутривидовой агрессии на прудах зоопарка сравнительно редки - вопреки тому обстоятельству, что количество особей на единицу площади может быть весьма значительным (по крайней мере, у некоторых изученных видов - см. табл. 1).

Репертуар оптических сигналов

При описании сигнального поведения лебедей мы будем придерживаться комбинаторно-иерархического принципа (Панов, 1978). Для нашей задачи удобно выделить три соподчиненных уровня организации поведения. При таком подходе единица каждого вышестоящего уровня может быть представлена в виде комбинации единиц, относящихся к уровню более низкого ранга. В качестве исходных, базовых единиц первого уровня, из которых строится целостное поведение, мы рассматриваем так называемые элементарные двигательные акты (ЭДА). Некоторые из них оказываются своего рода "вкраплениями", нарушающими монотонность цепи повседневного поведения, что дает нам основание приписывать им самим некую сигнальную функцию (ради удобства последующего изложения эту категорию акций можно обозначить в качестве "автономных ЭДА", перечисленных в строках 1-5 табл. 3).

Однако в большинстве случаев ЭДА выступают в качестве строительных блоков, из которых складываются сигнальные структуры второго уровня организации. К их числу относятся всевозможные демонстративные позы. И, наконец, цепь поведения, представленная как последовательность единиц второго уровня, рассматривается нами как единица третьего уровня интеграции. Именно такой последовательностью акций оказывается поведение каждого из партнеров во время взаимодействия той или иной функциональной окраски (агрессивное, дружественное в церемонии приветствия, предсовокупительное). Важно подчеркнуть, что наряду с единицами второго уровня в репертуаре действий каждого из партнеров могут присутствовать также и автономные ЭДА. Это показано в табл. 3, где одни и те же ЭДА (например, вздергивание головы) присутствуют в репертуарах, обслуживающих все три категории взаимодействий.

Каталог важнейших ЭДА, характерных для лебедей как группы, весьма компактной с точки зрения этолога, приведен на рис. 2. Этот каталог описывает пространство возможностей, определяющих конфигурацию поз у лебедей. Свободное комбинирование ЭДА, отображенных в рядах *А, Б и В,* дает множество поз, континуально связанных друг с другом. Очень многие из отображенных здесь ЭДА можно обнаружить в континууме поведения каждого из шести изученных видов, и лишь некоторые обладают четко выраженной видоспецифичностью, что отражено в развернутом комментарии к этой иллюстрации.

При каталогизации ЭДА мы ориентировались на два вектора. Первый из них отражает нарастание напряженности социального контекста и общего уровня эмоционального возбуждения (или неспецифической активации - см. Панов, 1978: 24). Второй вектор - это нарастание интенсивности движений той или иной части тела, выступающей в качестве демонстративного органа (по терминологии из работы: Geist, 1966). В качестве демонстративных органов, вносящих максимальный вклад в генерацию оптических сигналов у лебедей, мы рассматриваем, во-первых, голову с шеей и, во-вторых, крылья. Континуальноее нарастание "выразительности" сигналов, генерируемых положением и движениями головы и крыльев, показаны на рис. 2 (позиции *Б2-Б7* и *В1–В6*, соответственно).

Говоря о векторе нарастания напряженности контекста, следует разделить ход событий на больших и на коротких временах. В первом случае имеется в виду нарастание половой мотивации особей на начальных стадиях репродуктивного цикла, когда рутинные взаимодействия постепенно перерастают в функционально окрашенные - преимущественно предкопуляционные (в меньшей степени - в агонистические). На малых временах речь может идти, например, об изменении характера сигнализации в моменты периодического нарастания половой мотивации членов брачной пары в преддверии очередного акта копуляции.

Что касается вектора нарастания интенсивности оптических сигналов, то, как можно видеть из рис. 2, практически каждая их категория может быть представлена как континуум, внутри которого интенсивность движений может варьировать от зачаточной, с трудом уловимой наблюдателем, до выраженной в максимальной степени. При этом сам спектр возможных вариаций может служить характеристикой этологической специфики вида.

Автономные ЭДА, выполняющие сигнальную функцию в рутинных взаимодействиях

У лебедей, как и в других таксонах Гусеобразных, невозможно провести резкую грань между комфортным и коммуникативным поведением. В частности, поведение партнеров в предсовокупительных взаимодействиях не отличается, по су-

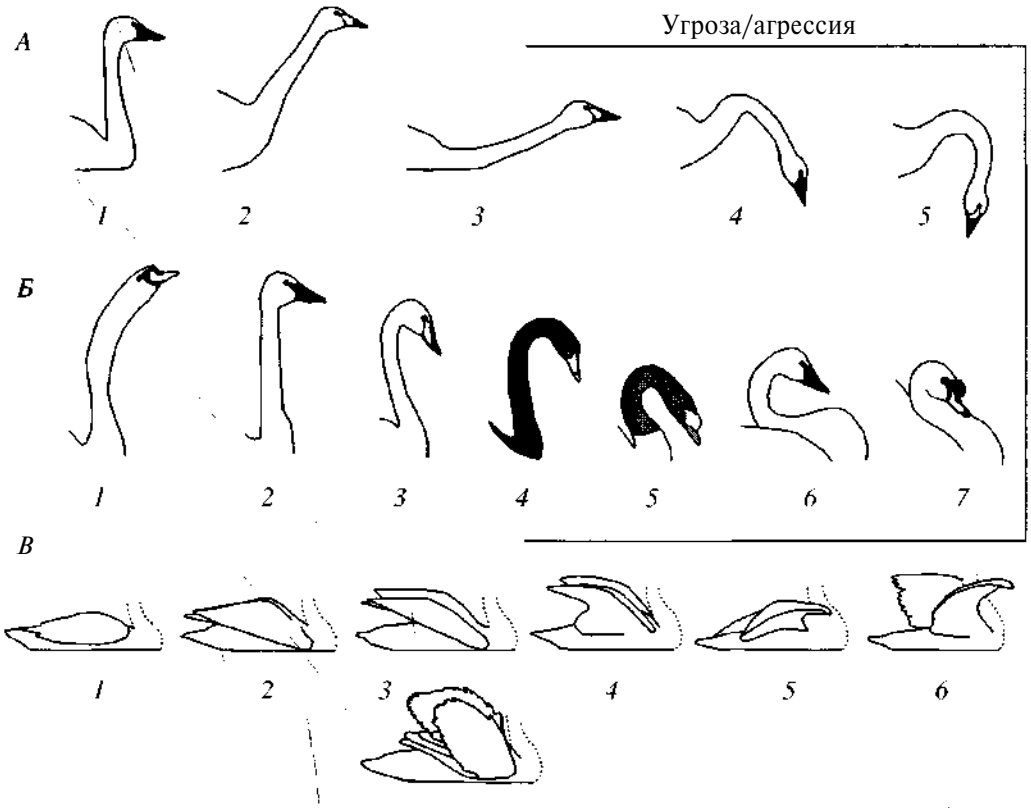

Рис. 2. Пространство возможностей, определяющих конфигурацию поз у лебедей. Комбинирование элементов, показанных в рядах *А, Б* и *В,* дает множество поз, континуально связанных друг с другом. *А* - положение шеи относительно туловища, *Б* - положение головы относительно шеи, *В* — состояние крыльев. Многие из изображенных ЭДА можно найти в репертуарах всех 6 видов, однако некоторые из них наиболее характерны лишь для части видов. Черношейный лебедь $Б_5$; черный лебедь $Б_4$ и ЭДА, сходный с нижней позицией $В_3$;шипун $Б_1$,$Б_7$, $В_3$ (внизу); кликун $А_2$, $А_3$; тундровый лебедь $А_3$, $А_5$, $Б_3$; трубач $А_1$, $Б_2$, $Б_6$. Градации $В_2$–$В_3$ (верх) - $В_0$ типичны для кликуна, малого лебедя и трубача. По кадрам видеосъемки в Московском зоопарке. $А_5$ - по: Evans, 1977. В этой позе птица может подолгу держать голову под водой (см. Johnsgard, 1965: 36).

ществу, от того, что мы видим в начальной фазе истинного комфортного купания. При подготовке к копуляции оба партнера проделывают в непосредственной близости друг от друга нырки шеей и передней частью корпуса (подробнее описание предсовокупительного поведения разных видов см. в заключительной части статьи). Иногда такое поведение приходится наблюдать и в ходе рутинных взаимодействий во внебрачный период. Но более характерны для подобного рода взаимодействий не столь броские действия, которые, на наш взгляд, континуально связаны с описанными акциями купания. Этот континуум, если рассматривать его по нарастающей, выглядит следующим образом: 1) опускание клюва в воду (“питье”); 2) то же, но с латеральными его движениями в воде ("полоскание клюва”); 3) погружение всей головы; 4) погружение головы и шеи; 5) "подпрыгивание" и резкий нырок по инерции с погружением не только шеи, но и всей грудной области.

Особое внимание следует обратить на первое звено этого континуума, которое представляет собой весьма характерный элемент поведения всех без исключения видов лебедей. При погружени клюва в воду происходящее часто выглядит так, словно птица захватывает им воду и даже проглатывает ее, когда шея возвращается в вертикальное положение, а клюв оказывается обращенным кончиком кверху. Эта акция, которую мы в дальнейшем будем называть "питьем", служит стандартным элементом поведения партнеров в предкопуляционных взаимодействиях. Сейчас для нас важно, что питье регулярно наблюдается также и при рутинных контактах социальных партнеров, в частности во время их совместного плавания тандемом, когда эти акции проделываются птицами с очевидной синхронностью.

В этологической литературе по Гусеобразным эту акцию принято называть "демонстративным питьем" (display drinking; см., например, Heymer, 1977: 30). У многих видов уток захват воды клювом синхронизован с резким поклоном и происходит в тот момент, когда клюв на мгновение касается воды. Аналогичное поведение отмечено нами у черного лебедя и трубача.

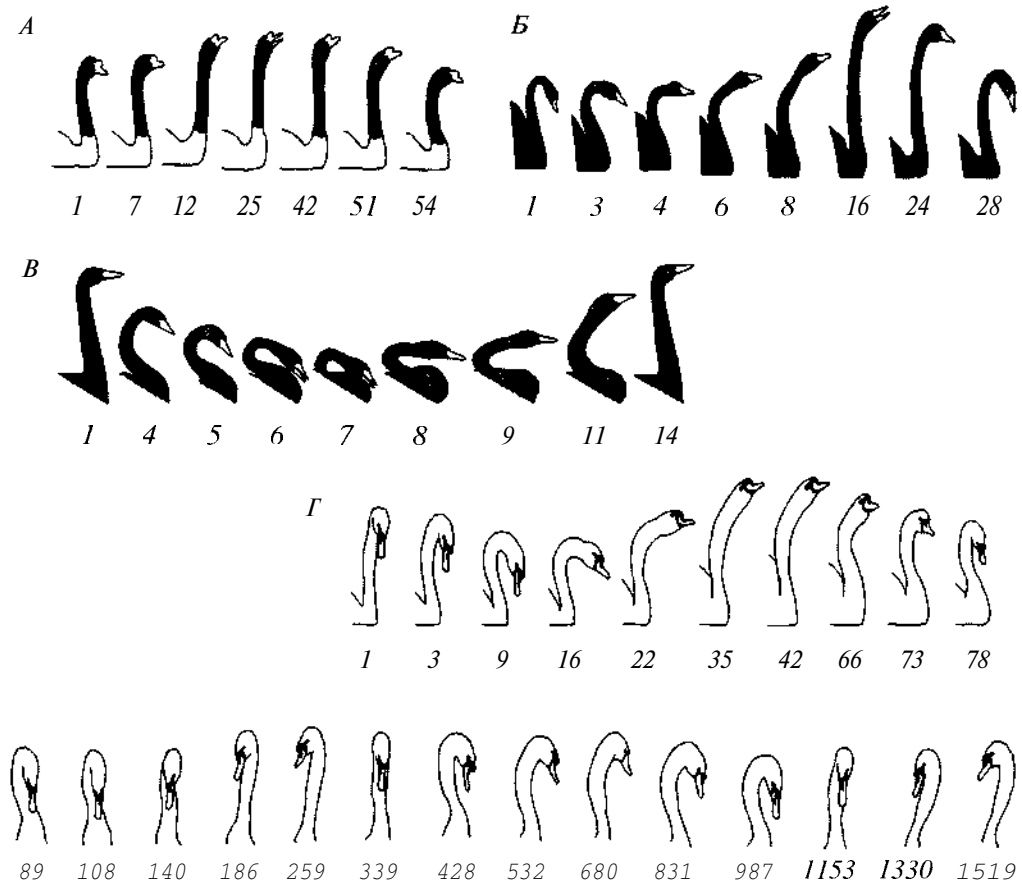

Рис. 3. Движения головы и шеи у черношейного лебедя *(А),* черного лебедя *(Б, В)* и шипуна (Г). Изображения птиц с открытым клювом указывают момент вокализации. Цифры - номера видеокадров при скорости съемки 25 кадров/с.

Мы полагаем, что питье, как и "демонстративное" ныряние, исходно связано с комфортным поведением, поскольку захват воды клювом в норме используется для смачивания оперения во время его чистки. Иногда в ходе рутинных взаимодействий можно наблюдать практически полное совмещение во времени двух следующих акций: мимолетные прикосновения клюва к воде и фазу же - к груди (по типу смещенной чистки оперения).

Другой вариант смещенной чистки оперения, который наблюдается в ходе рутинных взаимодействий, - это мимолетная чистка оперения бока. Нередко ее можно наблюдать непосредственно вслед за прикосновением клюва к груди. Обе эти акции наиболее характерны для поведения шипуна, у которого они (в комплексе с движениями питья) составляют зримую часть тех рутинных взаимодействий, которые с началом брачного сезона постепенно приобретают характер предкопуляционных. Только у этого вида описанные смещенные чистки включены также в истинные предкопуляционные взаимодействия, тогда как у всех прочих видов лебедей чистки имеют место лишь после спаривания - при купании обоих партнеров сразу же вслед за копуляцией.

Сигналы, генерируемые движениями головы и шеи

У всех видов лебедей движения головы и шеи, которые мы рассматриваем в качестве коммуникативных сигналов, воспроизводятся по большей части в сопровождении видоспецифических звуков. Таким образом, здесь мы имеем дело с полимодальными сигналами, которые лишь ради удобства подачи материала позволительно расчленять на моторную и акустическую компоненты (описание последних будет дано в следующем сообщении).

Моторика этих акций обладает очевидной видоспецифичностью. Наиболее просто интересующие нас движения организованы у черношейного лебедя: клюв из стандартного горизонтального положения коротко движется кверху, а шея при этом сохраняет вертикальное положение (рис. *3А).* При кажущемся сходстве подобного рода движений у черношейного и черного лебедей, при ближайшем рассмотрении они оказываются существенно различными. Если у первого вида имеет место только подъем головы, то у второго он скоррелирован с последующим ее опусканием, которое зачастую выглядит в виде короткого кивка (рис. *3Б).*

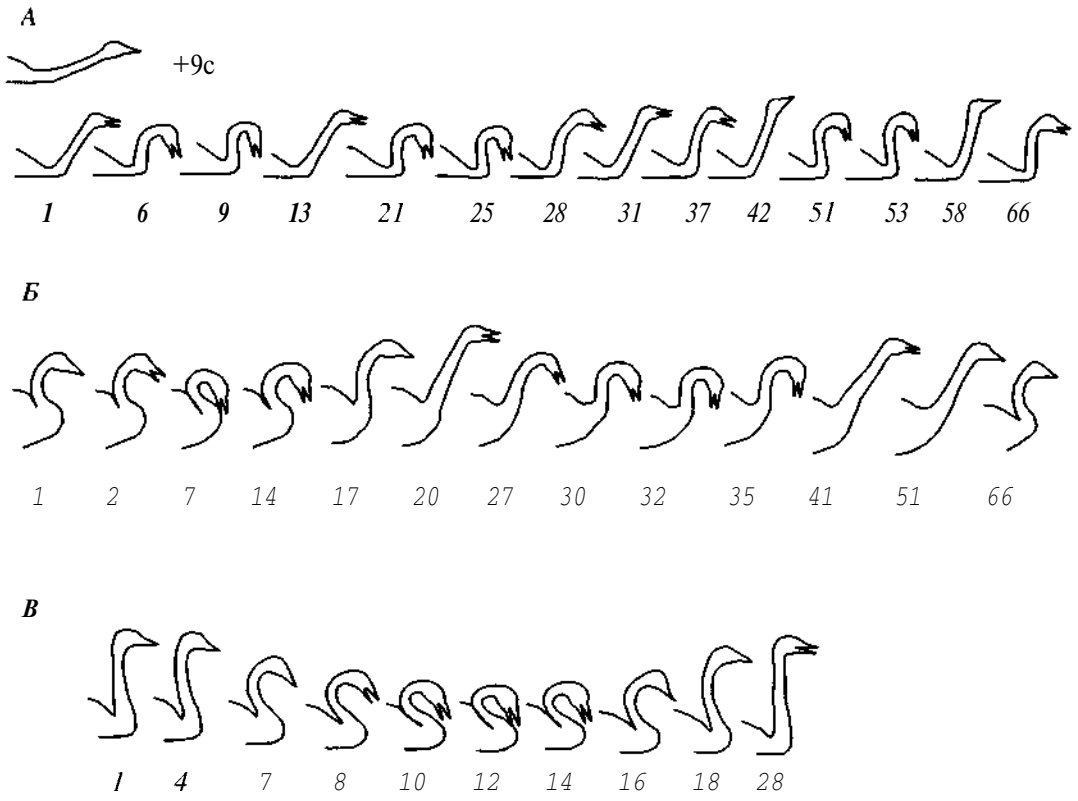

Рис. 4. Интенсивные кивки у тундрового лебедя *(А),* кликуна *(Б)* и трубача *(В).* Изображения птиц с открытым клювом указывают момент вокализации. Цифры - номера видеокадров при скорости съемки 25 кадров/с.

Только один раз за все годы наблюдений (30 апреля 2006 г.), у черного лебедя наблюдали многократные движения шеи, во многом сходные с резкими кивками северных лебедей, особенно - лебедя-трубача (сравни рис. *3В* и 45). Это наблюдение в еще большей степени акцентирует резкие отличия моторики черношейного лебедя как от ЭДА черного, так и всех прочих видов лебедей Старого Света.

Что касается тех ранее описанных движений черного лебедя, которые мы считаем типичным для него (рис. 3*Б*), то они в какой-то мере сближают этот вид с шипуном. Дело в том, что у шипуна вздергивание головы органически вплетено в сложный ансамбль движений, описываемых как последовательность плавных поклонов ("кивки") в сочетании с латеральными поворотами головы из стороны в сторону (рис. *3В).* Каждый цикл, включающий два поклона и, соответственно, два поворота головы (вправо и влево) занимает примерно 2.3 с. При этих движениях короткое оперение шеи приподнято, так что она выглядит утолщающейся по направлению к голове (рис. 3*В*). Всю последовательность описываемых движений, которая может включать в себя до 16 циклов, следует считать единицей второго уровня. Такого рода последовательности служат у шипуна важнейшей составной частью поведенческих ансамблей третьего уровня организации. Речь идет о церемонии приветствия и о предсовокупительных взаимодействиях, где эти круговые поклоны воспроизводятся синхронно обоими партнерами (рис. 7B_{2-4}).

Что касается компактной группы "северных" лебедей (кликун, тундровый и трубач), то у всех этих видов движения шеи и головы подчиняются, в общем, единой схеме. Это поклоны (или кивки), сильно варьирующие по интенсивности от случая к случаю. При низких уровнях общего возбуждения у особей этих видов наблюдаются короткие кивки, при которых шея слегка изгибается вперед лишь в верхней своей части. При этом голова, не меняя стандартного горизонтального положения, коротко движется вниз и тут же возвращается в исходную позицию. В таком выражении эти кивки рассматриваются нами как автономные ЭДА.

По-иному выглядят соответствующие акции при возрастании возбуждения (например, когда птицы вступают в ритуал приветствия). У тундрового лебедя и кликуна интересующие нас движения имеют очень много общего (рис. 2$А_3$, рис. *4А, Б).* Чем выше интенсивность этих движнений, тем чаще они воспроизводятся одновременно с харак-

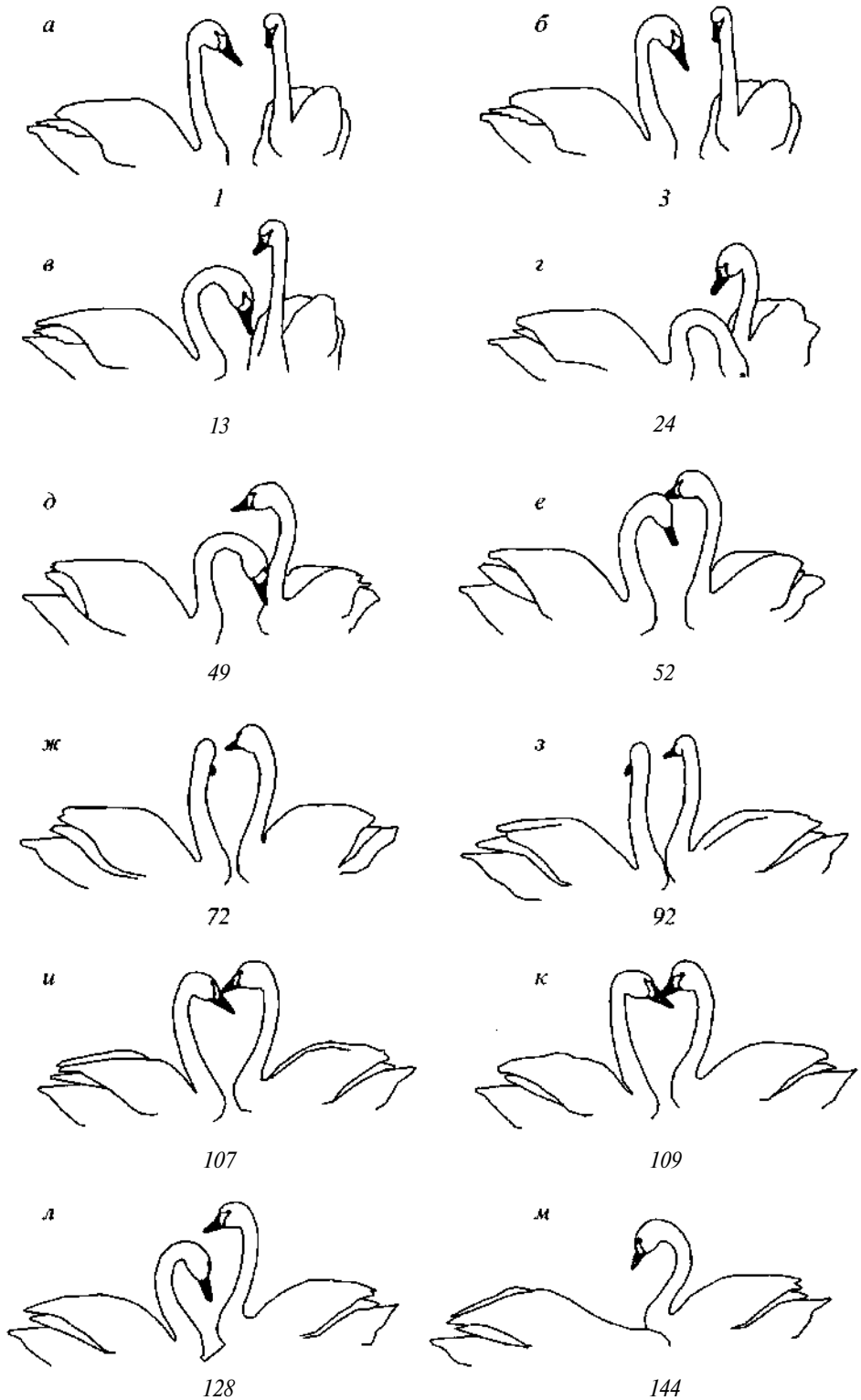

Рис. 5. Церемония приветствия у тундрового лебедя. Цифры - номера видеокадров при скорости съемки 25 кадров/с.

терными движениями крыльев (см. ниже), выступая в таких случаях уже в качестве компоненты сложной демонстрации (второй уровень интеграции; см. табл. 2). У обоих названных видов существует еще один вариант подобного поведения: шея вытянута вперед под острым углом к поверхности воды (рис. $2A_3$, рис. 44 вверху), а ритмичные звуковые сигналы подаются без кивков головы.

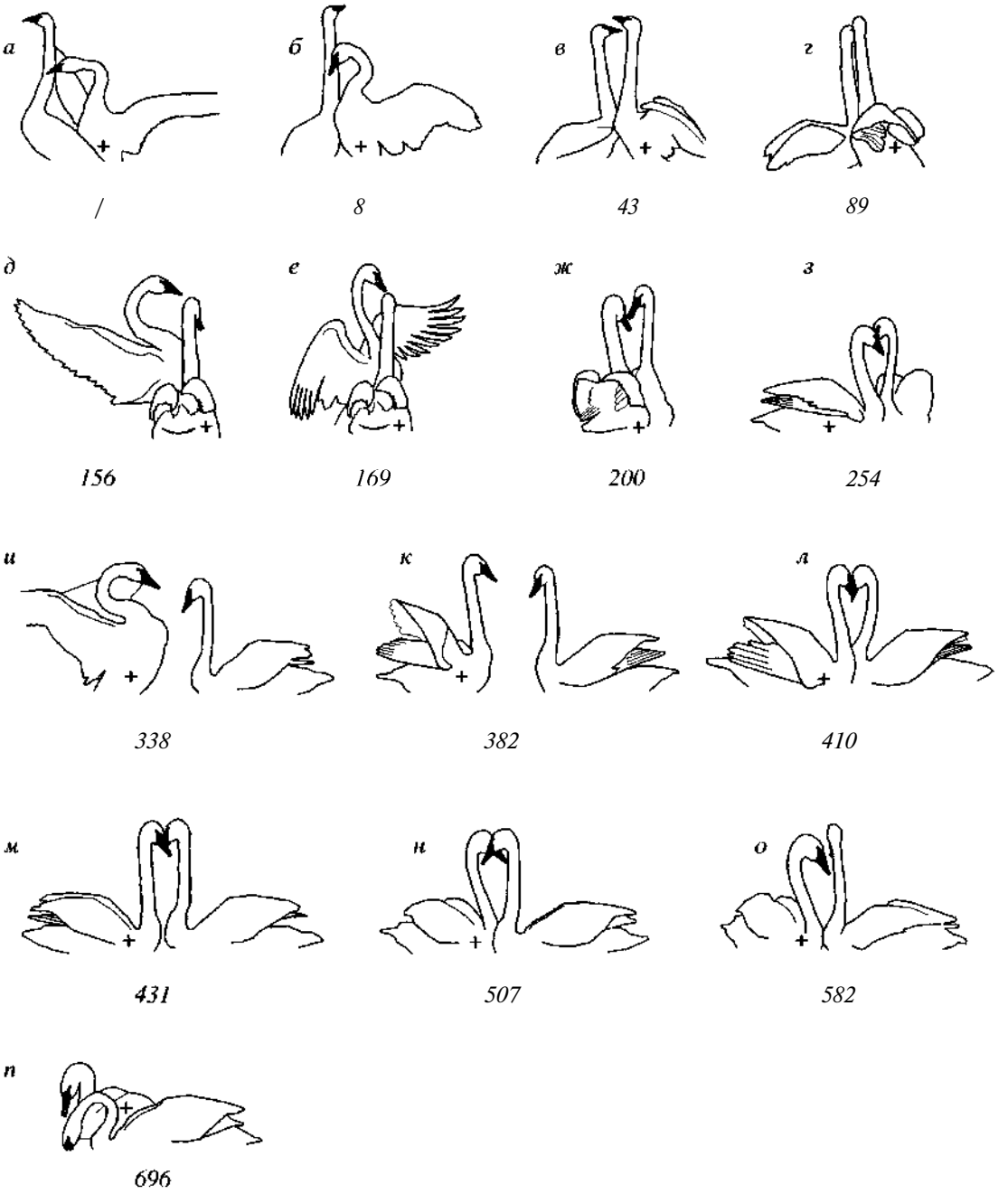

Рис. 6. Последовательность событий в посткопуляционных взаимодействиях у трубача. Крестиком обозначен самец. Цифры - номера видеокадров при скорости съемки 25 кадров/с.

В отличие от тундрового лебедя и кликуна, у трубачей в аналогичных ситуациях наблюдаются короткие резкие поклоны с весьма широкой амплитудой: в начальный момент положение шеи строго вертикально, при движении клюва книзу он зачастую касается воды (если птица на плаву), после чего шея мгновенно полностью выпрямляется (рис. *4В).* Одновременно с поклоном птица подает характерный звуковой сигнал. Следует особо подчеркнуть, что описанные движения отчетливо и устойчиво различаются у кликуна и трубача, что вкупе с резкими различиями в вокализации бесспорно свидетельствует об их неконспецифичности.

У всех трех видов "северных" лебедей описанные кивки следуют друг за другом более или менее плотными сериями. Каждый кивок сопровождается вокальным сигналом. При этом у трубача и кликуна все движения внутри серии более или менее единообразны, тогда как у тундрового ле-

бедя в составе одной серии нередко воспроизводятся два разных варианта кивков. Во всех случаях партнеры по взаимодействию (вне зависимости от их числа) подают эти полимодальные сигналы в высшей степени синхронно. Если партнеров только двое, то издаваемые ими звуки воспринимаются наблюдателем как четко согласованный дуэт. У всех трех видов дуэтом звучат крики самца и самки также в момент окончания копуляции, когда клювы обоих партнеров оказываются на мгновение направленными почти вертикально вверх (подробнее см. описание поведения при копуляции).

Следует отметить, у всех трех видов "северных" лебедей наблюдается также нечто похожее на движения головы, описанные у шипуна. Это едва уловимые латеральные повороты головы, которые птицы проделывают в момент сближения друг с другом после временной разлуки (рис. 5). По степени выраженности этих движений (от минимальной до максимальной) в данной ситуации интересующие нас виды могут быть выстроены в следующий ряд: трубач-кликун-тундровый лебедь. В то же время в посткопуляционных демонстрациях описанные движения достаточно ярко представлены именно у трубача. В отличие от того, что мы видим у шипуна, здесь нет сколько-нибудь выраженных поклонов (только более или менее выраженный наклон клюва вниз), а серии последовательных поворотов головы вправо и влево не превышают двух-трех (рис. 6*л*–6*о*).

Сигналы, генерируемые движениями крыльев

У всех видов лебедей, за исключением черношейного, движения крыльев могут служить надежным индикатором повышения общего уровня возбуждения и, соответственно, готовности к взаимодействиям того или иного характера. Подобно тому, как это было описано в отношении движений головы, интенсивность движений крыльев возрастает континуально параллельно с нарастанием напряженности социального контекста.

При низких уровнях возбуждения птица начинает поочередно подбрасывать кверху сложенные второстепенные маховые одного и другого крыла. При нарастании степени активации второстепенные маховые оказываются устойчиво приподнятыми над спиной, так что с задней точки наблюдения под ними хорошо видны сложенные первостепенные маховые (рис. 6*г*–6*ж*). Существуют четкие межвидовые различия в степени выраженности этого ЭДА и в характере его использования во взаимодействиях разного типа, в частности, в предкопуляционных (см. ниже).

Дальнейший ход усиления интенсивности движений крыльев различен у шипуна и черного лебедя, с одной стороны, и у трех видов северных лебедей - с другой. У первых двух видов нарастает лишь степень подъема второстепенных маховых над спиной, которые у шипуна одновременно отклоняются от оси тела латерально (рис. $2B_3$, нижняя позиция). При этом никаких дополнительных движений крылья не совершают. У трубача, кликуна и тундрового лебедя при эмоциональных всплесках (особенно в ходе церемонии триумфа) приподнятые над спиной второстепенные маховые начинают ритмично двигаться вверх и вниз, причем амплитуда этих взмахов временами становится весьма значительной. С возрастанием интенсивности таких движений крылья постепенно расправляются: концы первостепенных маховых направлены уже под углом к оси тела или же перпендикулярно к ней. В последнем случае ритмичные взмахи воспроизводятся полностью расправленными крыльями. В момент начала агонистического взаимодействия у кликуна и трубача полностью расправленные и распластанные над субстратом крылья могут довольно долго оставаться неподвижными, фиксированными в этом положении.

У всех трех видов северных лебедей описанные движения крыльев проделываются одновременно с ритмичными движениями шеи и головы (поклоны, кивки) и неизменно сопровождаются вокализацией. При этом ритмы следования звуковых сигналов синхронизированы с кивками и взмахами крыльев (как приподнятых над туловищем, так и полностью расправленных). Эти полимодальные демонстрации второго уровня интеграции характеризуются у трех названных видов сравнительно низким порогом проявления. В условиях зоопарка интересующее нас поведение приходится наблюдать не только в социальных взаимодействиях между особями (где их участники выполняют описанные действия одновременно), но также в качестве реакции на персонально знакомых птицам служителей зоопарка. Эти акции постоянно воспоизводятся и в тот момент, когда на пруд доставляется очередная порция корма для водоплавающих птиц. Таким образом, можно заключить, что описанные демонстрации служат выражением повышения общего уровня эмоционального возбуждения. Особенно низкий порог проявления подобных акций характерен для тундрового лебедя.

В отличие от видов "северной группы", у шипуна и черного лебедя взмахи полностью расправленными крыльями приурочены лишь к сравнительно редким ситуациям открытой агрессии. Будучи при этом элементом поведения нападающей особи, эти движения несут, вероятно, важную функциональную нагрузку, оптимизируя локомоцию и поддержание равновесия нападающего. Подобного рода акции не выглядят ритуализованными, так что их сигнальное значение имеет, на наш взгляд, подчиненный характер.

В заключение этого раздела следует еще раз упомянуть об отсутствии сколько-нибудь выраженных движений крыльями у черношейного лебедя. У этого вида лишь в очень редких случаях можно наблюдать подергивания кверху сложенными второстепенными маховыми.

Структура ключевых взаимодействий при копуляции

У большинства видов (за исключением шипуна) половые взаимодействия начинаются на первый взгляд внезапно. Однако опытному наблюдателю удается, как правило, с большой долей вероятности предугадать момент начала подобного взаимодействия. Во многих случаях прогноз оправдывается, поскольку на прудах зоопарка, как и в природе, локализация спариваний привязана к гнездовой территории. Кроме того, по нашим наблюдениям, копуляции одной и той же пары происходят в брачный сезон примерно в одно и то же время суток.

Началу непосредственных предкопуляционных контактов предшествует направленное перемещение партнеров к определенной точке водного зеркала. Одновременно оба партнера демонстрируют ЭДА "питье", осуществляемое птицами с высокой синхронностью. Всю сложную последовательность поведения при спаривании (третий уровень интеграции) можно разделить на три стадии: предкопуляционные демонстрации, собственно копуляция и посткопуляционное взаимодействие. Попытка выделить элементы брачного поведения, присущие всем без исключения шести видам, показывает, что число таких элементов невелико: это синхронные погружения в воду головы и шеи - удерживание самки за шею или голову во время садки - последовательные или синхронное приподнимание партнеров над водой со взмахами расправленными крыльями (рис. 6*д*, 6*е*, 6*и*) - посткопуляторные чистки и/или купания. Однако следует сказать, что привставанием птицы над водой с резкими взмахами крыльев завершаются также и агонистические взаимодействия, и последовательности комфортного поведения - то есть эти акции следует рассматривать как неспецифический индикатор окончания самых разных форм активности. Вообще говоря, эти элементы поведения характерны не только для лебедей, но и для всех без исключения представителей отряда Гусеобразных.

Остановимся теперь на межвидовых различиях в организации поведения при спаривании у лебедей. В конспективной форме видоспецифичность этих взаимодействий иллюстрируется табл. 4, которая нуждается в некоторых комментариях (см. также рис. 7).

Черношейный лебедь

Особенности этого взаимодействия у данного вида показаны на рис 7*А*. Предкопуляционные взаимодействия, как и у всех прочих изученных видов, сводятся к ныряниям партнеров, находящихся в непосредственной близости друг к другу. При этом птицы погружают в воду голову и шею, причем по ходу взаимодействия синхронизация ныряний периодически возрастает. После цикла таких совместных ныряний самец хватает самку за затылок (голова ее находится под водой), одновременно делая садку. На протяжени всей копуляции голова самца (а не только самки) остается под водой, что отличает этот вид от всех прочих изученных. Сразу по окончании коитуса оба партнера принимают характерную позу, при которой шея согнута дугой, так что опущенный книзу клюв касается воды (рис. $7A_8$).

Черный лебедь

Предкопуляционное взаимодействие начинается с синхронных погружений в воду головы и шеи. Но, в отличие от всех прочих видов, каждый из партнеров совершает эти "нырки", перекинув шею поперек шеи другого участника взаимодействия (рис. 7*Б*; "тактильный контакт" в табл. 3). При этом роли партнеров ("верхний" - "нижний") все время меняются. Важно подчеркнуть, что в данном случае нырки обеих птиц зачастую совершаются строго одновременно ("верхний" партнер тяжестью своего тела как бы подает сигнал "нижнему" для очередного погружения головы и шеи). В промежутках между нырками "верхний" партнер, чья шея перекинута через шею другого, нередко демонстрирует акт "питья". По ходу взаимодействия шеи партнеров тесно соприкасаются и глубоко перекрещиваются, так что самец налегает килем на основание шеи самки. Лишь сделав садку, он начинает нащупывать клювом точку захвата шеи самки, чтобы удержать ее во время коитуса. С его окончанием обе птицы вытягивают шеи вертикально вверх (ЭДА, отсутствующий у черношейного лебедя). Сразу же вслед за этим обе птицы принимают позу, похожую на таковую черношейного лебедя, но при этом они, как правило, ориентированы головами по направлению друг к другу (рис. $7Б_8$–$7Б_9$).

Шипун

Как и у черного лебедя, предкопуляционные взаимодействия шипунов весьма длительны (рис. 7*В*). Они включают в себя (помимо элементов, общих для всех изученных видов):

1. Последовательность плавных поклонов с поворотами головы, выполняемых партнерами синхронно. При этом птицы иногда соприкасаются щеками (рис. $7B_2$).

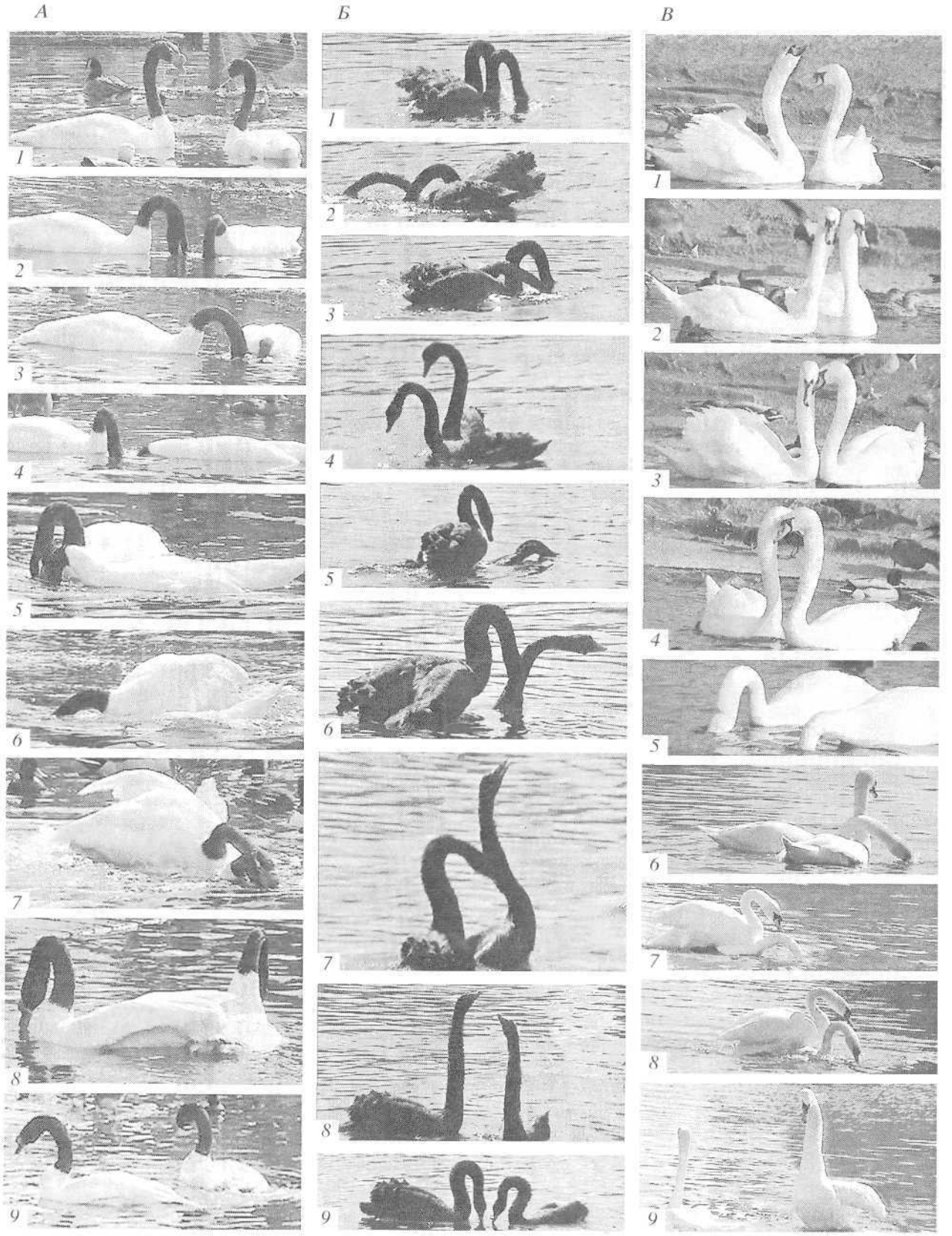

Рис. 7. Последовательность событий во взаимодействиях при копуляции у черношейного лебедя *(А)*, черного лебедя *(Б)* и шипуна *(В)*.

Таблица 4. Структурное сопоставление ритуалов спаривания у шести видов лебедей

Тип поведения	Акция	*C. melanocoryphus*	*C. atratus*	*C. olor*	*C. cygnus*	*C. columbianus bewickii*	*C. buccinator*
Предкопуляционное	Латеральные повороты головы	–	–	+	+	+	+
	То же с предшествующим кивком	–	–	+	–	–	–
	Ныряние	+	+	+	+	+	+
	Чистки, перемежающиеся нырками	–	–	+	–	–	–
	Тактильный контакт	–	Постоянный	Многократный незадолго перед садкой	Однократный сигнал к садке	Однократный сигнал к садке	Однократный сигнал к садке
	Приподнимание крыльев над спиной	–	++	+++	–*	+	–*
	Удержание самки самцом	Перед садкой	После садки	После садки	После садки	После садки	После садки
	Способ удержания самки	За затылок	За основание или за середину шеи	За загривок	За середину шеи	За затылок	За середину шеи или за затылок
	Латентный период садки (максимальные значения длительности)	Значительный (5 мин 40 с)	Значительный (4 мин 11 с)	Значительный (5 мин 14 с)	Короткий (1 мин 8 с)	Короткий (1 мин 10 с)	Короткий (1 мин 45 с)
После копуляции	Вертикальная стойка с клювом вверх	–	+	+	+	+	+
	Шея дугой, клюв вниз	+	+	(+)**	–	–	–
	Поворот к партнеру	–	+	+	(+)***	+	+
	С "топтанием"	–	–	+	+	+	+
	Сближение и соприкосновение грудными отделами	–	–	+	–	+	+

(+) Слабоинтенсивные, иногда мимолетные движения.

* ЭДА отсутствует при подготовке к копуляции, но имеет место в посткопуляционном взаимодействии (см. рис. 6).

** Не столь ярко выраженное движение, как у черношейного и черного лебедей (сравни рис. $7A_8$, $7Б_9$ и $7B_9$).

*** Акция выглядит незаконченной.

2. Периодические чистки (потирания) бока, которые проделываются обеими птицами и явно нарушают синхронность их ныряний на начальных этапах взаимодействия.

Эпизодическое "перекрещивание шей" наблюдается лишь в конечной стадии совместных нырков, причем (в отличие от черного лебедя) "верхнюю позицию" занимает, как правило, только самец. В таком положении он часто проделывает акт "питья" — подобно тому, как это происходит у черных лебедей.

Соприкосновение партнеров основаниями шей и служит, по-видимому, стимулом к началу садки. По окончании садки партнеры "топчутся", приподнимая туловище над водой, и поворачиваются "лицом" друг к другу. В этот момент они могут соприкасаться грудными отделами. Поза "шея дугой-клюв вниз" заметна в явно редуцированном виде. Иногда по окончании спаривания можно наблюдать элементы предкопуляционного поведения (плавные синхронные поклоны с поворотами головы).

Кликун, тундровый лебедь, трубач

У этих видов последовательность поведения при спаривании подчиняется единой схеме, наиболее простой и экономичной по сравнению с тремя другими видами. Предкопуляторные взаимодействия ограничиваются совместными ныряниями, которые прогрессивно синхронизируются. Перекрест шей наблюдается лишь в редких случаях и выглядит как случайное событие, обязанное попросту близкому расположению партнеров друг относительно друга. Однако такое случайное соприкосновение явно стимулирует самца к началу садки. У всех трех видов северных лебедей взаимодействие завершается "вертикальной стойкой" с поворотом партнеров "лицом" друг к другу (как у шипуна). По данным наблюдений за двумя парами кликуна (в одной из которых возраст самца составлял 2 года) это поведение имеет не вполне законченный характер.

Особенность поведения тундрового лебедя состоит в том, что у обоих партнеров в преддверии копуляции второстепенные маховые приподняты над спиной. Это может свидетельствовать о более низком пороге проявления этой реакции в данном контексте по сравнению с двумя другими видами "северных" лебедей. У кликуна и трубача названный ЭДА наблюдается лишь по окончании копуляции. Кроме того, у трубача посткопуляционные взаимодействия включают в себя слабо выраженные латеральные повороты головы (рис. 6), чего мы не наблюдали у кликуна и тундрового лебедя, у которых данный ЭДА, несомненно, присутствует в церемонии приветствия (рис. 5).

У всех трех видов "северных" лебедей поза "шея дугой-клюв вниз" отсутствует.

ОБСУЖДЕНИЕ

При попытке сопоставить наши результаты с литературными данными мы сталкиваемся с проблемой описания, упомянутой нами во введении. Описания, основанные на интерпретации демонстраций в немногих функциональных терминах (например, угрожающие или половые) сильно затрудняют возможность составить исчерпывающий каталог поведения видов и провести строгие межвидовые сопоставления. В традиционных описаниях поведения лебедей типичными примерами такого подхода служат демонстрации "церемония приветствия" и "триумф" (Scott and Wildfowl Trust, 1972). Авторы, пользующиеся этой терминологией, и сами отмечают, что у шипунов, например, демонстрации при "триумфе" (наблюдаемом у членов сформированной пары после успешного завершения территориального конфликта) сходны по форме с позой угрозы, а у "северных лебедей" церемонию триумфа удается отличить от "приветствия" и агрессивных демонстраций только по контексту, но не по структуре используемых сигналов. Наконец, у черного лебедя "триумф", согласно такого рода описаниям, входит в перечень взаимодействий при формировании пары. Дополнительную путаницу вносит тот факт, что у всех видов белых лебедей помимо указанного существует и другое "приветствие" - латеральные повороты головы.

В силу всего сказанного в настоящем сообщении большое внимание было сконцентрировано преимущественно на тех сигналах, которые используются лебедями в ходе их повседневной активности, то есть в тех ситуациях, когда влияние социального контекста на линию поведения птиц можно считать минимальным. Следует подчеркнуть, что эта тема практически не затронута в тех описаниях поведения лебедей, которые выполнены в традициях классической описательной этологии (см., например, Johnsgard, 1965). Это обстоятельство сильно обедняет не только эти описания как таковые, но и всю эмпирическую базу последующего сравнительно-этологического анализа.

Для нас совершенно очевидно, что все описанные элементы второго уровня организации (как и другие, не упомянутые в приведенных примерах) встроены в самые разные поведенческие последовательности (агонистические, "дружеские", половые взаимодействия), а форма их проявления зависит не от знака взаимодействия (негативного при агонистических контактах, позитивного - при половых), а от уровня общей активации коммуникантов и, соответственно, от напряженности социального контекста.

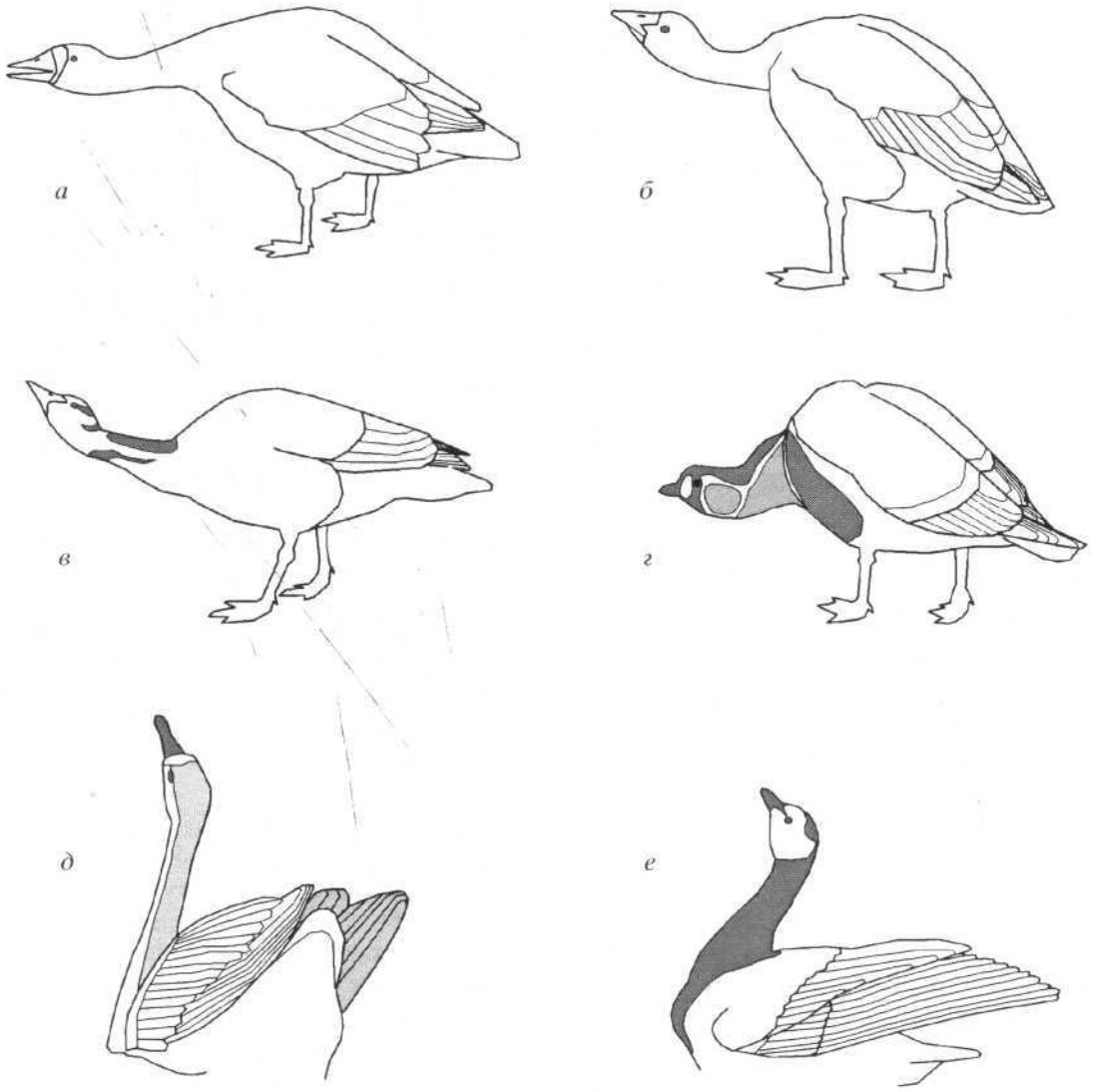

Рис. 8. Типичные угрожающие (*а–г*) и посткопуляционные (*д*, *е*) позы у гусей: *а* – белолобый гусь, *Anser albifrons*; *б* – серый гусь, *A. anser*; *в* – горный гусь, *A. indicus*; *г* – краснозобая казарка, *Branta ruficollis* (сравни с позами угрозы у лебедей (рис. $2А_{4-5}$, $2Б_{4-7}$); *д* – сухонос, *Cygnopsis cygnoides*; *е* – белощекая казарка, *Branta leucopsis* (*а–в*, *д* – по кадрам видеосъемки в Московском зоопарке, *г*, *е* – по: Johnsgard, 1965).

Полученные нами данные позволяют высказать несколько предварительных соображений о филогенетических связях лебедей как компактного таксона и уточнить место ряда видов в системе этой группы.

Прежде всего, удалось выявить специфические особенности поведения лебедей Старого Света и Северной Америки как группы, компактной в этологическом плане и определенно отличающейся в этом отношении от близких к ним гусей (мы не включаем в группу типичных лебедей южноамериканского черношейного лебедя - по причинам, о которых речь пойдет ниже). Поведенческие признаки, свойственные только лебедям и не обнаруженные у гусей, - это, во-первых, манера приподнимать второстепенные маховые над спиной в самых различных ситуациях и, во-вторых, иной характер поз из арсенала агонистического поведения (сравни рис. 8 с рис. $2А_4$-$А_5$, $2Б_4$-$Б_7$). Этот вывод подтверждает точку зрения о возможности выделения лебедей в отдельное подсемейство (Бутурлин, 1935).

При межвидовых сопоставлениях поведения шести изученных видов бросаются в глаза резкие этологические отличия черношейного лебедя от всех прочих изученных видов. Уникальная особенность этого вида состоит в том, что захват головы самки при спаривании происходит еще до садки. Как уже было сказано, головы партнеров при этом находятся под водой, так что при захвате самец, возможно, руководствуется не только (или не столько) зрением, сколько тактильными

сигналами. Этому может способствовать предполагаемое нами присутствие рецепторов в шишке у основания надклювья, которая, как нам удалось установить, не ороговевает и эластична на ощупь. Заметим мимоходом, что такой вариант начала удержания самки самцом при спаривании не описан пока ни для одного другого вида из отряда Гусеобразных. У черношейного лебедя отсутствует ряд других поведенческих признаков, характерных для всех прочих видов лебедей: приподнимание второстепенных маховых, кивки и/или поклоны. Значительным своеобразием отличается также вокализация черношейного лебедя.

Все это заставляет предположить, что черношейный лебедь представляет собой форму, эволюционно далекую от лебедей и лишь конвергентно сходную с ними (Е.Н. Курочкин, личное сообщение). В пользу этой гипотезы говорит и тот факт, что это единственный вид рода, для которого неизвестны гибриды с другими лебедями (Scott and Wildfowl Trust, 1972). По особенностям поведения черношейный лебедь далек не только от лебедей, но и от гусей, отличаясь от последних отсутствием "вертикальной стойки" и приподнимания крыльев над спиной у самца после коитуса (см. рис. 8). Здесь стоит заметить, что в Южной Америке, где локализован ареал черношейного лебедя, вообще отсутствуют какие-либо виды настоящих гусей.

Среди лебедей Старого Света явно особняком среди прочих видов стоит черный лебедь, хотя по некоторым признакам поведения его удается отчасти сблизить с шипуном (см. табл. 2 и рис. *2Б* и *2В).*

Автохтонный ареал шипуна располагается ближе всего к предполагаемому центру формирования группы лебедей Старого Света - это озера Центральной Азии. С учетом этого обстоятельства шипуна можно рассматривать как некий "центральный" вид. Соответственно, намечаются возможные генеалогические его связи с другими видами лебедей Старого Света. В поведении шипуна мы находим признаки, характерные как для черного лебедя (например, приподнимание второстепенных маховых в позе угрозы), так и для северных представителей группы (латеральные повороты головы).

Вместе с тем, в сигнальных репертуарах "северных" лебедей присутствуют элементы, не свойственные шипуну, - резкие кивки-поклоны. Эти движения, как правило, сопровождаются вокализацией, поэтому не исключено, что сам характер этих акций связан с особенностями строения вокального тракта и воспроизводства звуков. Характерные для шипуна повороты головы присутствуют в репертуаре "северных" лебедей в сильно редуцированном виде.

Кроме того, в использовании этих ЭДА обнаруживаются существенные видовые различия. Так, у шипуна повороты головы служат единственным элементом приветствия. Что касается северных лебедей, то у них интересующие нас движения наблюдаются лишь в "слабом варианте" церемонии приветствия, а при более высоком уровне возбуждения такого рода контакты сопровождаются синхронизированными кивками с вокализацией с ритмичными движениями частично или полностью расправленных крыльев. Ничего подобного мы не обнаруживаем у шипуна. Резкие различия между шипуном и северными видами существуют также в моторике агонистического поведения (см., например, рис. $2А_4$-$А_5$ и $Б_6$-$Б_7$) и в вокализации.

И, наконец, наши данные показывают, что кликун и малый лебедь по характеру моторики несравненно ближе друг к другу, чем каждый из них по отношению к трубачу (рис. 4). Тот же вывод следует из сопоставления вокальных сигналов. Таким образом, можно без колебаний утверждать, что кликун и трубач представляют собой самостоятельные виды, а не подвиды *C. c. cygnus* и *C. c. buccinator,* как полагают некоторые систематики.

Что касается темы эволюции полового поведения, то полученные материалы свидетельствуют о явном упрощении ритуала спаривания в молодой ветви таксона лебедей (северные виды) по сравнению с видами более древними (каковыми, на наш взгляд, являются черный лебедь и шипун). Этот вывод ставит под сомнение бытующее представление об имманентном усложнении сигнальных репертуаров в ходе их эволюции за счет процесса ритуализации (см. например, Moynihan, 1970 и критику этих взглядов в работе: Панов, 1983).

Следующие сообщения будут посвящены анализу звукового репертуара и брачного поведения, которого мы здесь лишь коротко коснулись, пытаясь продемонстрировать неразрывную связь "повседневных" и функционально окрашенных двигательных актов в поведении лебедей. Кроме того, планируется провести сравнительный молекулярно-генетический анализ всего этого таксона.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы благодарим сотрудников Московского зоопарка - заведующего отделом орнитологии Н.И. Скуратова, м.н.с. М.А. Тарханову, ветврача М.А. Кузнецову, директора зоопитомника И.В. Музыченко и его заместителя В.В. Кашенина, орнитолога зоопитомника Т. Лавровскую; директора биосферного заповедника Аскания-Нова В.С. Гавриленко и сотрудников заповедника В.Н. Зубко и А.С. Мезинова за оказанное содействие в сборе

материала. Мы также благодарим Е.Н. Гуртовую, К.Е. Литвина, А.Б. Поповкину и В.В. Федорова за предоставление труднодоступных литературных источников и ценные консультации.

Исследование финансировалось РФФИ (05-04-48171).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бутурлин С.А., 1935. Полный определитель птиц СССР. М.: КОИЗ. Т. 2. 282 с.

Всемирная стратегия охраны животных зоопарками. Роль мировой сети зоопарков и аквариумов в глобальной охране животных. IUDZG, IUCN/SSC. 1993. Гл. 10.

Ежегодный отчет. Информационно-справочный материал о работе Московского зоопарка в 2003 году (в 2001 и 2002 годах). М.: 2002: 304 с; 2003: 240 с; 2004: 368 с.

Курочкин Е.Н., 1985. Птицы Центральной Азии в плиоцене // Труды советско-монгольской палеонтологической экспедиции. Вып. 26. М.: Наука. 120 с.

Панов Е.Н., 1978. Механизмы коммуникации у птиц. М.: Наука. 304 с. - 1983. Методологические проблемы в изучении коммуникации и социального поведения животных // Итоги науки и техники (ВИНИТИ). Зоол. позвоночных. Т. 12. Проблемы этологии наземных позвоночных. С. 5-70. - 2005. Судьбы сравнительной этологии // Зоол. журн. Т. 84. № 1.С. 104-124.

Cramp S. (ed.), 1980. Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. The birds of the Western Palearctic. Oxf.-L.-N.Y.: Oxford Univ. Press. V. 1. 772 p.

Evans M.E., 1977. Notes on the breeding behaviour of captive whistling swans // Wildfowl. V. 28. P. 107-112.

Geist V., 1966. The evolution of horn-like organs // Behaviour. V. 27. P. 175-214.

Heinroth O., 1911. Beitrage zur Biologie, namentlich Ethologie und Psychologic der Anatiden.: Proc. V. Inter. Ornith. Congr. (Berlin). P. 598-702.

Heymer A., 1977. Ethologisches Wörterbuch (Deutch, English. Französisch). Berlin, Hamburg: Paul Parey Verlag. 238 S.

HoyoJ. del., Elliot A., SargatalJ. (eds), 1992. Handbook of the Birds of the World. Lynx Editions. V. 1. 696 p.

Johnsgard P., 1965. Handbook of Waterfowl Behaviour. L.: Cornell Univ. Press, Constable Co., Ltd. 378 p.

Limpert R.J., Earnst S.L., 1994. Tundra Swan // The birds of North America. № 89. P. 1-19.

Lorenz K., 1941. Verglieshende Bewegungsstudien an Anatinen J. Ornithol. V. 89 (Suppl.). P. 194-294. - 1951-1953. Comparative studies on the behaviour of the Anatinae//Avic. Mag. V. 57. P. 157-182. V. 58. P. 8-17, 61-72, 86-94, 172-184. V. 59. P. 24-34, 80-91.

Moynihan M., 1970. Control, suppression, decay, disappearance and replacement of displays // J. Teor. Biol. V. 29. P. 85-112.

Scott P. and Wildfowl Trust., 1972. The Swans. L.: Michael Joseph Ltd. 240 p.

COMPARATIVE ETHOLOGY OF SWAN SPECIES *(CYGNUS,* ANSERIFORMES) OF THE WORLD. 1. MOTOR COMPONENTS OF BEHAVIOR

E. N. Panov[1], E. Yu. Pavlova[2]

[1]institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow 119071, Russia

[2]Moscow Zoo, Moscow 123242, Russia

e-mail:panoven@mail.ru

The extent of interspecific morphological and biological differences between six species of swans of the world varied widely. The task of the study was determining the place of the swans within the order Anseriformes and revealing a real taxonomic structure of the group. For this sake, in the course of three field seasons (March-June, 2002-2004) in Moscow Zoo and its arboretum near Volokolamsk, an inventory of motor and acoustical behavioral patterns in all six species was carried out using video- (34.5 hrs) and tape recordings. On the present evidence, the following inferences can be done. (1) In the signal behavior of the swans, there are some ethological characters that are not found in the behavioral repertoire of geese *{Anser* and *Branta).* Among other differences, threat postures in swans and geese are clearly distinctive. This finding confirms the Buturlin's view that swans and geese can be regarded as independent subfamilies. (2) The interspecific comparison permits us to suppose that the black-necked swan (South American species) may be not a member of true swans, and their common features are acquired as a result of convergence. (3) Among swans of the Old World and North America, black swan and mute swan stand apart from each other and from other three species. Their behavioral similarity is no more than superficial one. (4) Within a compact group of the "northern" swans, whooper swan and whistling swan (including bewick's swan) appear to have much more common than each of them in respect of trumpeter swan. The mentioned above permits us to suggest that wooper and trumpeter swans are independent species but not the subspecies *Cygnus c. cygnus* and *C. c. buccinator,* as many taxonomists believe.