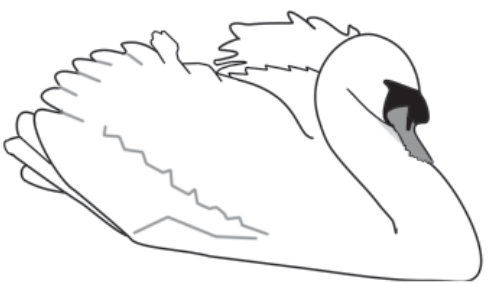
Панов Е.Н., Павлова Е.Ю.

Лебеди мира
Структура и функция сигнального поведения

Е.Н. Панов, Е.Ю. Павлова

Лебеди мира
Структура и эволюция сигнального поведения



Товарищество научных изданий КМК
Москва ❖2015

УДК [591.5:598.252.3](100)
ББК 28.680+28.693.35(0)
П16

Панов Е.Н. Павлова Е.Ю. Лебеди мира. Структура и эволюция сигнального поведения. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2015. **163** с., табл. 14, библ.134 назв., 56 илл., 8 цветных вкладок

В книге на примере компактной группы птиц, подтрибы Cygninae (6-8 видов по разным оценкам) рассмотрены методологические подходы в сравнительной этологии, а также принципы аналитического описания сигнального поведения, пригодного для последующих таксономических построений. Приведены основные сведения по экологии и социальному поведению всех видов лебедей мировой фауны. Описана история их открытия орнитологами и трансформаций в представлениях систематиков о структуре таксона. С использованием новых, нетривиальных данных по поведению лебедей проведена ревизия филогенетических отношений между их видами. В частности, высказаны сомнения о принадлежности черношейного вида к роду *Cygnus* и о близком родстве к нему коскоробы.

Panov E.N. Pavlova E.Yu. Swans of the world. Structure and evolution of signal behavior. M.: KMK Scientifi c Press Ltd. 2015. **163** p., табл. 14, ref. 134., 56 figs, 8 color plates.

In the book, using materials on the biology of the compact group of birds, namely the subtribe Cygninae (six to eight species, according to different taxonomic schemes), taken as an example, main methodological approaches in comparative ethology are discusses, as well as principles of an analytical description of the signal behavior available for the subsequent taxonomical reasoning. Principal information on the ecology and social behavior of all swan species of the world are given. The history of their first scientific description and subsequent transformations in views on the structure of the whole taxon are treated. On the base of new, nontrivial ethological data obtained a revision of phylogenetic relationships among species is offered. In particular, authors cast doubt on the affiliation of the Black-necked Swan to the genus *Cygnus*, as well as on opinion of close relationship of the so-called Coscoroba Swan to the true swans.

На передней обложке: церемония приветствия у лебедя шипуна (заповедник Аскания-Нова, фото Е.Н. Панова

© Товарищество научных изданий КМК, издание, 2015
© Е.Н. Панов, Е.Ю. Павлова, текст, иллюстрации, 2015

ISBN 978-5-9906071-8-7

Оглавление

Предисловие 6

Введение 10

«Эффект черного лебедя» 10
Категоризация понятий и зоологическая систематика 12
Лебеди «типичные» и «нетипичные» 13
Таксономический род как категория 15
Построение классификации как первый шаг
к пониманию хода эволюционных преобразований 16
Что было известно о поведении лебедей,
когда авторы приступили к его изучению 18
Методологический подход, которому следовали авторы 20
Сравнительно-этологический анализ
как инструмент уточнения систематики лебедей 21
Материал и методы исследования 22

Глава 1. Общие сведения о лебедях 26

1.1. Место лебедей в зоологической системе 26
1.2. Морфологические особенности лебедей 28
1.3. Географическое распространение 32
1.4. Годовой цикл 34
Период гнездования 34
Миграции и зимовки 40
Социальное поведение на пролете и во время зимовок 43
1.6. Питание 44
1.7. Динамика численности популяций
и их современное состояние 47
*Рост популяций лебедей в отсутствие давления
на них со стороны человека* 47
Пример динамики естественной популяции лебедей 48
*Естественные и антропогенные факторы регуляции
численности лебедей* 49

Восстановление популяций лебедя трубача в Канаде и США ... 50
Современная численность других видов лебедей ... 51
1.8. Межвидовые отношения ... 52
Конкуренция между парами разных видов лебедей из-за пространства ... 52
Гибридизация ... 53

Глава 2. Взаимодействия ... 56

2.1. Общая схема поведения лебедей в условиях зоопарка ... 56
Кормовая площадка как организатор активности ... 58
2.2. Принципы описания социальных взаимодействий, используемые авторами ... 59
2.3. Классификация взаимодействий ... 62
2.4. Территориальное поведение ... 67
2.5. «Ритуализованы» ли коммуникативные сигналы? ... 70

Глава 3. Моторные компоненты поведения, выступающие в качестве оптических сигналов ... 72

3.1. Автономные ЭДА, выполняющие сигнальную функцию в рутинных взаимодействиях ... 74
3.2. Сигналы, генерируемые движениями головы и шеи ... 76
3.3. Сигналы, генерируемые движениями крыльев ... 79

Глава 4. Структура ключевых взаимодействий при копуляции ... 81

4.1. Межвидовые различия в организации поведения при спаривании у лебедей ... 83
Черношейный лебедь ... 83
Черный лебедь ... 88
Шипун ... 89
Кликун ... 91
Тундровый лебедь ... 92
Трубач ... 92
Коскороба ... 93
4.2. Уровни дивергенции сигналов, обслуживающих половые взаимодействия у лебедей ... 94

Глава 5. Акустические компоненты поведения 96

5.1. Частотно-временные параметры видоспецифических сигналов лебедей 98
Простые тоновые сигналы 98
Простые сигналы иной природы 101
Составные сигналы 102
Компактные конструкции, основанные на дублировании простых сигналов 105
Серии 106
Ансамбли 109
5.2. Видоспецифические репертуары звуков и ситуационная приуроченность сигналов разных структурных типов 109
Черношейный лебедь 109
Черный лебедь 113
Шипун 114
Кликун 117
Тундровый лебедь 124
Трубач 127
Коскороба 129
5.3. Ситуационная приуроченность сигналов разных категорий 131
5.4. Резюме 132
Эволюционный и таксономический аспекты 134

Глава 6. Наблюдения над гибридом лебедей кликуна (*Cygnus cygnus*) и шипуна (*C. olor*) 136

6.1. Фенотипические особенности гибрида 137
6.2. Моторные компоненты поведения гибрида 138
6.3. Акустические компоненты поведения гибрида 140

Глава 7. Дивергенция поведения на фоне представлений о филогенетических связях рассмотренных видов 146

7.1. Черношейный лебедь 146
7.2. Другие виды подтрибы Cygninae 150
7.3. Коскороба 151
7.4. Общие тенденции в эволюции коммуникативного поведения лебедей 153
7.5. Эпилог 154

Литература 156

Предисловие

Наверное, нет нужды представлять Евгения Николаевича Панова читателям, интересующимся животными и их поведением, системами коммуникаций в природе и человеческом социуме. Его научные и научно-популярные книги и статьи давно стали классикой отечественной биологической литературы, получили широкое признание на международном уровне.

Ещё со времен работы на Дальнем Востоке Евгений Николаевич изучал не просто фауну и биологию птиц юга Приморья, а концентрировался на тех особенностях жизни пернатых, их поведения и взаимодействий, которые обычно лишь вскользь упоминали и обсуждали маститые отечественные орнитологи. Несомненный талант наблюдателя вкупе с даром верно оценивать и описывать наблюдения, вдобавок и зарисовывать увиденное в форме необычайно точных и изящных графических «скетчей», принесли плоды. Региональная сводка «Птицы Южного Приморья» (1973) уже имеет тот неповторимый авторский стиль, отличающий все работы Е.Н. Панова. Потом были фундаментальные «Механизмы коммуникации у птиц» (1978), «Гибридизация и этологическая изоляция у птиц» (1989), «Каменки Палеарктики» (1999), «Сорокопуты мировой фауны. Экология, поведение, эволюция» (2008), вошедшие в «золотой фонд» нашей орнитологии.

Однако Евгений Николаевич — не только и не столько орнитолог, фаунист и систематик птиц! Конечно птицы — благодатная модельная группа для поиска закономерностей поведения животных и движущих сил биологической эволюции. Но широта взглядов глобально мыслящего этолога, эколога и эволюциониста, коим без сомнения является Панов, не должна и не может ограничиваться одной группой. Бактерии и шимпанзе, агамы и стрекозы, и, конечно, человек – самые разные объекты попали в поле исследований учёного. Сделаны блестящие переводы на русский язык книг нобелевских лауреатов-этологов – Конрада Лоренца и Нико Тинбергена. Ещё в 1980 г. выходит тоненькая книжка Панова «Знаки, символы, языки», превратив-

шаяся к шестому изданию в солидный том под тем же названием с подзаголовком «Коммуникация в царстве животных и в мире людей» (2010). Не только биологи, но и психологи, социологи, лингвисты высоко оценивают это исследование. В 2001 г. увидела свет поистине одна из лучших научно-популярных книг последнего времени — «Бегство от одиночества. Индивидуальное и коллективное в природе и в человеческом обществе». Понятным, образным и доходчивым языком в ней рассказывается о роли социальности в природе и человеческом обществе. Почти сразу после издания эта книга, рассчитанная на широкий круг читателей, стала библиографической редкостью.

Совсем недавно, в 2012 г., в издательстве «Языки славянских культур» опубликован «Парадокс непрерывности: Языковый рубикон: О непреодолимой пропасти между коммуникацией у животных и языком человека». Эта объемистая работа, представляющая собой продолжение, а в чем-то и творческое переосмысление «Знаков, символов, языков», имеет острый полемический характер. Завершает этот ряд выпущенная в 2014 году в издательстве КМК книга, посвященная фундаментальной проблеме биологии: «Половой отбор: теория или миф? Полевая зоология против кабинетного знания». Здесь автор подвергает критическому анализу основания «теории полового отбора» и соответствие ее предсказаний эмпирическим результатам, исходно направленным на ее обоснование.

Ныне Евгений Николаевич — профессор, доктор биологических наук, главный научный сотрудник Института проблем экологии и эволюции РАН им. А.Н. Северцова, лауреат Государственной премии Российской Федерации и многих других премий — отнюдь не почивает на вполне заслуженных лаврах. Вместе со своими соратниками и учениками он продолжает развивать созданную им школу этологии и зоопсихологии. За последние годы опубликованы циклы работ, посвященные поведению, сравнительной экологии, систематике отдельных групп животных — чаек и журавлей, овсянок и славок, агам и скальных ящериц. В этих циклах всё больше внимания посвящается акустическим взаимодействиям изучаемых объектов.

Вы держите в руках новую книгу Евгения Николаевича Панова, написанную в соавторстве с Екатериной Юрьевной Павловой — «Лебеди мира: структура и эволюция сигнального поведения». Казалось бы, она посвящена достаточно частной теме: особенностям коммуникативного поведения небольшой (до 8 видов) группы водоплавающих птиц — лебедей. Однако лебеди здесь — опять лишь удобная модельная группа — авторы на этом примере затрагивают широчайший круг животрепещущих вопросов, относящихся к разным областям биологической науки. Это аспекты изучения коммуникации у животных,

проблемы использования этологических признаков в систематике животных и реконструкциях филогенетических взаимоотношений внутри таксонов, вопросы, связанные с гибридизацией, поиск закономерностей и тенденций в эволюции акустических и социальных систем, и поведения животных в целом. Для решения этих вопросов привлечены как интереснейшие оригинальные данные, так и весомый пласт «классических» и современных литературных источников из разных областей биологических знаний.

Книга написана хорошим, лёгким для восприятия (даже не специалисту) языком. Помимо поведения (и в органичной связке с ним) освещены практически все основные аспекты биологии лебедей и их родственников, включая экологию, морфологию, демографию, биогеографию, особенности репродуктивного цикла, онтогенеза и многие другие. Кроме анализа обширного фактологического материала большое внимание уделено методологическим подходам, без понимания которых в подобных исследованиях не обойтись. В то же время настоящая работа очерчивает новый круг вопросов, которые следует решить, оставляет обширное поле для дискуссий.

Приведу пример. Таксономический статус и взаимоотношения двух форм тундрового лебедя — американского *Cygnus* (*columbianus*) *columbianus* и палеарктического малого *Cygnus* (*columbianus*) *bewickii* — уже несколько десятилетий является предметом споров систематиков. Обе формы гнездятся на Чукотке, но оценить степень их репродуктивной изоляции здесь сложно ввиду мозаичности распространения особей и весьма слабых различий в признаках. Они с трудом выявляются в полевых условиях и даже при осмотре в руках. Фактически речь идет только о соотношении черного и желтого полей в окраске клюва. Птицы с промежуточной окраской клюва могут расцениваться и как крайние случаи вариабельности внутри каждой из форм, и как гибриды. Кстати, наличие гибридизации также не является абсолютным критерием — у представителей отряда гусеобразных известны природные гибриды даже между очень далёкими филогенетически видами.

А вот поведение, вокализация как раз могут служить весомыми критериями, ведь именно поведенческие реакции в брачный период — важный механизм видовой изоляции. Исследование Е.Н. Панова и Е.Ю. Павловой показало, что по этим критериям американский и малый лебеди не являются самостоятельными видами (кстати, в пику сложившимся в отечественной литературе таксономическим трактовкам). Возможно, ставить точку в этом вопросе ещё рано, но то же исследование надёжно подтвердило видовой статус членов другой близкородственной пары — лебедя-трубача (*Cygnus buccinator*) и лебедя-кликуна (*Cygnus cygnus*).

Начав с достаточно популярного стиля изложения, авторы постепенно погружают читателя во всё более сложную научную проблематику. Традиционно Е.Н. Панов и Е.Ю. Павлова уделяют большое внимание наглядности своей работы — книга снабжена большим количеством таблиц, диаграмм, сонограмм, цветных и черно-белых рисунков и фотографий. Обилие иллюстраций позволяет читателю лучше ориентироваться в богатом разноплановом материале.

Столь разнообразный, репрезентативный и прекрасно изложенный материал делает монографию интересной и важной не только для узких специалистов по гусеобразным птицам, но и для широкого круга орнитологов, этологов, биологов разных специальностей, просто любителей природы.

Для тех же, кто только приступает к изучению разнообразия систем коммуникации и особенностей поведения в той или иной систематической группе птиц (и не только птиц!), эта небольшая по объему книга представляет собой бесценное практическое руководство: с чего начать, какие задачи ставить, как правильно выстроить методику наблюдений и обработать факты, как можно осмыслить полученные данные. Именно в этом, по мысли авторов, состоит главная прикладная задача монографии. Думаю, что, воспользовавшись этой книгой, как руководством к действию, исследователи должны получить замечательные результаты!

Е.А. Коблик, кандидат биологических наук,
старший научный сотрудник
Научно-исследовательского
Зоологического музея МГУ

Введение

Лебеди относятся к числу сравнительно немногих птиц, о которых известно каждому из нас с самого раннего детства. Сначала это была сказочная царевна-лебедь из пушкинской «Сказки о Царе Салтане»: «Бьется лебедь средь зыбей, коршун носится над ней...». Этот же, по сути дела, сюжет стал основой ничуть не менее известного балета «Лебединое озеро» на музыку П.И. Чайковского. Предполагается, что композитор написал ее после посещения имения своих друзей на Украине. Здесь он провел несколько дней на берегу живописного озера, наблюдая за белоснежными птицами[1].

С того самого момента как ребенок услышит «...Глядь — поверх текучих вод лебедь белая плывет», в его сознании устанавливается неразрывная связь между словами «лебедь» и «белый». Каково же должно быть его удивление, когда при первом посещении зоопарка он видит среди множества водоплавающих птиц, помимо белых лебедей, еще и лебедя черного!

«Эффект черного лебедя»

Точно такое же изумление испытали европейцы, впервые оказавшись в Австралии и увидев, что там *все лебеди черные*. Свое научное (латинское) название черный лебедь получил в 1790 году. В список научных наименований птиц его внес английский орнитолог Джон Летем. Он ознакомился с экземпляром этой птицы, который привезли в Англию натуралисты — члены экспедиции Джона Кука, нанесшего материк Австралия на карту мира как раз в том же году.

До этого европейцам были известны два вида лебедей, и оба — белые. Одного из них, лебедя кликуна, описал основатель зоологической систематики Карл Линней в 1758 г. Другой вид, лебедь шипун, оказался в перечне птиц Старого Света годом позже. Экземпляр, по которому название птицы ввел в научный обиход немецкий естествоиспытатель Иоганн Георг Гмелин, работавший в Петербургской Академии Наук, был добыт во время его путешествий по Сибири. Значи-

[1] О том, какую роль образ лебедя играл в культурах разных народов, см.: Price, 1994.

тельно позже орнитологи описали еще три вида лебедей: американский в 1815 г., тундровый — в 1830 г. и лебедь трубач — в 1831. Разумеется, все они оказались белыми.

В общем, можно сказать, что факт существования в группе родственных видов с белоснежной окраской такого, для которого характерно угольно-черное оперение, выглядит с обыденной точки зрения очевидной аномалией. Для этого случая наиболее подходит выражение «каприз природы». Если же перейти на более строгий научный язык, появление в ходе эволюции лебедей вида, резко отличного по внешнему облику от всех прочих, оказывается, по крайней мере, на первый взгляд, событием, непредсказуемым на основе устоявшихся представлений об изменчивости и наследственности.

Это обстоятельство подметил профессор Политехнического института при Нью-Йоркском университете и Оксфордского университета Нассим Н. Талеб, выпустивший в 2007 году книгу под названием «Черный лебедь» (Taleb, 2007). Обозреватели отнесли ее к одной из 12 публикаций, оказавших наибольшее влияние на мышление научного сообщества в последние полвека. Идея книги состоит в демонстрации того, насколько ученым важно принимать во внимание возможность случайных, непредсказуемых событий, способных повлечь за собой поистине фундаментальные изменения в системе. На основе анализа происходящего в сфере экономики и финансов автор предсказал наступление мирового кризиса начала 2000-х годов.

Казалось бы, все это не имеет отношения к вопросам орнитологии, которым посвящена моя книга. И все же, идеи Талеба недавно привлекли внимание ученых, занимающихся проблемами органической эволюции. Этому посвящена, в частности, интересная статья под названием «Черный лебедь в экологии и эволюции: невероятные события, чрезвычайно важные по своим последствиям» (Nuñez, Logares, 2012).

В теории эволюции и в генетике к числу случайных, непредсказуемых событий принято относить мутации генов, меняющие, подчас весьма существенно, отдельные признаки организмов или даже более общие параметры их конституции. В последнем случае речь идет о так называемой скачкообразной эволюции, при которой, как полагают некоторые исследователи, перестройка структуры генов может повлечь за собой столь кардинальное биологическое событие, как становление нового вида или даже новой эволюционной ветви. Впрочем, эта тема выходит далеко за пределы нашей книги.

Пока что, забегая вперед, скажем лишь, что недавно ученые объяснили необычную окраску черного лебедя именно преобразованиями в структуре одного, вполне определенного гена. Впрочем, это да-

леко не единственная особенность черного лебедя, полученная им после разделения некоего предкового вида лебедей на популяции Евразии, Северной Америки и Австралии. Последующие главы как раз и посвящены изменениям в поведении разных видов лебедей, которые накопились за время независимой эволюционной истории каждого из них.

Категоризация понятий и зоологическая систематика

В основе нашего понимания всего того, что происходит вокруг нас, как и в способности адекватно отвечать на внешние события, лежит свойство сознания, именуемое *категоризацией*. Большинство слов любого национального языка обозначает не отдельные вещи и явления, а категории вещей и явлений, реально существующих (погода, путешествия) или воображаемых (загробный мир, ангелы). Вещи или события объединяются в соответствующие категории на том основании, что они обладают общими признаками.

С этой точки зрения категоризация есть не что иное, как наиболее универсальная форма классификации, имманентно присущая мышлению Человека разумного. Вероятно, нет необходимости доказывать что классификация, как способ упорядочения накопленных и вновь поступающих данных, есть основа не только всякой науки, но и любой рациональной деятельности. «Классификация является, пожалуй, основной процедурой, посредством которой мы вносим некоторый порядок и связность в обильный поток информации из реального мира. Группируя данные чувственного восприятия в классы или «множества», мы преобразуем массу громоздкой информации, делая ее более обозримой и пригодной для дальнейшего обобщения» (Харвей, 1974). Как пишет этот автор, классификация являет собой начальную точку и кульминацию научного исследования.

Именно поэтому важнейшим шагом революционного значения в биологии стало создание выдающимся шведским ученым Карлом Линнеем научной классификации растений и животных. В своем труде «Система природы», первое издание которого вышло в свет в 1736 году, он предложил давать видам животных и растений, уже известных под местными народными названиями, двухсловные имена на латинском языке. Та же «бинарная номенклатура» должна, по мнению Линнея, использоваться также в отношении вновь открываемых видов.

Любая работоспособная классификация по необходимости должна быть иерархической, построенной на соподчинении категорий разного порядка. Соотношения между ними построены по принци-

пу «матрешки»: низшие входят последовательно в состав категории более общего значения. В биологической систематике категории именуются *таксонами*. Базовым таксоном низшего порядка оказывается вид[2]. Виды объединяются в роды. В системе Линнея присутствовали, помимо этих двух категорий, две другие: отряд и класс. Так, например, Человек разумный получил научное название *Homo sapiens* и был помещен, вместе с известными к тому времени видами обезьян, в отряд Приматы класса Млекопитающих.

Вполне понятно, что первоначально введенный порядок в каталогизации видов мог удерживаться лишь в том случае, если вновь описанные виды помещались в состав того же рода, к которому принадлежали известные ранее. Это правило было соблюдено Гмелином, когда он присвоил латинское имя лебедю шипуну, поместив его в тот же род *Anas*, к которому Линней ранее отнес лебедя кликуна. Надо сказать, что эти имена (*Anas cygnus* для кликуна и *A. olor* для шипуна) удерживались в зоологической номенклатуре сравнительно недолго. Сам Линней в десятом издании «Системы природы» (1758 г.) поместил в род *Anas* утку крякву, которая, разумеется, имеет очень мало общего с лебедями.

Это несоответствие заставило орнитологов отказаться от названия рода лебедей, введенного Линнеем. Уже в 1803 году немецкий орнитолог Иоганн Бехштейн присвоил роду лебедей имя *Cygnus,* то есть использовал в качестве родового первоначальное видовое имя лебедя кликуна. С тех пор этот вид фигурирует под научным названием *Cygnus cygnus*, то есть в качестве видового имени ему было оставлено то, которое использовал Линней. Имя лебедя шипуна было также изменено: *Cygnus olor* вместо *Anas olor.*

Лебеди «типичные» и «нетипичные»

Естественно, что три другие вида лебедей, открытые орнитологами позже, в период между 1815 и 1831 годами, были помещены в род *Cygnus*. Но для нас сейчас особенно важно другое. В 1790 году, когда был впервые описан черный лебедь[3], ему дали особое родовое название, отличное от того, под которым уже фигурировали лебеди кликун и шипун. Автор первоописания черного лебедя создал для него новый род *Chenopis*. Тем самым Дж. Летем дал ясно понять, что новый вид стоит по своим признакам совершенно особняком от лебедей Евра-

[2] Подвид.

[3] Черного лебедя европейцы впервые увидели 2 января 1697 г., когда датский мореплаватель Уиллем де Вламинг причалил к западному побережью и остановился в устье реки, позже названной Рекой лебедей (Scott, Wildfowl Trust, 1972: 6).

зии. Такие роды, включающие в себя один единственный вид, сегодня называются *монотипическими*.

Более дисциплинированным оказался чилийский священник и натуралист Хуан Игнасио Молина. Он в 1782 году описал обитающую в Южной Америке птицу с очень странной окраской. Сегодня ее принято называть «черношейным лебедем». Пернатое и в самом деле выглядит похожим на лебедя, но в еще меньшей степени, чем лебедь черный. Молино, строго следуя правилу помещать новый вид в уже существующий род, назвал птицу *Anas melanocoripha*[4]. Однако другой натуралист, Пьер Боннатер, ознакомившись спустя девять лет с экземпляром птицы, решил, что это не лебедь, а гусь и соответственно, поместил вид в род *Anser*. Затем, теперь уже почти через 100 лет, в 1884 году крупный американский орнитолог Леонард Штейнегер вышел из положения, создав для черношейного лебедя монотипический род *Sthenelides*.

Как выясняется сегодня, именно Штейнегер оказался наиболее близок к истине. К сожалению, решение этого исследователя не было признано верным, и в 1895 году вид все-таки переместили в род настоящих лебедей *Cygnus*.

Немало дискуссий вызывало и вызывает до сих пор систематическое положение еще одного вида, так называемой коскоробы[5]. Это название родилось у аборигенов Южной Америки, как подражание характерному крику этих птиц. Коскороба действительно напоминает лебедей общей белой окраской оперения. Но этим, пожалуй, и ограничивается внешнее сходство этого вида с лебедями. Маховые перья крыла у коскоробы черные, а не белые, как у всех лебедей. Её шейный скелет образован всего лишь 21 позвонками, а не 23–26, как у лебедей, форма клюва и особенности пальцев ног также типично утиные. Пуховые птенцы у коскоробы пёстрые, что характерно для уток, а не одноцветно светло-серые, как у лебедей. Выдающийся русский орнитолог С.А. Бутурлин (1935) пришёл к выводу, что коскороба в своём происхождении не должна иметь ничего общего с лебедями. Он предположил, что этот вид представляет собой, вопреки его странному облику, типичную утку.

Так же как и черношейный лебедь, коскороба первоначально была помещена уже известным нам Х. Молдином в род *Anas* (1782 г.), за-

[4] Это видовое имя содержало грамматическую ошибку. Правильное написание на латыни melanocorypha

[5] Так как коскороба распространена только в Южной Америке, так называемая коскороба Давида [*Cygnus* (*Coscoroba*) *davidi* Swinhoe, 1870], единственный экземпляр которой путешественник Арман Давид купил в конце XIX веке на рынке в Китае, — вид, не существующий в действительности. Скорее всего это какой-нибудь экзотический гибрид из числа тех, которых немало в отряде гусеобразных.

тем перемещена в род гусей *Anser* (1818 г.) и, наконец, была признана представителем монотипического рода *Coscoroba* (1852 г.). Здесь она остается и по сию пору, но в англоязычной литературе упорно именуется лебедем-коскоробой (coscoroba swan).

Таксономический род как категория

Категория — это одно из основополагающих понятий в гносеологии[6] и потому остро дискутируется в таких, например, областях знаний, как языкознание и когнитивная психология (введение в проблему см. Лакофф, 2003). Идеи, аккумулированные в этих дисциплинах, имеют прямое отношение и к таксономии животных, например, в вопросе о том, как в зоологии устанавливаются границы таксономических категорий вообще и родов, в частности.

С общепринятой точки зрения суть любой категории в том, что ее границы определяются набором признаков, общих для всех ее членов. Однако, многократно показано, что в действительности не все так просто. В частности, только что приведенной дефиниции понятия «категория» противоречат термины «центральные» и «нецентральные» ее члены. Например, в категории «число» ее центральными членами являются целые числа, тогда как другие виды чисел (скажем, комплексные и трансфинитные) не имеют здесь столь устойчивого статуса. Выдающийся философ Людвиг Витгенштейн считал, что каждое строгое определение числа должно включать целые числа, но не в каждом определении обязательно присутствуют числа трансфинитные. Тот же Витгенштейн писал, что сказанное справедливо также в отношении категории «игра». Он писал: «Некто говорит мне: "Покажи детям игру". Я стал учить их играть в кости. И тогда этот человек делает мне замечание: "Я имел в виду не этот род игр"» (Wittgenstein, 1953, цит. по Лакофф, 2003: 34). Оказывается, что игра в кости не является самым лучшим примером игры вообще.

Нетрудно видеть, что с чем-то подобным мы сталкиваемся когда говорим о таком таксоне, как род лебедей. Дело выглядит так, словно некоторые виды (например, кликун) — это «центральные» члены данной категории, тогда как черного лебедя трудно считать таковым. Каждый из семи видов, которых считают «лебедями», характеризуется неисчислимым, по сути дела, множеством признаков. Но даже для такого из них, как общая окраска оперения, оказывается, есть «пра-

[6] Гносеология (то же — эпистемология), или теория познания, — раздел философских знаний, в котором исследуется возможность познания человеком мира и самого себя, движение познания от незнания к знанию, природа знаний самих по себе и в их соотношении с познаваемыми предметами.

вила» (сплошь белая) и «исключения» (черная у *Cygnus atratus*, черные маховые перья у *C. coscoroba*).

Возникает вопрос, каким должно быть необходимое и достаточное количество признаков, чтобы очертить границы рода и какие из них существенны, чтобы не потерять членов категории и не включить в нее виды, не относящиеся к ней. Как следует из сказанного выше, это общая трудность всех систем классификации. Но она неизмеримо возрастает, если к тому же учитывать то, что называется *весом* признаков.

Понятно, что помимо признаков общих для всех видов, каждому из них свойственны признаки уникальные. Скажем, общий признак для всех лебедей (кроме коскоробы) — это длинная шея, скелет которой состоит более чем из 23 позвонков. Этим лебеди отличаются от гусей и уток. У черного лебедя перья верхней части тела выглядят «курчавыми», чего нет у всех прочих видов. Шипуна и черношейного лебедя объединяет, как будто бы, то, что у обоих в основания надклювья присутствует своеобразная «шишка». Но она черная у шипуна (сам клюв оранжевый) и розовая у черношейного лебедя (клюв черный). Таким образом, перед нами то, что именуется *политетической группой*, члены которой располагают как общими, так и уникальными признаками, причем общие признаки свойственны не всем членам категории (см. Бейли, 1970: глава 7).

Построение классификации как первый шаг к пониманию хода эволюционных преобразований

Важно понимать, что выявление сходства и различий между видами в пределах той или иной таксономической группы ни в какой мере не является самоцелью. Это лишь первый необходимый шаг в попытках понять, каким образом шел процесс дифференциации видов, произошедших некогда от гипотетического общего предка. Этот процесс называется *дивергенцией*. При этом есть надежда не только выяснить, как именно признаки этого предкового вида трансформировались у тех или иных его потомков, но и восстановить, идя от настоящего к прошлому, облик и особенности вида, стоящего у истоков исследуемой дивергенции.

До сих пор речь шла о внешних признаках строения и окраски, которые объединяются под общим понятием *морфологические* признаки. Но помимо них, каждый вид характеризуется широчайшим комплексом признаков совершенно иного характера, изучение которых существенно затруднено, по сравнению с морфологическими, целым рядом обстоятельств. Мы имеем в виду особенности поведения

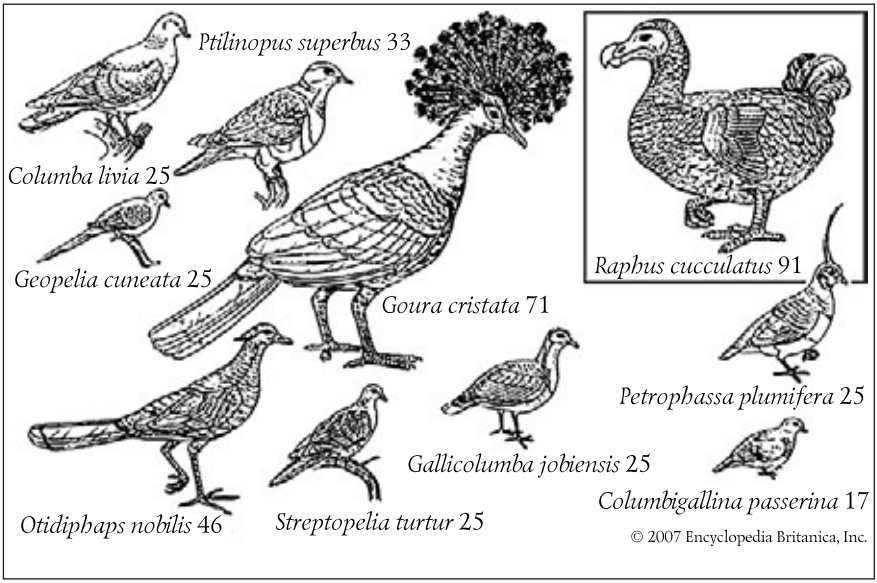


Рис. 1. Разнообразие внешней морфологии у представителей отряда голубей Columbiformes. Цифры показывают соотношения в размерах видов.

видов, свойства которых обусловлены уникальностью конституции нервной системы каждого из них. Выдающийся австрийский ученый Конрад Лоренц, заложивший в 1930-х годах основы этологии — науки о структуре и эволюции поведения животных, достоверно показал, что поведенческие признаки подчас оказываются более консервативными в эволюции, чем морфологические. Вот лишь один пример. Отряд голубей Columbiformes включает в себя около 295 видов (объединяемых в 41 род). Насколько разнообразны особенности строения и окраски разных видов можно видеть из рис. 1. При этом, однако, всех голубей объединяет признак, не свойственный ни одной другой группе птиц. Голуби пьют, не поднимая голову вверх после каждого «глотка», но засасывают воду, все время держа клюв в ее источнике.

Таким образом, черты поведения служат как бы законсервированным свидетельством предковых черт вида-основателя данной эволюционной ветви, своего рода «палеонтологическими» признаками, сохранявшимися на протяжении миллионов лет в структуре и организации нервной системы. Поэтому значение поведенческих признаков как путеводителя для реконструкции хода эволюционной истории органического мира поистине неоценимо.

При этом, однако, эти признаки описать намного труднее, чем морфологические особенности. Прежде всего, их нельзя изучать с ис-

пользованием музейных коллекций, которые служат важнейшим источником сведений при анализе морфологических признаков. Следовательно, информацию о специфике поведения вида можно получить или непосредственно в природе, или при таком способе содержания животных в неволе, условия которого не особенно отличаются от их типичных местообитаний. Но даже в последнем случае трудности, возникающие при попытках познакомиться с некоторыми интимными особенностями поведения, оказываются достаточно существенными.

Когда авторы этой книги вели наблюдения за лебедями в Московском зоопарке, нередко бывало, что им приходилось провести у пруда целый день, так и не получив ни одной требуемой видеозаписи. Чтобы накопить необходимый массив данных по длительности процесса копуляции у данного вида, нам приходилось день за днем приезжать в зоопарк в одни и те же часы, чтобы не пропустить интересующее нас поведение вполне определенной пары птиц, выбравшей себе для брачных взаимодействий именно этот временной интервал.

Что было известно о поведении лебедей, когда авторы приступили к его изучению

Поведение — понятие весьма широкое. Сюда относятся такие формы активности, фиксация особенностей которых может быть проведена без особого труда. Таково, в частности, кормовое поведение, имеющее свою специфику у лебедей. Они кормятся в основном подводной растительностью: птица подолгу остается в вертикальном положении, так что над водой возвышается лишь задняя часть ее тела. Сравнительно нетрудно получить сведения о самых общих характеристиках так называемого социального поведения. Например, какова мера участия самца и самки в постройке гнезда и/или в насиживании кладки яиц. Располагаются ли гнезда разных пар неподалеку друг от друга или разреженно. При многолетних наблюдениях на одних и тех же экспериментальных площадках удается выяснить, например, сохраняется ли единство членов пары из года в год и насколько долго. Понятно, что поскольку все это можно отнести к формам поведения, которые обеспечивают *стратегию* выживания видов, они должны быть более или менее единообразными у всех (или большинства) представителей данной эволюционной ветви. Так или иначе, в отношении перечисленных вопросов и многих других сведений того же характера материал по лебедям достаточно обширен (см. Глава 1).

Иначе обстоит дело с категорией поведения, охватывающей специфику мимолетных акций, которые принято рассматривать в каче-

стве коммуникативных сигналов, адресованных особям своего вида (конспецификам, по научной терминологии). Как уже было сказано, получение достаточного количества такого рода данных связано с большими временными затратами, да и вообще, успех дела во многом зависит от случая и удачи. Адекватная фиксация материала, пригодного для дальнейшей обработки, практически невозможна без использования видеокамер. В тех случаях, когда эти формы поведения имеют много общего у разных видов, продуктивное сравнение требует значительных объемов видеозаписей.

Надо сказать, что водоплавающие птицы, и лебеди в их числе, 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. Сведения о поведении 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 (напр., Evans, 1977; Limpert, Earnst, 1994).

Наиболее полные описания сигнального поведения лебедей нам удалось найти только в книге П. Джонсгарда «Руководство по поведению водоплавающих» (Johnsgard, 1965). Как видно, эта книга написана почти 50 лет тому назад, когда видеосъемка еще не стала постоянным инструментом исследований в этологии. Да и киносъемка, гораздо более трудоемкая из-за необходимости проявлять километры пленки использовалась здесь лишь в ограниченных масштабах. В итоге результаты ценнейших, подчас уникальных и неповторимых наблюдений оказались полностью утраченными.

Полученный материал этологических изысканий было принято подавать в виде того, что можно назвать отдельными «кадрами», искусственно вырванными из всего контекста взаимодействий между особями. Для демонстрации выбирали такие кадры, которые, по мнению исследователя, наиболее ярко характеризуют репертуар сигнального поведения данного вида (рис. 2).

Почти не использовалась в то время и звукозаписывающая техника. Между тем, как мы увидим ниже, в большинстве сигнальных реакций лебедей (как и практически всех видов птиц) информация передается одновременно по оптическому и акустическому каналам связи. Предполагается, что коммуниканты должны воспринимать как характер движений партнера (моторику сигналов), так и сопровождающие их звуки.

Все эти недостатки технического оснащения сказались на выводах, сделанных Джонсгардом. Так, сравнивая поведение кликуна и тру-

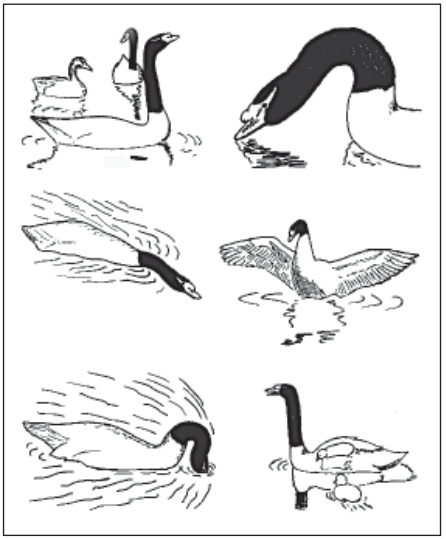


Рис. 2. Пример отображения особенностей видоспецифического поведения в этограммах из работы: Johnsgard, 1965. Черношейный лебедь.

бача во время спаривания, он пришел к заключению, что действия тех и других в этих взаимодействиях «практически идентичны». На этом основании автор рекомендовал считать, что мы имеем дело с представителями одного и того же вида. В действительности, даже в моторных компонентах, наблюдаемых при взаимодействиях этого типа у кликуна и трубача, существуют тонкие различия, не говоря уже о сопровождающих звуках, которые различны принципиально.

В отношении черношейного лебедя Джонсгард пишет: «Я не наблюдал спаривания у этого вида, но Терри Джонс сообщил мне, что поведение сходно с тем, что мы видим у других видов лебедей» (Johnsgard, 1965: 30). Приходится признать, что Джонс был не очень хорошим наблюдателем, поскольку, как будет показано ниже, именно очевидное своеобразие в организации поведения при копуляции у данного вида заставило нас заподозрить, что он стоит явно особняком от всех тех, кого можно считать «настоящими» лебедями.

Методологический подход, которому следовали авторы

Многократно показано, что истинную степень различий в поведении родственных видов можно установить, сравнивая тонкую структуру тех акций, на которых построены социальные взаимодействия между особями. К числу таких взаимодействий относятся процесс формирования брачных пар, охрана территории, копуляция и т.д.

В описаниях поведения лебедей, приведенных в процитированных работах, акции, о которых идет речь, для каждого вида собраны в форме каталогов. Этот перечень представляет собой набор «ки-

нокадров», наиболее часто присутствующих в протоколах наблюдений. Иными словами, внимание фиксируется на наиболее «броских» элементах структуры, которые называют «демонстрациями» (displays) и считают высоко стереотипными. Такую «этограмму» рассматривают в качестве «сигнального кода вида» и негласно уподобляют некоему лексикону, приписывая каждому элементу определенное «значение».

Мы в своей работе пошли по другому пути. Предшествующий опыт анализа коммуникативного поведения птиц заставил нас отказаться от попыток рассматривать «сигнальное поведение» в качестве категории, четко изолированной от всех прочих форм активности, на фоне которых происходят социальные взаимодействия. Мы полагаем, что не следует исключать из анализа, во-первых, так называемую «повседневную активность», которая обеспечивает само существование особи (например, комфортное поведение). Во-вторых, все то, что касается совместной деятельности половых партнеров по устройству гнезда.

Мы исходим из того, что комфортная и гнездостроительная активности, как и многие другие формы поведенческого самообеспечения индивида, в действительности являются важными сигналами в процессе коммуникации партнеров. Эти категории поведения обязательно следует принимать во внимание в сравнительном анализе видовых систем сигнализации 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 голые перечни поз и звуков (Панов, 1978, 2009). Описания поведения лебедей на основе такого подхода к моменту начала наших исследований не существовало. Предлагаемая читателю книга дает пример использования изложенных здесь принципов. Их детальное методологическое обоснование дано в работе: Панов, 2012.

Сравнительно-этологический анализ как инструмент уточнения систематики лебедей

В настоящее время существует очевидная тенденция рассматривать все виды, за исключением коскоробы, как принадлежащие единому роду *Cygnus*. Между тем, из всего сказанного выше следует, что по степени гетерогенности эта группа видов требует для себя, по крайней мере, более высокого таксономического статуса, чем родовой. В частности, С.А. Бутурлин (1935) рассматривал лебедей в ранге подсемейства

Cygninae. 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)».

Кажется очевидным, что степень филогенетической близости между разными видами лебедей варьирует в очень широком диапазоне. На одном 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 позволяет предполагать их полифилетическое происхождение (*C. melanocoryphus*, с одной стороны, и два других представителя подрода *Cygnus* — с другой).

Уточнить таксономический статус этой группы может помочь применение современного сравнительно-этологического анализа (в дополнение к данным морфологии, палеонтологии и молекулярной систематики).

В настоящей работе мы попытались решить следующие задачи:

1) Дать детальное описание коммуникативного поведения всех тех видов мировой фауны, которые сегодня рассматриваются в качестве представителей таксономической группы лебедей. Эта задача продиктована тем обстоятельством, что имеющиеся в литературе описания в силу их недостаточной детализации не позволяют адекватно оценить истинную степень дивергенции сигнального поведения лебедей.

2) Установить, какие именно структурные блоки сигнального поведения претерпели изменения в ходе эволюции лебедей, вектор которой, как мы полагаем, совпадает с расселением видов этой группы в северном направлении (Livezey, 1996: 434).

3) Оценить, как именно найденные структурные преобразования сказались на функциональной эффективности коммуникации (в частности, при парных взаимодействиях, предшествующих копуляции).

4) Использовать данные сравнительно-этологического анализа для уточнения таксономической структуры рассмотренного таксона.

Материал и методы исследования

Зоопарки традиционно служат ценной и перспективной базой этологических работ, поскольку предоставляют возможности для исследований, которые не всегда могут быть проведены в природе. В коллекции Московского зоопарка до последнего времени были

представлены все семь видов, о которых речь шла выше. Это побудило авторов использовать предоставившуюся уникальную возможность для сравнительного этологического исследования этой группы Гусеобразных с целью уточнения филогенетических связей между ее членами. Следует отметить, что исследования, направленные на выяснения таксономического статуса форм, входят в число основных исследовательских задач, перечисленных в «Природоохранной стратегии всемирного сообщества зоопарков и аквариумов» (2005).

В течение трех весенних сезонов (март—июнь) 2002—2004 гг. наблюдали за птицами, содержащимися на прудах Московского зоопарка и на озере в питомнике зоопарка близ пос. Сычево Волоколамского р-на Московской области. Кроме того, наблюдения за кликунами были проведены в предгнезовой 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 под наблюдением находились птицы следующих видов: черношейный лебедь (в отделенном от пруда авиарии), черный лебедь, лебедь-шипун, лебедь-кликун, лебедь-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 искусственно созданном озере объектом исследований послужили малые лебеди (*C. columbianus bewickii*) и шипуны, условия содержания которых здесь близки к естественным. То же можно сказать о кликунах, постоянно живущих на водоемах заповедника Аскания-Нова (см. ниже). Среди находящихся на прудах лебедей каждого данного вида всегда присутствовала по крайней мере одна размножающаяся или сформированная пара. Под наблюдением находились птицы разного 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).

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 североамериканскому тундровому лебедю *C. c. columbianus*. Эта птица не числится в компьютерной базе данных ISIS.

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 позже было 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.

На диске, прилагаемом к книге Е.Н. Панова «Эволюция диалога» можно найти видеоклипы следующего содержания (в скобках указаны номера записей). Длительный конфликт двух самцов лебедя шипуна на границе их территорий (2). Церемония приветствия и копуляция у лебедей того же вида (21, 40). Самец лебедя шипуна избивает черного лебедя из пары, загнездившейся на его территории (6). Вокализация одиночной холостой особи лебедя кликуна (30) и дуэты членов пар у этого вида (38).

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

** Неэффективные попытки спаривания формирующейся пары

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.

Глава 1

Общие сведения о лебедях

Пресные и солёные водоёмы нашей планеты населяют около 140 видов пластинчатоклювых птиц, именуемых также гусеобразными. Края створок клюва у этих птиц изрезаны поперечными ложбинками с роговыми выступами («пластинками») между ними. В полузакрытом клюве образуется своего рода сито, позволяющее гусеобразным отцеживать воду и порции ила, которые птица во время кормления захватывает клювом со дна водоёма. Всё, что съедобно (мелкие беспозвоночные, корневища и листья водных растений), идёт в пищу, а жидкий ил вытекает с водой наружу.

1.1. Место лебедей в зоологической системе

Отряд Гусеобразные (Anseriformes), согласно недавно предложенной номенклатуре, включает в себя одно семейство Anatidae, которое распадается на четыре трибы. Три из них — Cereopsini, Anserini и Cygnini объединяют ныне живущие виды, а четвертая, Thambetochenini — вымершие. В первую входит один монотипический род *Cereopsis*, к которому нам придется не раз возвращаться в дальнейшем. Вторая триба совпадает по объему с одним родом *Anser* (настоящие гуси), распадающимся на 5 подродов. И, наконец, триба Cygnini подразделяется на две подтрибы: Coscorobina с единственным монотипическим родом *Coscoroba*, и Cygninae, куда и относятся лебеди (Livezey, 1996). Филогенетическое древо (рис. 1.1), построено этим автором на сравнительном анализе 165 морфологических признаков, без учета особенностей поведения и других черт биологии видов. Как мы увидим далее, сравнительно генетический анализ дал несколько иные результаты, особенно важные для суждений о филогении лебедей (St John et al., 2005; Pointer, Mundy, 2008).

Согласно системе Б. Лайвизи, подтриба Cygninae содержит один род *Cygnus*, включающий в себя три подрода[1]. Два из них представ-

[1] Можно видеть, насколько более дробной стала иерархия таксономических категорий со времен К. Линнея.

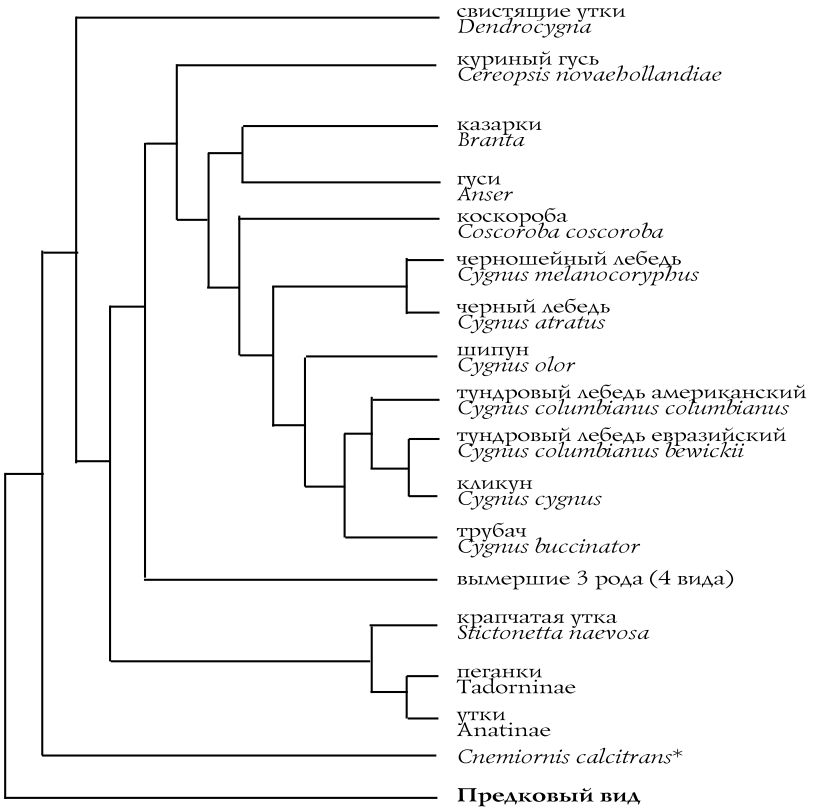


Рис. 1.1. Филогения гусеобразных, построенная по морфологическим признакам. Из: Livezey, 1996, упрощено.

лены «типичными» белыми лебедями. Подрод *Cygnus* монотипичен, в нем по этой схеме присутствует один лишь лебедь шипун *Cygnus olor*. Подрод *Olor* в трактовке Лайвизи состоит из двух видов. Это трубач *Olor buccinator* и тундровый лебедь *O. columbianus*. «Нетипичные» лебеди, черный и черношейный, выделены здесь в подрод *Chenopis*. Заметьте, что в этой классификации отсутствует лебедь кликун, которого автор схемы по давней рекомендации П. Джонсгарта (см. Введение и Johnsgard, 1974) объединил в один вид с лебедем трубачом. О том, насколько эта схема соответствует ныне известным фактическим данным, нам предстоит обсудить в заключительной главе 7.

1.2. Морфологические особенности лебедей

Лебедей можно считать наиболее крупными представителями гусеобразных. Это относится, в первую очередь, к двум видам почти одинаковой величины: трубачу и шипуну. Даже среди столь крупных водоплавающих, как серый гусь, редко можно встретить экземпляр весом в 4 кг. А самцы лебедя трубача в норме весят около 12 кг, самые крупные особи достигают веса в 15 кг. Размах крыльев взрослых самцов трубача варьирует от 2.1 до 2.4 м (Travsky, Beauvais, 2004). Масса заметно более мелких тундровых лебедей остается в пределах 5.5–7.0 кг (рис. 1.2), что все же существенно больше всего того,

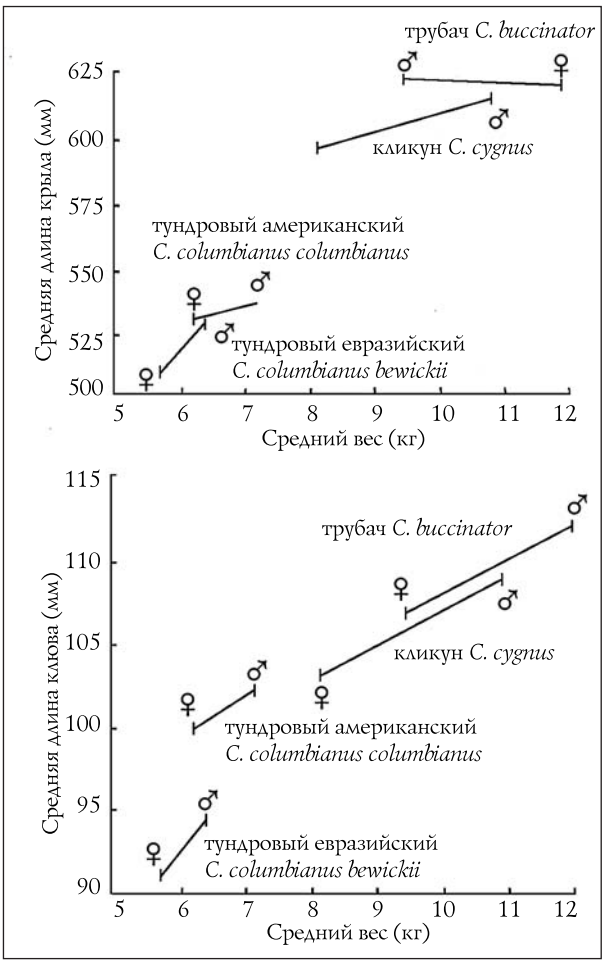


Рис. 1.2. Межвидовые различия в размерах особей в группе северных лебедей. Из: Johnsgard, 1974.

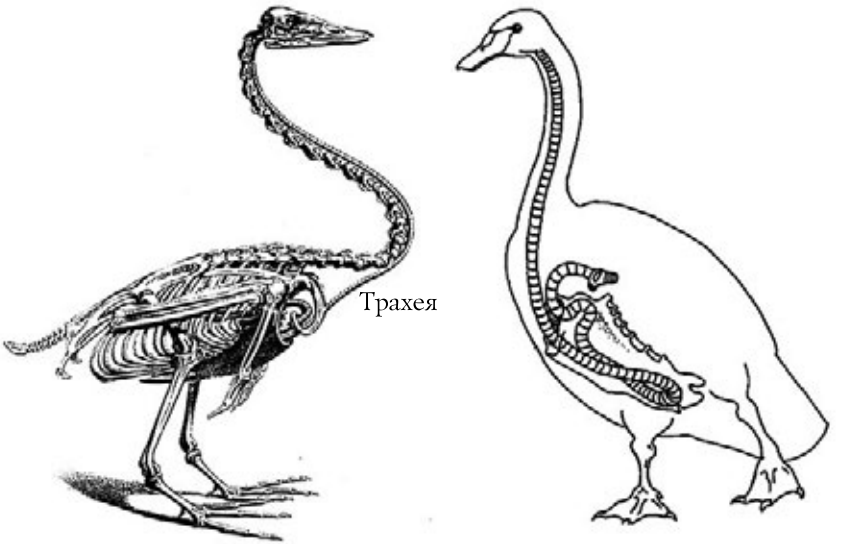
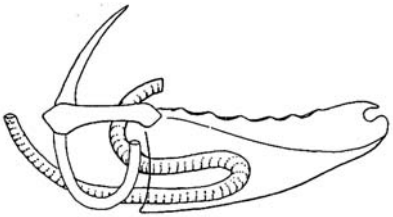


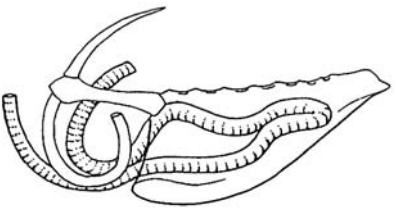
Рис. 1.3. Строение трахеи у лебедя трубача *Cygnus buccinator*. Слева — из: Eyton, 1838, справа — из Fitch, 1999.

что мы видим у прочих гусеобразных. Примерно такова же масса черного и черношейного лебедей: в среднем у самцов и самок 6.2 и 5.1 кг, 5.4 и 4.0 кг, соответственно. Наиболее миниатюрна среди всех интересующих нас видов коскороба. Масса самцов составляет в среднем 4.6 кг, самок — 3.8 кг (Scott, Wildfowl Trust, 1972). Как видно, у всех видов самки обычно мельче самцов.

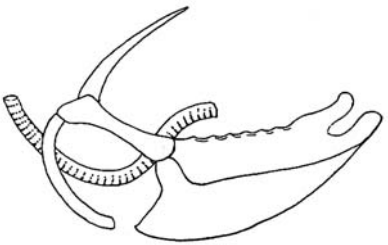
Особую элегантность лебедям придаёт очень длинная шея. У разных видов её скелет образован 22–26 позвонками, тогда как у всех прочих гусеобразных (гусей и уток) их не бывает больше 21 (Бутурлин, 1935). Самым длинношеим выглядит черный лебедь, а у черношейного этот признак выражен в наименьшей степени. В двух скелетах этого вида из коллекции Палеонтологического музея им. Ю.А. Орлова мы насчитали по 22 позвонка. Трахея, лежащая внутри тканей шеи — это часть резонатора, усиливающего звуки, издаваемые лебедями. Но самое важное здесь то, что трахея значительно удлинена за счет петель, которые она образует в области соединения с легкими. Эти петли более всего выражены у северных видов (кликун, трубач, тундровый) и помещаются в полости костной ткани грудины (рис. 1.3). Именно эти виды характеризуются громогласной, по существу, вокализацией. Акустические сигналы черного лебедя далеко не столь полнозвучны, а голоса черношейного и шипуна человеческое ухо вос-



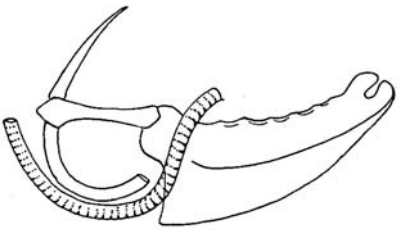
кликун *Cygnus cygnus*



трубач *Cygnus buccinator*



черношейный лебедь *Cygnus melanocoryphus*



черный лебедь *Cygnus atratus*

Рис. 1.4. Различия в строении трахеи у четырех видов лебедей. Из: Scott, Wildfowl Trust, 1972.

принимает лишь на сравнительно небольшом расстоянии. Так, народное английское название шипуна — «немой» лебедь. У всех этих трех видов трахея лишена петель (рис. 1.4). Строение трахеи одинаково у самцов и самок.

Свою броскую окраску лебеди приобретают с возрастом. У белых лебедей буровато-серое оперение верха тела, характерное для первогодков, частично сохраняется на второй год жизни (вкладка 3). И лишь после линьки, наступающей в конце этого года, птицы становятся снежно белыми. Но поскольку они подолгу кормятся, опрокинувшись ногами вверх, так что голова и шея постоянно находятся под водой, оперение этих частей тела вскоре приобретает рыжеватый оттенок под влиянием содержащегося в воде железа. Молодые черные лебеди окрашены в грязно коричневый цвет.

Половой диморфизм в окраске отсутствует. Н. Хорроксс соавторами показали, что у шипунов относительные размеры шишки на клюве больше у самцов, чем у самок. У особей обоих полов этот показатель варьируют по сезонам года[2] (рис. 1.5). Показано, что у самцов

[2] У самцов пеганки *T. tadorna* увеличение весной аналогичной структуры на клюве строго коррелирует с увеличением размеров семенников (Ferns et al., 2005).

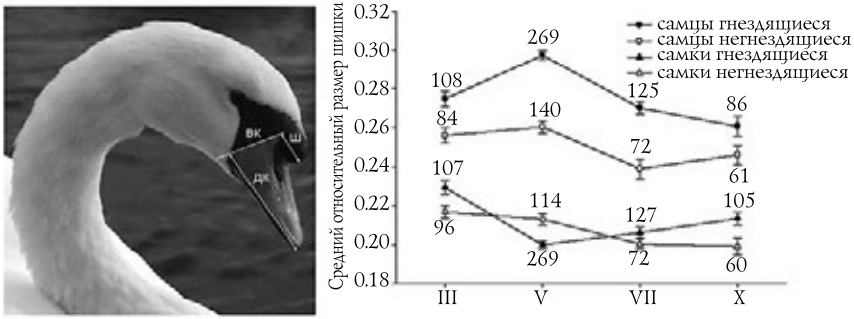


Рис. 1.5. Сезонные изменения относительной величины шишки на надклювье у самцов и самок лебедя шипуна *Cygnus olor*. ДК — длина клюва, ВК — высота клюва, Ш — шишка. Из: Horrocks et al., 2009.

шишка увеличивается до возраста 8 лет[3] (Horrocks et al., 2009). Величину показателя относительных размеров шишки высчитывали по фотографиям, так что межполовые различия по абсолютным размерам структуры не приводятся. Мы полагаем, что различия по абсолютным значениям величины шишки настолько малы, что в поле не позволяют по данному признаку надежно определять пол особи. У самцов и самок черношейных лебедей различия в величине розового эластичного образования у основания надклювья также не выглядят сколько-нибудь значительными, так что визуально пол особи удается определить лишь по общим размерам тела, когда самец и самка находятся рядом друг с другом (вкладка 8).

Пуховые птенцы у всех лебедей почти белые с разными оттенками серого или чуть желтоватого цвета. У шипуна различаются два варианта окраски птенцов — «белая» и «серая». Долгое время считали, что эти различия окраске определяются одним рецессивным геном, сцепленным с полом. Однако позже удалось установить, что характер наследования окраски в этом случае не столь прост. В процессе задействованы две пары аллелей, так что одна отвечает за «более белую», а другая — за «более серую» окраску. Третья пара аллелей модифицирует действие этих двух, придавая им тот или иной тонкий оттенок (Nelson, 1976*б*). Как видно из рис. 1.6, наиболее отличны по окраске от всех прочих птенцы коскоробы[4].

[3] Сказано также, что затем, с возрастом, размер шишки уменьшается, но, по словам самих авторов для такого заключения слишком мало данных.

[4] Ценнейшая информация для определения пуховых птенцов лебедей содержится в работе: Nelson, 1976a.

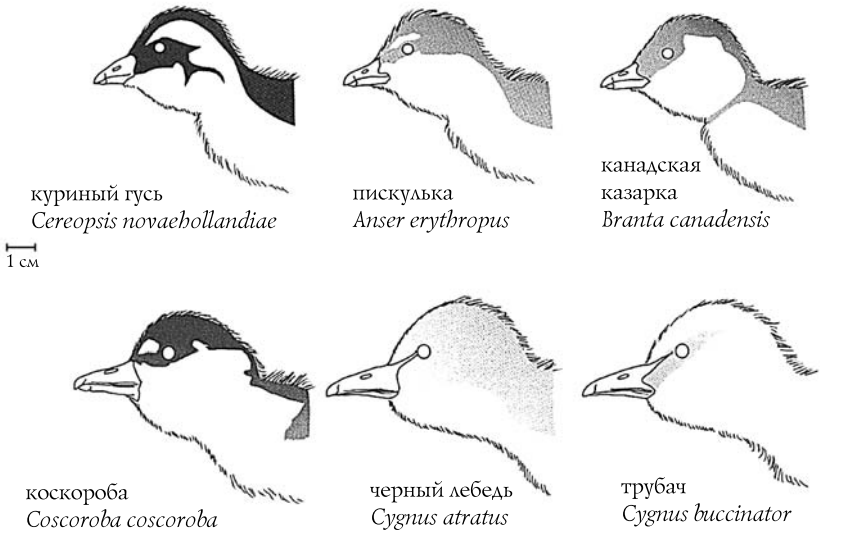


Рис. 1.6. Окраска пуховых птенцов у 6 видов гусеобразных. Из: Livezey, 1996.

1.3. Географическое распространение

Из семи видов, относящихся к трибе Cygnini, пять обитают в Старом Свете. Ареал тундрового (или малого) лебедя охватывает тундры крайнего севера Евразии и Северной Америки. Немного южнее его на северо-востоке Европы и в Сибири гнездится кликун. Как можно видеть из рис. 1.7*А*, ареалы этих видов соприкасаются, а кое-где, вероятно, немного перекрываются. На севере Евразии кликун местами может быть встречен бок о бок с тундровым лебедем. В Северной Америке не исключено локальное совместное обитание последнего вида с лебедем трубачом. Такой характер распространения, как и значительное сходство во внешней морфологии этих трех видов, свидетельствует о том, что процесс географического видообразования закончился в этой группе сравнительно недавно (разумеется, в масштабах эволюционного времени).

Совершенно иначе выглядит распространение трех видов, резко отличающихся друг от друга морфологически. Это шипун, лебеди черный и черношейный. Их автохтонные ареалы существенно разнесены в пространстве (рис. 1.7*Б*). Изначально область распространения шипуна была локализована на юге Сибири и в Центральной Азии, где он обитает ныне на пресных и солоноводных озерах, вплоть до горько-соленых. Черный лебедь первоначально гнездился в Австра-

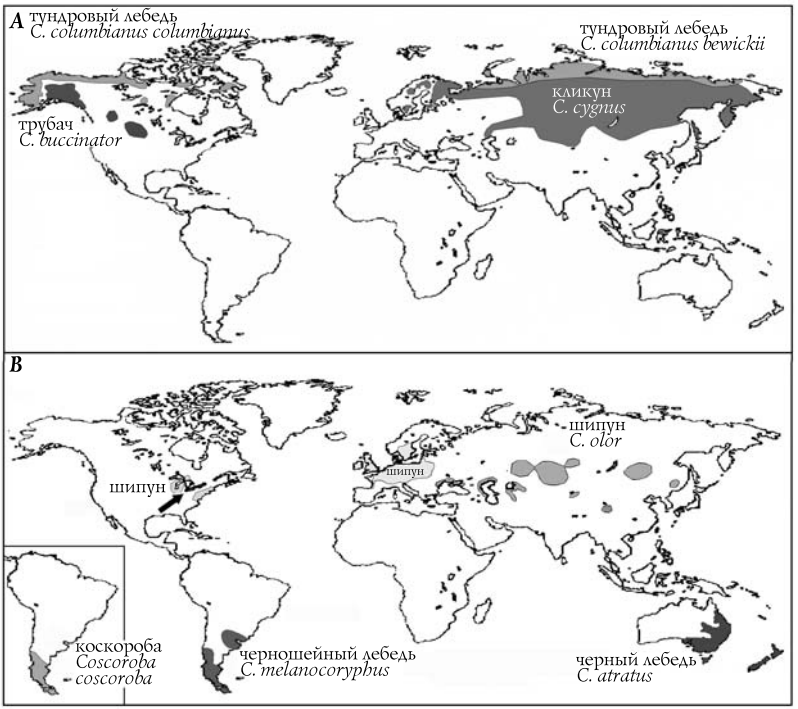


Рис. 1.7. Ареалы лебедей. А — «северных» лебедей: малого (тундрового), кликуна и трубача; Б — черношейного лебедя, черного лебедя и шипуна. Автохтонный ареал шипуна показан более темной заливкой, а европейские, обязанные вторичному расселению и акклиматизации вида — более светлой.

лии, Тасмании и Новой Зеландии. В последнем регионе он был истреблен европейцами, колонизовавшими эти острова.

Современные ареалы этих двух видов были искусственно расширены человеком. Лебедей ввозили в разные страны в качестве декоративных птиц. Отдельные особи ускользали из неволи и давали начало местным популяциям. Так шипун обосновался в Исландии, Японии, Сингапуре, Австралии, Новой Зеландии и Южной Африке. Сегодня этот вид широко распространен в Северной Америке. На Великих Озерах его популяция увеличилась настолько, что сочли необходимым регулирование численности путем частичного отстрела самцов (Petrie, Francis, 2003; см. также Tatu, 2006). Интенсивное заселение шипуном Франции в последние десятилетия (Gayet et al., 2011) идет, вероятно, за счет эмиграции особей из некогда возникших таким же образом популяций средней Европы. Локальные популяции черного лебедя существу-

ют ныне в материковой Европе (Испания, Нидерланды, Германия, Польша) и в Англии (подробнее см. Banks et al., 2008).

В Московский зоопарк черных лебедей впервые завезли на рубеже XIX и XX веков. Размножаться они начали только в 1932 году, причем происходило это в ноябре, то есть в те же сроки, когда этот вид гнездится у себя на родине, в Австралии. Но после того как птиц перестали переводить на зиму в закрытое помещение (с 1941 года), они начали размножаться весной, как и те виды лебедей, что испокон веку обитают в Северном полушарии.

Ареал черношейного лебедя занимает крайний юг Южной Америки в пределах Чили и Аргентины (в том числе Огненную Землю), а также Фолклендские острова. Область распространения этого вида почти полностью совпадает с ареалом коскоробы.

1.4. Годовой цикл

На протяжении года бюджет времени у каждого вида лебедей распределяется между заботами по выращиванию потомства, периодом линьки по окончании гнездового цикла, миграциями к местам зимовки и преодолением обратного пути к местам гнездования. Эта периодичность особенно четко выражена у северных видов, обитающих в высоких широтах с их коротким летом. Например, птицы американского подвида тундрового лебедя *C. c. columbianus* дважды в год вынуждены преодолевать дистанцию в 3000–4000 км, разделяющую места их гнездования и зимовок (Petrie, Wilcox, 2003). У евразийской расы того же вида *C. c. bewickii* весенний перелет занимает три месяца, а осенний — вдвое меньше (Beekman et al., 2002).

Длительность обозначенных четырех фаз гнездового цикла существенно разнится у видов, обитающих в разных климатических зонах земного шара. Период гнездования наиболее короток, а длительность миграций максимальна у видов, обитающих в Субарктике (рис. 1.8*а*). У шипуна, ареал которого локализован в умеренной зоне, гнездовой сезон удлиняется, а время отсутствия птиц в местах размножения увеличивается (рис. 1.8*б*). У черного лебедя в субтропиках Австралии период откладки яиц растянут почти на 4 месяца (рис. 1.8*в*). Район гнездования черношейного лебедя локализован на юге Аргентины и Чили, где с июля по декабрь среднемесячные температуры держатся в пределах от +10 до +22°С. У этого вида сезон гнездования растянут почти на полгода, а период миграций занимает меньше месяца (рис. 1.8*г*).

Период гнездования. В преддверии гнездового сезона брачные пары заняты выбором мест своего дальнейшего пребывания. Надо сказать,

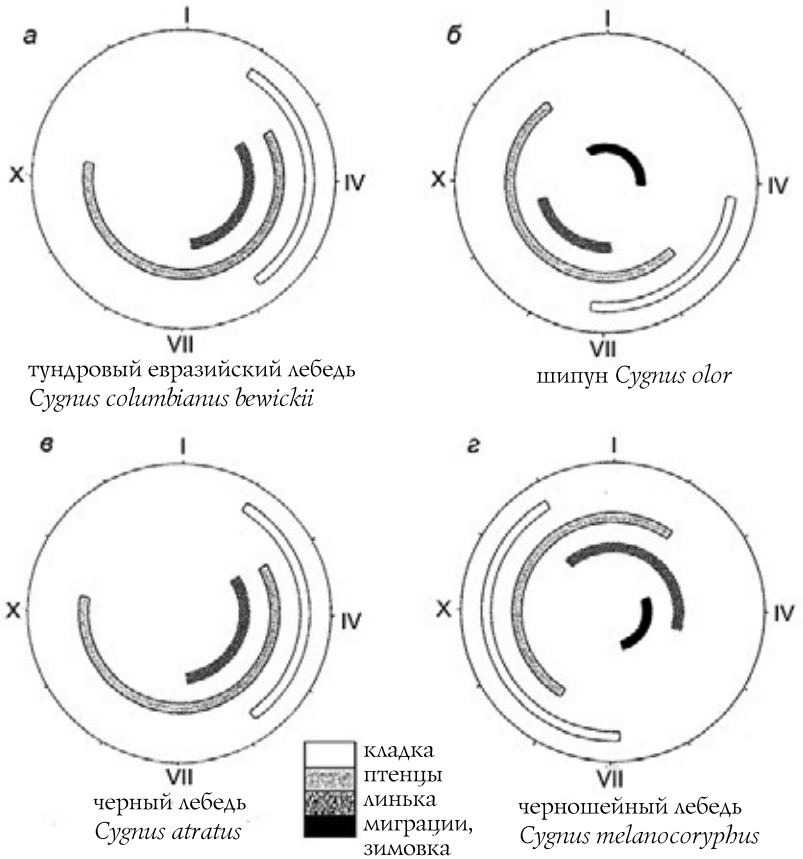


Рис. 1.8. Схема годовых циклов у 4 видов лебедей. Объяснения в тексте. Из: Scott, Wildfowl Trust, 1972.

что не все пары позже займутся постройкой гнезда. Те, которые сформировались только что, этой весной, не обязательно приступят к гнездованию, но ограничатся лишь тем, что будут всеми силами охранять выбранную территорию от конспецификов. Так, у тундровых лебедей пары формируются обычно из птиц в возрасте 3–4 лет, а гнездиться они начинают только через год или два (Draft international..., 2011). То же самое известно для кликунов[5]. После занятия территории парой она может удерживать за собой этот участок год или два подряд, не сооружая здесь гнезда, и лишь затем начинает использовать место

[5] У шипунов самцы, утратившие партнера, приобретают другого, чей возраст близок к его собственному (Perrins, McCleery, 1997).

по назначению (Boiko, Kampe-Persson, 2010). У шипунов самцы впервые приобретают брачных партнеров в среднем в возрасте 3.37 лет, а для самок эта цифра несколько ниже (3.23 года). Время первого гнездования — соответственно, 4.21 и 4.05 лет (Coleman et al., 2001).

У лебедей известно два типа размещения гнезд — они или полностью изолированы пространственно друг от друга, или располагаются в сфере взаимной видимости пар, на небольшом расстоянии друг от друга. В первом случае пара охраняет достаточно обширную *территорию* вокруг гнезда, во втором формируются более или менее плотные *колонии* (рис. 1.8). Разреженное гнездование характерно для всех трех видов северных лебедей, а колониальное — для черного лебедя. В популяции американского тундрового лебедя на Аляске средние расстояния между гнездами варьируют в разные годы от 11.1 до 14.5 км, а гнезда, расположенные наиболее близко друг к другу, неизменно разделены дистанциями более 2.5 км (Stickney et al., 2002).

По словам Е.В. Сыроечковского (2013: 52–57), малым лебедям на о. Вайгач свойственна жесткая территориальность. Члены пары не подпускают других лебедей не только к гнезду, но даже на окраины своего гнездового участка. На границах владений соседних пар часто имеют место конфликты между ними: взаимные демонстрации нередко переходят в драки[6]. Эти противостояния случаются наиболее часто с участием пар лебедей, поселившихся слишком близко к соседям. Как предполагает автор работы, это могут быть пары, впервые занявшие участки в данной местности, в силу чего границы их территорий не столь четко выражены, как у тех, которые установили рубежи своих участков в предыдущие гнездовые сезоны.

Пары шипуна обычно гнездятся одиночно, но иногда формируют нечто вроде колоний, почти столь же плотных, как агрегации черного лебедя (рис. 1.9). Что касается черношейного лебедя, то здесь пары, если судить по беглому замечанию в статье Кавкела и Гамильтона, гнездятся, скорее всего, разреженно (Cawkel, Hamilton, 1961; см. также del Hoyo et al., 1992). Наконец, коскоробу можно определенно считать видом территориальным. Участок пары занимает от 0.25 до 7 га, а среднее расстояние между гнездами составляет в среднем 46±10 м (от 10 до 125 м). Семь из 38 пар удерживали за собой участки круглый год, другие — от 6 до 23 месяцев. В охране территории от вторжения конспецификов принимают участие оба члена пары, хотя самцы немного более агрессивны (Silva-García, Brewer, 2007).

[6] По предположению автора, именно в такие моменты птицы могут оставлять гнездо без присмотра, так что в него успевает отложить яйцо чужая самка. Среди 100 гнезд в четырех были обнаружены яйца гуменника (по одному) и в 16 (16.7 % за шесть полевых сезонов) предполагается присутствие подброшенных лебединых яиц (Сыроечковский, 2013: 52–57).

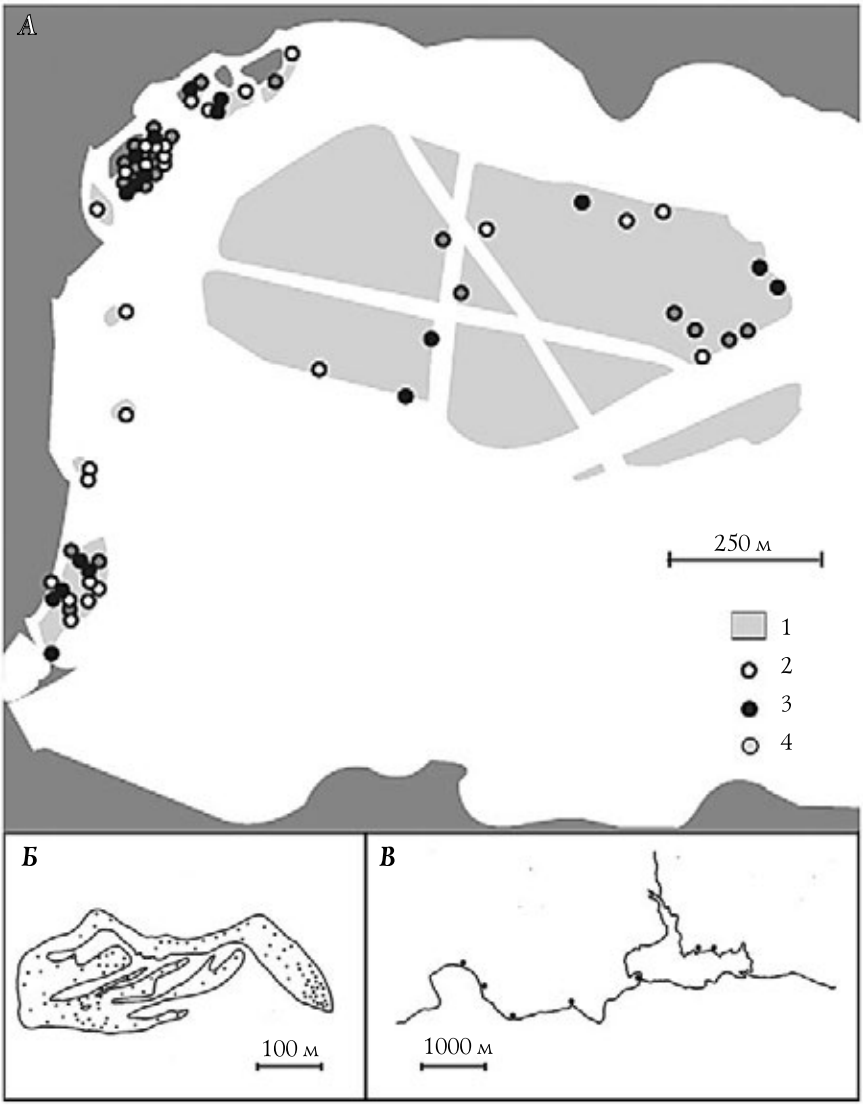


Рис. 1.9. Характер размещения гнезд у черного лебедя *Cygnus atratus* (А) и шипуна *C. olor* (Б, В). 1 — заросли тростника; 2 — гнезда самок, не участвовавших во внебрачных копуляциях; 3 — то же, участвовавших; 4 — погибшие гнезда. А — из: Kraaijeveld et al., 2004; Б, В — из: Scott, Wildfowl Trust, 1972.

Важно, однако, что степень рассредоточения гнезд у коскоробы, не говоря уже о том, что мы видим у шипуна, не сопоставима с взаимным избеганием пар у тундрового лебедя. У этого вида площадь гнездовых участков варьирует от 20 до 33 га, а среднее расстояние между гнездами — от 11 до 14.5 км. Гнезда обычно располагаются на сухом возвышенном участке, что обеспечивает хороший обзор окрестностей, примерно в 20 м от берега водоема. На тех территориях, которые птицы занимали по крайней мере три года подряд, в 36% случаев (32 из 89) гнезда располагались каждый год на одном и том же бугорке (Stickney et al., 2002).

Наблюдаемую картину можно, по крайней мере отчасти, объяснить тем, что на одну и ту же территорию каждый год возвращается та самая пара, которая гнездилась здесь в предыдущий. И в самом деле, у тундрового лебедя связи между самцом и самкой, сформировавшими пару, отличаются большим постоянством. В Ненецкой тундре две пары возвращались на свой участок 5 лет подряд, восемь — 4 года, 22 — по крайней мере 3 года и 39 — не менее двух лет. Однако 113 из 184 пар занимали территории впервые (Rees, Belousova, 2006). Можно предположить, что это были новые пары, формирующиеся из особей, которые после прилета на места гнездования держатся еще в стаях, где 51–66% птиц способны к размножению, а остальные состоят из молодняка (Wilk, 1988).

Очень похожую картину мы видим у другого северного вида, кликуна. Эйнварссон и Рис за 13-летний период исследований в северной Исландии получили информацию по длительности использования территории 144 парами. Из них 39 (27%) занимали свои участки не менее 5 лет подряд, но другие 50 пар гнездились лишь по одному разу. В среднем за весь период наблюдений одну и ту же территорию занимали 2.8 пар. Тридцать четыре пары в первый год присутствия на своей территории не приступали к размножению, и 18 из них гнездились в последующие годы (Einarsson, Rees, 2001).

У тундровых лебедей, содержащихся в полувольных условиях в Слимбридже (Англия), разрыва брачных уз не наблюдали ни разу. Пожизненные брачные узы считают правилом и для лебедя трубача (Bartok, Michalenko, 2003). Того же нельзя сказать о шипуне. В Великобритании за 6 лет наблюдений смену половых партнеров при живых супругах наблюдали у 3% пар, которые уже принимали участие в размножении, и у 9% других, которые еще не начинали гнездиться или потерпели неудачу при попытке гнездования. Нового партнера особь, оказавшаяся «в разводе», приобретает очень быстро, но некоторые индивиды совсем не спешат с этим (Scott, Wildfowl Trust, 1972).

Неожиданными оказались результаты исследования брачных отношений у черного лебедя, когда непосредственные наблюдения в их

гнездовой колонии были дополнены методикой ДНК дактилоскопии. Она позволяет установить отцовство птенцов тех пар, которые на первый взгляд выглядят счастливыми супругами. Было показано, что в среднем в 37.6% выводков (от 27 до 40% в три разные года) по крайней мере один птенец происходит от внебрачного спаривания. Такие «незаконнорожденные» присутствовали в в гнездах 32 из 84 пар, при общем количестве этих птенцов от 10 до 17% в разные годы, в среднем 15.1% (Kraaijeveld et al., 2004).

Как указывает Брайтвейт, у этого вида самцы могут формировать временные альянсы с самками и оставлять их сразу же после откладки яиц. Или же самец изгоняет другого от гнезда с кладкой, а затем ведет себя по отношению к птенцам как их истинный отец (Braithwaite, 1981).

В постройке гнезда у всех видов лебедей принимают участие оба члена пары. Среди белых лебедей участие самца в насиживании достоверно подтверждено только для евразийского тундрового лебедя (Литвин и др., 1999). Есть указания на то, что у черного лебедя самцы отдают насиживанию кладки даже больше времени, чем самки (Brugger, Taborsky, 1994). В Московском зоопарке самца черношейного лебедя часто можно было видеть сидящим вплотную к гнезду, пока самка насиживала яйца. Кладка состоит обычно из 3–5 яиц. Они очень крупные, весом 325–340 г у таких крупных видов как шипун, кликун и трубач, 245–280 г у трех других видов, 185 г у коскоробы. Окраска скорлупы у трубача, кликуна и тундрового лебедя белая или желтоватая, у черношейного — кремовая, шипуна и черного — зеленоватая. Период насиживания составляет 29–36 дней (Scott, Wildfowl Trust, 1972).

Интересная особенность поведения некоторых видов состоит в том, что их маленькие птенцы во время пребывания на воде проявляют стремление забираться на спину родителей и оставаться здесь при перемещении тех с места на место (рис. 1.10 ; вкладка 8*д*). Ранее существовало устойчивое мнение, что такое поведение характерно только для шипуна, черного и черношейного лебедей (подробнее см. Scott., Wildfowl Trust, 1972: 109–110). Однако позже оказалось, что его можно наблюдать и у трубача (Bailey et al., 1980).

Как видно из рис. 1.8, у всех видов осенняя линька взрослых особей совпадает с периодом их заботы о птенцах. Линяющий лебедь одновременно теряет все маховые перья и полностью утрачивает способность летать. В таком беспомощном состоянии птица остается не менее месяца. У одних видов самец и самка линяют поочередно (например, у трубача), у других — практически одновременно. Что касается тех молодых птиц, которые еще не участвовали в размножении в этот год, то они ближе к осени скапливаются на период линьки огромны-

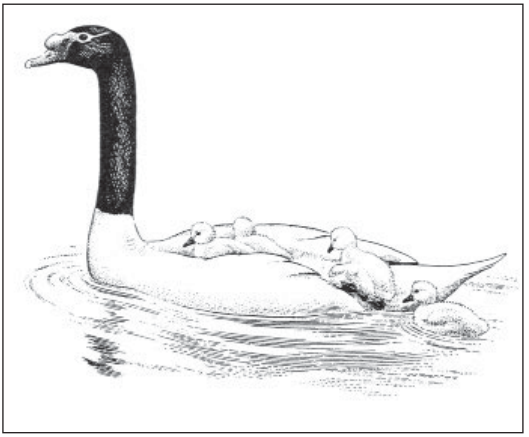


Рис. 1.10. Транспортировка птенцов на спине взрослой особью черношейного лебедя *Cygnus melanocoryphus*. *Из*: Scott, Wildfowl Trust, 1972.

ми стаями на мелководьях, где становятся легкой добычей для каждого желающего полакомиться лебединым мясом. Об этом критическом периоде в жизни лебедей и о его следствиях будет подробнее сказано в разделе 1.6.

Молодые остаются на попечении родителей на протяжении полугода. У северных видов вся семья мигрирует к югу и остается в своем первоначальном составе на протяжении всего периода зимовки.

Миграции и зимовки. Как уже было сказано, каждая особь проводит значительную часть года за пределами района своего гнездования. Особенно это справедливо в отношении членов тех популяций, которые гнездятся в высоких широтах северного полушария. Это тундровые лебеди двух подвидов (американского и евразийского) и популяции лебедя трубача, размножающиеся на Аляске. Важно заметить, что южные популяции второго из этих видов, чей гнездовой ареал локализован на северо-востоке США (штаты Айдахо, Монтана и Вайоминг), в районах около 45^0 с. ш., в основном оседлы (Oyler-McCance et al., 2007; Varner, Eichholz, 2012).

Миграционные пути тундровых лебедей растянуты на 3.5–4 тыс. км. Но птица этого вида способна за один раз покрыть не более 2 тыс. км (Beekman et al., 2002). При средней скорости полета около 50 км в час лебеди, гнездящиеся в дельте р. Маккензи (68^0 с.ш.) и зимующие на атлантическом побережье Северной Каролины (35^0 с. ш.) при полете без посадки должны были бы находиться в воздухе 100–115 часов. Но такая задача невыполнима. Поэтому мигранты перемещаются как в сторону мест зимовок осенью, так и обратно на родину весной, регулярно останавливаясь для пополнения энергетических запасов, с более или менее длительными остановками (stopovers). Это или посадки на несколько часов, или, чаще, промежутки в передвижениях длительностью от 4 до 38 дней. Лебеди, гнездящиеся в тундрах Ка-

нады, традиционно задерживаются на такое время в четырех точках своих миграционных маршрутов, разделенных более или менее одинаковыми дистанциями (Petrie, Wilcox, 2003). По данным этих авторов, если суммировать длительность всех остановок во время осенних и весенних миграций, окажется, что каждый лебедь проводит в этих промежуточных пунктах половину своей жизни.

Тундровые лебеди и северные популяции трубача относятся к числу так называемых дальних мигрантов. Их пролет проходит по сравнительно узким коридорам, причем птицы каждой популяции движутся к постоянным местам своих собственных зимовок (рис. 1.11).

Другие виды лебедей северного полушария попадают скорее в категорию ближних мигрантов. Например, кликуны, гнездящиеся в Исландии, зимуют в основном на Британских островах, примерно в 1.5 тыс. км к юго-востоку от мест, где они выводят свое потомство. Лишь немногие особи оказываются южнее, на северном побережье материковой Европы. Лебеди следуют во время перелетов не по узким коридорам, а широким фронтом (Newth et al., 2007). Во время весенних миграций кликуны, движущиеся к местам гнездования в Швеции, придерживаются изотермы +3 °C/+5 °C , то есть мест с такими температурами, при которых идет таяние льда. Птицы нуждаются в открытой воде, где мигрирующие стаи собираются на отдых. Время остановок короче, чем у видов, совершающих протяженные миграции. Обычно птицы не задерживаются в одном месте дольше чем на

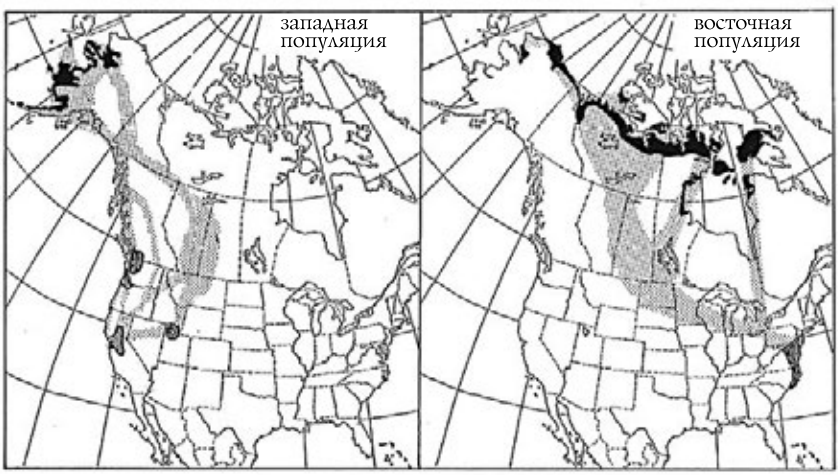


Рис. 1.11. Пролетные пути двух крупных популяций американского тундрового лебедя *Cygnus c. columbianus*. Из: Pacific flyway..., 2001.

2–4 дня, хотя иногда передышка растягивается на две недели. Впрочем, при искусственной подкормке ее длительность варьирует уже от 17 до 43 дней (Hämäläinen, 2010).

В отличие от уже рассмотренных видов, шипун в некоторых районах своего ареала в зимнее время не улетает далеко. Особи совершают кочевки небольшой протяженности, продвигаясь к югу лишь при значительных ухудшениях погоды. Например, на Британских островах, куда с севера прилетают на зимовки тундровые лебеди из северо-восточной Европы и кликуны из Исландии, некоторые пары шипунов удерживают за собой территории даже в холодное время года. Такие пары остаются в наиболее благоприятных местах с хорошо развитой растительностью и с богатым кормом. Разумеется, пара не в состоянии препятствовать временному пребыванию на своих участках тех лебедей своего и других видов, которые прилетают сюда стаями в поисках корма. Но пара получает преимущество в том отношении, что с наступлением весны оказывается одной из первых в угодьях, наиболее пригодных для гнездования (Scott, 1984).

Разумеется, нельзя сказать, что шипуны всегда и везде ведут себя подобным образом. Когда в северном полушарии суровая зима, этих птиц можно встретить далеко к югу от мест гнездования, например, в Корее, северной Индии, на Ближнем Востоке и в южной Африке. Отдельные особи попадают каким-то неведомым образом даже на Бермудские острова.

Примерно такой же характер перемещений по типу кочевок мы наблюдаем у черных лебедей в Австралии и черношейных в Южной Америке. Особи второго из этих видов по окончании сезона гнездования и линьки движутся семейными группами, объединяющимися подчас в большие стаи, на север, где их в это время часто можно встретить в Парагвае. Сходным образом ведут себя и коскоробы. Однако и среди представителей этих видов существуют так называемые «бродяги», которые непредсказуемым образом оказываются далеко в стороне от мест регулярного пребывания конспецификов. Например, к началу XXI столетия были известны 15 встреч одиночных черношейных лебедей на островах у северной кромки Антарктиды (Quintana et al., 2000).

Повторные встречи меченых лебедей в местах их зимовок показали, что значительная часть особей возвращается на следующую зиму туда же, где они провели предыдущую. В Великобритании доля таких возвратов среди евразийских тундровых лебедей после первой их зимовки варьирует от 21.4 до 36.2%, после второй — от 54.9 до 74.3% (Scott, 1980; Robertson, Cooke, 1999).

Социальное поведение на пролете и во время зимовок. Еще в преддверии осенних перелетов лебеди собираются в большие стаи, в которых члены каждой семьи держатся компактно и несколько особняком. Такие стаи могут включать в себя до 5–15 тыс. птиц. Эти огромные скопления лебедей, готовых к перелету на юг, осенью можно наблюдать, например, в дельте р. Печоры, в ареале евразийских тундровых лебедей. В традиционных местах временных остановок на путях миграции этих лебедей в Германии собираются до 8 тыс. особей, на Балтийском побережье — до 20 тыс. (Beekman et al., 2002).

Понятно, что при такой численности и плотности размещения птиц неизбежна конкуренция за доступ к кормовым ресурсам и удобным местам отдыха. Конкурируют друг с другом как отдельные особи, так и семейные группы, состоящие из членов пары и их отпрысков. В местах длительных остановок складывается система социального ранжирования, которая функционирует в основном тогда, когда одновременно несколько особей и/или социальных ячеек вынуждены бороться в данный момент за тот или иной ресурс.

Д. Скотт особо подчеркивает, насколько важны для исхода конфронтаций социальные связи между членами пары и их взаимная поддержка. Самец и самка стараются держаться в большей близости друг к другу чаще в плотных скоплениях, нежели в разреженных. Та же тенденция проявляется, когда партнеры кормятся на полях, находившихся летом под посевами зерновых. Серьезные столкновения случаются только между самцами. Самцы из разных пар различаются по способности противостоять оппонентам. Противостояния с большей вероятностью выигрывают более крупные из них, которые, таким образом, занимают и более высокие места в социальной иерархии. Соответственно, более успешны в конкуренции те пары, в состав которых входят именно такие самцы. Интересно, что члены таких пар проводят больше времени вместе, по сравнению с теми, где ранг самца невысок. Когда самка временно оказывается на удалении от своего партнера, она бывает, как правило, менее успешной в столкновениях с конспецификами. Тот же эффект, хотя и в меньшей степени, наблюдается в отношении самцов, лишенных временной поддержки со стороны их партнерш (Scott, 1980).

Эти результаты, полученные в местах пролета евразийского тундрового лебедя, во многом совпадают с данными по американскому подвиду того же вида. С. Бадзинский проанализировал наблюдения за 178 конфликтами с участием семейных групп разной величины (пара взрослых с разным количеством птенцов), пар взрослых особей без потомства («несемейные группы») и одиночными лебедями разного возраста. Наиболее часто конфликты возникали между несемейными

группами (15% от общего числа конфронтаций) и между одиночными особями (26%), что, по мнению автора, может свидетельствовать лишь о численном преобладании тех и других в стаях. Семьи были инициаторами 17% конфликтов с другими семьями и 20% — с несемейными группами. Несемейные пары редко вступали в конфронтации с семьями и в этих ситуациях терпели поражения в 95% случаев.

Оказалось также, что социальный ранг семьи связан положительной зависимостью с числом отпрысков, присутствующих в ней. Обычно крупная ячейка выступает инициатором конфликта с более малочисленной. И кто бы ни был инициатором, он выигрывает столкновение чаще, чем изначально пассивная сторона. При этом уровень агрессивности противников, как правило, невысок и не зависит от социального статуса участников противостояния. По мнению автора, описанный им тип взаимоотношений наиболее ожидаем при той нестабильной социальной обстановке, которая имеет место в местах временной остановки стай на пролете (Badzinski, 2003).

Дж. Блэк заинтересовался другой стороной поведения лебедей во внегнездовой период[7]. Под наблюдением в Шотландии находились кликуны и евразийские тундровые лебеди, которых привлекали на экспериментальную площадку, рассыпая здесь зерна ячменя. Задача состояла в том, чтобы выяснить, какими сигналами обмениваются птицы в краткий период, предшествующий их синхронному взлету при перемещении в другое место. Таким сигналом в большинстве случаев служило короткое вздергивание головы, очень сходное по моторике у обоих видов. У разных пар степень готовности пассивного партнера реагировать взлетом на сигнал активного различались в четыре раза (по длительности латентного периода). Согласованность в поведении была тем выше, чем меньше была дистанция, их разделяющая. Охотнее взлетали те птицы, которые меньше времени кормились до этого. Чем дольше инициатор взлета повторял описанное движение головой, плавая среди других птиц, тем успешнее он был в попытках увлечь их за собой (Black, 1988).

1.5. Питание

Лебеди — птицы растительноядные. Их основной корм составляют те водные растения, которые покрывают толстым ковром дно мелководных водоемов, как пресноводных, так и морских лагун. К числу таких растений принадлежат, в первую очередь, виды семейства Рдесто-

[7] К сожалению, автор не указывает, когда именно проведено его исследование, так что можно лишь догадываться, что наблюдения проводили в период зимовок. Кроме того, хотя речь идет о «стаях», ничего не сказано о том, какова была численность группировок птиц.

вых (Potamogetonaceae), в частности, рдест гребенчатый *Potamogeton pectinatus*. Рдесты — растения многолетние, с ветвящимися стеблями длиной до 1.5 м. Излюбленным кормом лебедей оказываются их длинные корневища, которые утолщаются наподобие клубней. В пищу идут также стебли и листья. В водоемах с солоноватой водой такие же подводные заросли образует руппия морская *Ruppia maritima* из семейства Руппиевых (Ruppiaceae). В морских лагунах, где лебеди могут останавливаться в период миграций, кормовой базой для них служат подводные ковры взморника, или морской травы *Zostera marina* (семейство Zosteraceae). Эти растения оказываются главным средством восполнения энергетических затрат в период протяженных сезонных миграций (Beekman et al., 2002; LaMontagne et al.,. 2003).

Способ кормления этими растениями весьма своеобразен. Птица рыхлит подводный ковер ногами, выполняя ими движения, именуемые «топотанием». Так лебедь рвет стебли на части, после чего опрокидывается ногами вверх и на ощупь подбирает фрагменты зелени такой величины, которые можно проглотить. Топотание оказывается весьма эффективным способом извлечь на поверхность «клубни» рдестов, покоящиеся в почве на глубине до 30 см. Понятно, что этот прием применим лишь в тех местах, где глубина воды позволяет птицами достать ногами дна. Интересно, что такое поведение присуще и молодым лебедям в тот период, когда они еще находятся на попечении родителей (De Vos, 1964).

Надо сказать, что описанный способ добывания корма лебедями весьма расточителен в том смысле, что он оказывает резко отрицательное влияние на популяции растений, о которых идет речь[8]. Топотание приводит к нарушению целостности корневищ, которые как раз и обеспечивают многолетнее существование этого растительного сообщества.

К. Тату провел детальный анализ того ущерба, который наносят популяциям руппии и взморника шипуны в лагунах у побережья штата Мериленд за два месяца своего пребывания здесь в период зимовок. Участки с небольшой глубиной воды (0.50–0.75 м), а также относительно глубокие (1 м и более) предпочитали для кормежки стаи шипунов, и здесь площадь зарослей этих растений сократилась на 75–100% и 77–93%, соответственно. Наблюдения показали, что в этот период кормление является активностью, полностью преобладающей над всеми другими. Особенно интенсивно кормятся птицы в стаях, уделяя кормежке тем больше времени, чем выше численность группировки. Меньший урон растительности наносят шипуны, объединенные в

[8] Всплывающие фрагменты подводных растений, целостность которых нарушена лебедями, привлекают к месту их кормежки множество прочих водоплавающих птиц — гусей и уток. В работе Бейли и Бетта перечислены 8 видов из их числа, которые регулярно собираются в местах кормления американского тундрового лебедя (Bailey, Batt, 1974).

пары. Они придерживались глубин 0.76–0.99 м, и в таких местах истощение кормовой базы оценивается в 32–75% (Tatu, 2006).

Исчерпав ресурсы в данной точке пространства, птицы перемещаются в поисках пропитания дальше. Р. Клаассен с соавторами детально изучили тактику оптимизации выявления новых запасов корма, невидимых лебедям с воздуха. Объектом исследования на этот раз стал американский тундровый лебедь и его воздействие на популяции рдеста гребенчатого. За счет кормовой активности лебедей биомасса этих растений снижается в разных местах на 25–80%. Как и следовало ожидать, дальность перемещений при смене мест кормежки зависит от обилия пищи там, где птицы кормились в последний раз. Чем оно выше, тем короче дистанция очередного перемещения (Klaassen et al., 2006).

При кормлении фрагментами подводных растений лебеди заглатывают и всю ту живность, которая составляет население этой экосистемы. Живущие здесь моллюски, насекомые, их личинки и, вероятно, мальки рыб обогащают рацион лебедей животной пищей. В московском зоопарке наблюдали поедание лебедями мяса павших птиц.

В рацион лебедей входят также листья и другие надводные части многочисленных видов растений, растущих на мелководье, таких как валлиснерия, роголистник, ежеголовник, ситник и др. (Black et al., 2010). Кормятся лебеди не только в воде, но и на суше. Весной они охотно поедают почки с ветвей кустарников, окружающих водоемы. В период миграций спектр питания пополняется различными видами злаков (такими, например, как лисохвост), хвощами и прочими наземными растениями.

Осенью мигрирующие стаи лебедей очень охотно останавливаются для кормежки на полях зерновых, где они подбирают семена, оставшиеся после уборки урожая. На осеннем пролете тундровые лебеди поедают брошенные клубни картофеля на плантациях, где выращивается эта культура. В Европе весенние пролетные стаи создают угрозу для посевов зерновых культур, поскольку лебеди приспособились в последние годы кормиться на всходах (Colhoun, Day, 2002). Они прилетают сюда ближе к вечеру, а затем возвращаются к местам ночного отдыха, во время которого растительная масса переваривается в желудке. Чтобы предотвратить потери урожая от таких нашествий лебедей, для них организуются места искусственной подкормки. На юге Швеции, например, они привлекают к себе 94% кликунов, останавливающихся здесь в последний раз на пути к местам гнездования, локализованных далее к северу (Hämäläinen, 2010).

1.6. Динамика численности популяций и их современное состояние

Крупные размеры лебедей делают их привлекательными для самых разнообразных хищников, среди которых далеко не последнее место занимает человек. Вполне вероятно, что именно первобытные племена охотников повинны в полном уничтожении некоторых видов лебедей в плейстоцене. Принято считать, что в этот период (между 1.8 миллиона и 10 тысячами лет назад) вымерли по меньшей мере четыре вида лебедей (Курочкин, 1985: 33; Northcote, 1988).

О том, что лебеди всегда был желанной добычей охотника, говорит очень многое. В России в старину мясо лебедей, приготовленное особым образом, ценилось как лакомство. Запеченный лебедь и сегодня считается деликатесом в Англии. А шкурки этих птиц, из которых выщипывали перья и оставляли пух, на протяжении веков считали в самых разных странах отличным пошивочным материалом для изготовления женских жакетов, шапочек и муфт. В ход шли также перья и кожа лебедей.

Хищнической охоте на лебедей благоприятствует то обстоятельство, что особи, не принимавшие участия в размножении в данном году, собираются огромными стаями на мелководьях. Теряя одновременно все маховые перья, птицы становятся абсолютно беззащитными. Эти агрегации в традиционных местах линьки включают в себя от нескольких сот до 6 тыс. лебедей. Таковы, в частности, линные скопления евразийского тундрового лебедя, например, в устье р. Печора, в Коровинской и Болванской губах на побережье Баренцова Моря (Draft Int.., 2011).

В прошлом веке ненцы на севере России и эскимосы Канады и Гренландии уничтожали тундровых лебедей в огромных количествах, запасая их мясо впрок (Freuchen, Salomonsen, 1958: 228). Сегодня этот вид внесён в Красные книги России и Международного союза охраны природы.

Примером того, к каким результатам привело хищническое истребление этих птиц, может служить судьба лебедя трубача в Северной Америке. В 1932 году на всем пространстве США были учтены всего лишь 69 особей (подробнее об этом см. ниже).

Рост популяций лебедей в отсутствие давления на них со стороны человека. Как только лебеди оказываются под охраной закона, их численность начинает быстро увеличиваться. Численность лебедя шипуна на территории бывшего Советского Союза резко сократилась на рубеже XIX—XX вв., а во многих участках ареала он исчез полностью. После того, как в 1920-е — 1930-е годы вид начали активно охранять,

эти птицы стали появляться там, где были распространены прежде. В конце 1950-х – начале 1960-х годов почти по всему этому участку ареала начался активный рост численности шипунов, в значительной мере вследствие улучшения природно-климатических условий. В результате с 1974 по 1987 г. численность в этом регионе возросла с 59,1 тыс. до 283,5 тыс. особей (Кузнецов, Анзигитова, 2002).

Аналогичный процесс был прослежен в штате Мичиган с момента появления здесь единственной пары шипунов, привезенной из Старого Света в 1919 году. К середине 1940-х годов здесь обитали 47 особей, а в 1972 году численность популяции выросла уже до 450–500 птиц. Дальнейший рост происходил со скоростью 15–22% ежегодно.

Такая позитивная динамика легко объясняется тем, что виды лебедей характеризуются сравнительно высокой выживаемостью молодняка (ежегодно 12–16%) и низким уровнем смертности взрослых птиц. Так, у 5-летних шипунов ежегодная смертность составляет 2%, а у 8-летних — всего лишь около 7%. Можно видеть, что этот вид лебедей, как и все прочие, характеризуется значительным долголетием. Будучи в этом регионе практически оседлыми, шипуны не несут ощутимых потерь, связанных с опасностями протяженных миграций. В итоге, к 2000 году местная популяция насчитывала уже около 570 особей, а спустя 10 лет — 15.5 тыс. В этот период она росла со скоростью 9–10% в год (DNR...)[9].

Пример динамики естественной популяции лебедей. Американского тундрового лебедя можно считать одним из наиболее изученных среди всех представителей интересующей нас группы птиц. В период гнездования пары широко рассредоточены. На территории площадью 18 тыс. км^2 в тундрах Аляски плотность размещения особей, способных к репродукции, оценили как 0.3–0.9 на 1 км^2., а общую их численность — в пределах от 4000 до 4600 особей. Из их числа в разные годы 34–49% держались в стаях и не приступали к гнездованию. Выводки тех пар, которые гнездились успешно, состояли из 2.7–3.3 отпрысков (Wilk, 1988).

Мониторинг общей численности популяций американского тундрового лебедя, обитающих в западной части полуострова Аляска («западная» популяция — см. рис. 1.9), проводят ежегодно путем подсчета птиц во время миграций и на зимовках. Полученные цифры свидетельствуют о значительном увеличении численности птиц в период с 1948 до 2000 гг. В 1950-е – 1960-е годы ее оценивали примерно в 40 тыс. особей. С 1973 по 1982 год прирост популяции составлял ежегодно около 4 тыс. птиц, а к концу 1990-х годов численность выросла до 120 тыс. особей (Pacific flyway management plan..., 2001).

[9] DNR - Mute Swans..., http:\www. michigan. gov\ dnr\0,4570,770_12145_59132_59333-263418--,00.html

Одновременно происходило увеличение численности так называемой «восточной» популяции американского тундрового лебедя. Ее рост оценивается в 55% между серединой 1950-х и концом 1990-х годов, при ежегодном приросте примерно в 2.1%. Пик численности был достигнут в 1992 г. (110 тыс. особей), после чего наступил период стабилизации и некоторого постепенного спада. В настоящее время численность этой популяции составляет около 90 тыс. особей (там же).

Интересно, что аналогичный процесс постепенного увеличения численности происходил в те же годы на северо-востоке Европы, в популяции евразийского тундрового лебедя. Всплеск роста численности наблюдали на рубеже 1980-х и 1990-х годов. Однако затем начался медленный спад, который регистрировали до середины 2000-х годов. Причины подобных колебаний численности остаются не вполне понятными (Draft Intern. Single Species Plan, 2011).

После того как стало ясно, что «восточная» популяции американского тундрового лебедя находится в удовлетворительном состоянии, в некоторых североамериканских штатах решили дать разрешение на зимнюю охоту на тундровых лебедей. В Северной Каролине, например, выдаются лицензии на отстрел не более чем 6 тыс. особей. Но реально этот предел ни разу не был достигнут за весь период между 1984 и 2000 годами. Максимальное количество отстрелянных лебедей лишь в один год превысило 3.5 тыс., а обычно держится на уровне немногим более 2 тыс. (там же).

Естественные и антропогенные факторы регуляции численности лебедей. Взрослые особи этих крупных птиц, как правило, неуязвимы для хищных птиц и млекопитающих. Они вполне в состоянии постоять за себя. Шипун, охраняющий гнездо, — это опасный соперник даже для взрослого мужчины, если тот безоружен (см., например, Hamling, 2012).

Поэтому основные потери популяция несет за счет гибели гнезд и смертности птенцов. Так, за один год 27% гнезд евразийского тундрового лебедя в одном из угодий Восточной Сибири были разорены песцами и чайками (Минеев, 2003). Помимо песцов, которые несут основную ответственность за смертность птенцов тундрового лебедя, они становятся жертвами таких млекопитающих, как россомаха в Евразии и енот в Северной Америке, а также ряда видов хищных птиц: орлана белохвоста, мохноногого канюка и полярной совы (Draft Intern....,). Птенцы трубача гибнут от нападений крупной водяной черепахи *Chelydra serpentina* (Abel, 1992).

Понятно, что лебеди, как и все прочие живые существа, не свободны от всевозможных заболеваний. Помимо тех из них, которые вызваны естественными причинами, например, грибковыми инфекциями типа

аспергиллеза или пастереллёзом, вызываемым бактерией *Pasteurella multocida* (Gritman, Jensen, 1965), причинами смертности лебедей оказываются антропогенные факторы. Может показаться удивительным, что наиболее значимым из них оказывается попадание в природу изделий из свинца, а именно грузил, используемых при рыбной ловле и охотничьей дроби. Лебеди заглатывают эти объекты наравне с камешками, способствующими переработке растительной массы в желудке. Отравление свинцом оказалось основной причиной смертности лебедей трубачей в одной из локальных канадских популяций, находящейся под пристальным наблюдением на протяжении 15 лет (Bartok, Michalenko, 2003). Среди взрослых тундровых лебедей, найденных мертвыми в период пролета и обследованных для выявления причин их гибели, 14.6% оказались отравленными свинцом (Rees, 2006).

Дальнейшей судьбе популяций лебедей угрожают масштабные изменения ландшафтов, обусловленные интенсификацией хозяйственной деятельности человека. Они ведут к сокращению естественных местообитаний вида в результате экспансии сельскохозяйственных угодий, осушения водно-болотных экосистем путем ирригационных работ, возведения гидроэлектростанций и т.д.

Восстановление популяций лебедя трубача в Канаде и США. Этот вид некогда был широко распространен по всей территории Северной Америки. В начале 1900-х годов процветала нелимитированная охота на этих лебедей для стола, ради добычи шкурок и перьев. Практиковался также массовый сбор яиц. Все это происходило в масштабах рынка. Несмотря на то, что уже в 1918 г. был запрещен отстрел трубачей на пролете, к 1930-м годам на материке сохранились лишь отдельные локальные популяции (рис. 1.6*А*), находившиеся в стадии угасания. Помимо усиления наказаний за отстрел трубачей, позже в нескольких местах стартовала работа по возрождению популяций вида, некогда населявшего эти районы.

Так, в штате Огайо реинтродукция трубачей в природу началась с того, что по зоопаркам и у любителей птиц собрали молодых лебедей и выдерживали их до взросления в обширных огороженных загонах. В 1996 г. этих птиц, достигших двухлетнего возраста, выпустили в одном из 11 заранее избранных мест, отвечавших максимальным требованиям, предъявляемым к качеству местообитаний этого вида лебедей. В дальнейшем начали выращивать птенцов, вылуплявшихся в инкубаторах Кливлендского зоопарка из яиц, доставляемых с Аляски, где существует самая многочисленная популяция трубачей. Птенцов содержали здесь до трехмесячного возраста, после чего их выпускали группами по 10–15 таким образом, чтобы они могли присоединиться к диким выводкам лебедей.

В работе принимали участие, помимо зоопарка, три природоохранные организации.[10]

Такого же рода программы, несколько разнящиеся в деталях применяемых методов (см., например, Nauertz, 1992), осуществляются сегодня в штатах Висконсин (США) и Онтарио (Канада)[11] (Bartok, Michalenko, 2003). В штате Иллинойс проводят искусственную подкормку трубачей на путях их миграций (Eichholz, Varner, 2008). В результате всех этих мероприятий численность вида в Северной Америке составила в 2005 г. немногим более чем 34 800 особей, то есть, максимума за все годы учетов, начатых с 1968 г. (Trumpeter Swan...)[12].

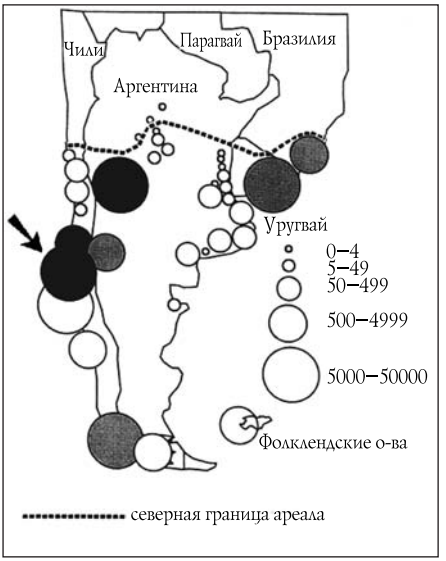


Рис. 1.12. Размещение гнездовых популяций в ареале черношейного лебедя *Cygnus melanocoryphus*. Черные кружки — население стабильных водно-болотных угодий, серые — умеренно стабильных, белые — нестабильных. Цифры — количество особей. Из: Schlatter et al., 2001.

Современная численность других видов лебедей. Разумеется, существующие оценки этих показателей могут быть, в большинстве случаев, лишь ориентировочными и отвечающими реальности в большей или меньшей степени. Они таковы. Для шипуна — от 600 тыс. до 610 тыс. особей, для кликуна — более 180 тыс., для американского тундрового лебедя — свыше 210 тыс., для черного лебедя — от 100 тыс. до 1 млн. Численность коскоробы в последней версии Красного списка МСОП оценивается в 10–25 тыс. особей из которых от 6.7 до 17 тыс. составляют половозрелые птицы. Но тут же дано примечание, согласно которому эти данные ненадежны[13].

Оценки численности черношейного лебедя существуют только для района, где вид гнездится в наибольших количествах. Это заповедник

[10] Ohaio Division of Wildlife..., http://www.dnr.state.oh.us/Portals/9/pdf/pub381.pdf

[11] Trumpeter Swan - Wisconsin All-Bird Conservation Plan, www.wisconsinbirds.org/plan/species/trus.htm

[12] Trumpeter Swan - Wisconsin All-Bird Conservation Plan, www.wisconsinbirds.org/plan/species/trus.htm

[13] Coscoroba..., http://www.birdlife.org/datazone/speciesfactsheet.php?id=3728m=1

Рио Круц в Чили. Здесь наблюдаются нерегулярные резкие изменения численности вида, с максимумом в 15 тыс. особей в 1997 г. После того произошло ее сильное снижение — до уровня 5–6 тыс. особей в последующие два года (Schlatter et al., 2001). Общая картина распределения вида в ареале показана на рис. 1.12, взятом из этой работы.

Мы уже упоминали о том, что шипун, ввезенный в свое время в Северную Америку, местами охраняется законом (например, в Канаде). Но в отдельных районах США популяции этого вида выросли настолько, что возникает необходимость искусственно регулировать их численность, например, ради защиты растительности водных экосистем от переэксплуатации (о чем речь шла выше, в разделе 1.4). Так, в штате Мичиган планировалось сократить популяцию этого вида путем отстрела 13.5 тыс. особей (Hamling, 2012). На путях пролета шипунов вдоль атлантического побережья Северной Америки было рекомендовано к 2013 г. уменьшить численность этого вида с 14 тыс. до 3 тыс. особей, а в штате Мериленд — с 3600 до 342 (Tatu, 2006).

1.7. Межвидовые отношения

Конкуренция между парами разных видов лебедей из-за пространства. Конфликты на почве межвидовой борьбы за гнездовые участки возможны в местах совместного обитания двух или более видов. Условия для этого создаются либо там, где соприкасаются или перекрываются исконные области их гнездования, либо в регионах, где один из видов интродуцирован человеком в ареал другого.

Примером ситуации первого типа могут служить взаимоотношения между кликуном и шипуном на северо-востоке Европы, где первый вид в 1950-х годах начал расселяться к югу, в ареал второго (Boiko, Kampe-Persson, 2010). Перекрываются своими периферийными зонами ареалы кликуна и евразийского тундрового лебедя на севере Восточной Сибири (Syroechkovski, 2002), а также трубача и американского тундрового лебедя на Аляске (Wilk, 1993). Судя по литературным данным, случаи конкуренции между парами разных видов из-за гнездовых территорий можно отнести к событиям достаточно редким. Упоминаются случаи гибели шипунов, когда они пытались оспаривать территорию у пар кликунов — вида предельно агрессивного (Nilsson, 1994, цит. по: Boiko, Kampe-Persson, 2010).

Ситуация второго типа имеет место, например, в штате Мичиган. Здесь одна из причин запланированного снижения численности шипунов (вида интродуцированного) состоит в том, что они кое-где препятствуют гнездованию трубачей, внесенных в список особо охраняемых видов этого региона. Шипуны приступают к постройке гнезд на

три недели раньше трубачей, так что к моменту, когда те готовы к началу гнездования, некоторые лучшие территории оказываются уже занятыми парами первого вида (Hamling, 2012).

В заповеднике Аскания-Нова мы наблюдали постоянные конфликты между самцом шипуна и членами пары черного лебедя, выстроившими гнездо на его территории. Эти столкновения носили явно односторонний характер, поскольку силы противников были очевидным образом не равны. Шипун жестоко третировал самца черного лебедя, значительно уступавшего ему в размерах, и каждый раз, настигнув противника, пытался его утопить. В одном случае шипун стащил самку черного лебедя с гнезда и бил ее в воде на протяжении нескольких минут. Ей едва удалось вырваться (вкладка 4).

В зоопитомнике Московского зоопарка, где шипуны и тундровые лебеди содержались на большом водоеме в условиях, близких к естественным, самцы первого вида постоянно пытались напасть на особей второго, которые в период наблюдений постоянно держались парами. Избегая этой агрессии, тундровые лебеди были вынуждены спасаться на берегу, но даже там их преследование зачастую продолжалось.

Гибридизация. Другим следствием совместного обитания разных видов оказывается появление случайных межвидовых гибридов между ними. Следует иметь в виду, что для гусеобразных вообще характерно формирование так называемых смешанных пар, что особенно часто происходит в зоопарках. При этом лебеди могут скрещиваться не только с близкими им видами того же рода, но и с представителями других семейств, например, с гусями (рис. 1.13). Известны, в частности, гибриды между серым гусем и четырьмя разными видами лебедей (шипуном, кликуном, тундровым и черным — McCarthy, 2006).

Рис. 1.13. Гибрид черного лебедя *Cygnus atratus* и канадской казарки *Branta canadensis*. Из: Phillips, 1928.

Как видно из табл. 1.1, особи большинства видов лебедей дают гибридов, формируя смешанные пары в самых разных комбинациях. Иногда этот факт используется систематиками в качестве аргумента для оценки систематической близости тех или иных видов. Например, случайная естественная гибридизация между трубачом и амери-

канским тундровым лебедем служит для некоторых исследователей доводом в пользу заключения, что этих птиц можно считать принадлежащими к одному виду (Johnsgard, 1974: 156; см. также Banko, Schorger, 1976). Эта позиция, как будто бы, усиливается данными, согласно которым гибриды между трубачом и американским тундровым лебедем, полученные в зоопарке, могут быть плодовитыми (Sladen et al., 2001).

Однако на это можно возразить, что гибриды, плодовитые в той или иной степени, получаются при скрещивании форм, которые никак невозможно считать относящимися к одному виду. Таковы, например, тетерев и глухарь, дающие при гибридизации так называемых межняков (множество других примеров см. в работах: Панов, 1989, 1993). Частично плодовитыми могут быть и гибриды между шипуном и кликуном (McCarthy, 2006), которые филогенетически весьма удалены друг от друга.

Таблица 1.1.

Гибриды между разными видами лебедей (по: McCarthy, 2006)

Виды	шипун	кликун	трубач	тундровый евразийский	тундровый американский
кликун *C. cygnus**	+				
трубач *C. buccinator*	+	+			
тундровый евразийский *C. columbianus columbianus*	+	+	−		
тундровый американский *C. columbianus bewickii*	+	+	+	+	
черный *C. atratus*	+	+	−	−	+
черношейный *C. melanocoryphus*	+	−	−	−	−

Серые ячейки — виды встречаются совместно в природе, так что возможности естественной гибридизации не исключены.

\+ гибриды известны из природы и в зоопарках

− гибридов не наблюдали, хотя они могли бы, в принципе, появляться в зоопарках.

* Латинские названия приводятся в соответствии с распространенной точкой зрения, согласно которой все виды лебедей относятся к одному роду *Cygnus* (Delacour, Mayr, 1945).

Как мы увидим далее, наиболее поразительным, на первый взгляд, выглядит факт существования двух гибридов шипуна и черношейного лебедя, полученных в зоопарке города Турин (Италия) в 1970 г. (International Zoo Yearbook, 1972). Дело в том, что наши данные по сравнительной этологии лебедей (Панов, Павлова, 2007*а*, 2007*б*), а также результаты молекулярного анализа показывают, что черношейный лебедь филогенетически весьма далек от лебедей и может быть помещен среди гусей. Существование единичных гибридов между двумя названными видами, не противоречит этому выводу. В самом деле, стоит напомнить, что в зоопарках известны гибриды шипуна с гусями других четырех видов: белым *Anser caerulescens*, сухоносом *A. cygnoides*, казарками черной *Branta bernicla* и канадской *Branta canadensis* (McCarthy, 2006).

В добавление к табл. 1.1 следует прокомментировать случаи гибридизации между евразийским и американским подвидами тундрового лебедя[14], ареалы которых разнесены в пространстве. Случайная гибридизация происходит в результате залетов представителей каждой формы в ареал другой. Всего описаны 9 таких случаев. Две смешанные пары (с тремя и четырьмя птенцами) наблюдали на местах гнездовий в районе Колючинской губы, четыре другие — на зимовках в США, Канаде и Японии. В местах пролета и зимовок отмечено 10–20 гибридов, в основном в США, один — в Великобритании. (Кищинский и др., 1975; Evans, Sladen, 1980; Sladen, Kistchinski, 1981).

Вопрос о гибридизации шипуна и кликуна в Московском зоопарке будет рассмотрен в главе 6.

[14] Иногда эти формы рассматриваются в качестве самостоятельных видов (Evans, Sladen, 1980).

Глава 2.

Взаимодействия

Сигнальное поведение, анализу которого посвящена эта книга, принято рассматривать как некий инструмент поддержания взаимосвязей между особями, которым приходится, по тем или иным причинам, взаимодействовать друг с другом. Эта необходимость возникает у них всякий раз, когда животные оказываются сосредоточенными на некотором ограниченном фрагменте пространства. В природе это может происходить, например, в силу того, что особи данного вида тяготеют к местам концентрации их излюбленного корма или к участкам местности, которые наиболее благоприятны для размножения.

Во всех таких случаях концентрация особей происходит, в общем, на добровольных началах. Иначе обстоит дело в зоопарках, где животные оказываются в тесном соседстве друг с другом по воле человека. В этом смысле им можно только посочувствовать. Но для исследователей поведения такая ситуация становится удачной находкой, поскольку позволяет им увидеть многое из того, что не удалось бы зафиксировать при наблюдениях в дикой природе.

Появляется возможность пристального изучения коммуникативного поведения особей, которые входят в состав своего рода маленьких локальных популяций, живущих хотя и в неволе, но в условиях, в общем сходных, более или менее, с естественными. Таким образом, в распоряжении зоолога оказывается удобный модельный объект, работа с которым может приблизить его к более тонкому пониманию принципов организации сигнального поведения.

2.1. Общая схема поведения лебедей в условиях зоопарка

В Московском зоопарке лебеди остаются на полувольном содержании на протяжении всего года. В теплые зимы особи части 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 прошло-

го 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 ото 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 сигналов, которые принято называть «ритуализованными», а точнее сказать, наиболее бросающимися в глаза наблюдателю (о том, почему мы избегаем пользоваться этим общеупотребительным термином, взятым здесь в кавычки, будет сказано ниже, в разделе 2.5).

Изредка члены брачной пары могут на короткое время оказаться вне сферы взаимной видимости. Когда их визуальная связь возобновляется, они тут же сближаются, выполняя при этом упоминавшиеся характерные телодвижения и обмениваясь звуковыми сигналами. Сходное поведение наблюдается 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. Введение: табл. 1).

В Аскании-Нова кликуны остаются на полувольном содержании на протяжении всего года. У большинства особей ампутированы концевые фрагменты крыльев и они оказываются нелетными. Зимой кликуны держатся на незамерзающих полыньях. С середины февраля, по мере освобождения зеркала воды ото льда, птицы занимают гнездовые территории, рассосредоточиваясь по двум сообщающимся водоемам, на которых имеются острова. Гнездование и яйцекладка происходят с конца марта до начала мая. Особенность содержания кликунов состоит в том, что на водоемах заповедника на гнездование мо-

гут оставаться также дикие пролетные особи. Одна из пар, наблюдавшихся нами, состояла из летных особей.

В период наблюдений на внешнем пруду загнездилась одна пара кликунов (далее условно обозначаемая как «пара 1»). Их территория перекрывалась с территорией одиночной птицы. На кормовой площадке постоянно держались две пары кликунов, у одной из которых мы регулярно наблюдали спаривания, но гнезда у них в период наших наблюдений еще не было (условно обозначена как «пара 2», самка в которой оказалась лётной). Кроме того, кормовую площадку посещала пара летных лебедей, предположительно обосновавшихся на одном из водоемов заповедной степи. Сюда же приплывал кормиться и одиночный кликун с внешнего пруда, пол которого остался неизвестным. Что касается пары с того же пруда, то она кормилась на соседнем озере-испарителе.

Следует подчеркнуть, что в каждой из четырех наблюдавшихся пар их члены подавляющую часть времени оставались на небольшой дистанции (несколько корпусов) друг от друга или же в сфере взаимной видимости. Поведение их было высоко синхронизовано (плавание тандемом, кормежка, отдых на берегу). У «пары 2» наблюдали, помимо копуляции, также характерную церемонию приветствия (показана для других близких видов на рис. 2.1 и 2.2).

Кормовая площадка как организатор активности

На кормовой площадке ситуация несколько отличалась от того, что мы наблюдали на внешнем пруду. Причину этого мы видим в том, что на внутреннем пруду корм в изобилии сконцентрирован в одном месте, так что все основные взаимодействия происходят неподалеку от кормушек. Там могли одновременно находится четыре пары кликунов, однако спаривание мы наблюдали только у одной из них. Тем не менее, мы предполагаем, что регулярная подача корма в одно и то же время и в одном месте определенным образом организует не только рутинную активность птиц, но и интенсивные «ключевые» взаимодействия, которые также оказываются привязаны к режиму кормления. Наши наблюдения за другими видами лебедей в Московском зоопарке тоже говорят в пользу этого предположения. Так, у них спариванию зачастую предшествовала кормежка у мыса, где птицам периодически подается концентрированный корм. Иными словами, корм должен быть обилен, высоко калориен и сконцентрирован в одном месте. Этих условий была лишена пара кликунов на внешнем пруду в Аскании-Нова. Эти птицы питались рассредоточенными натуральными кормами, причем значительная часть кормовых угодий располагалась на другом водоеме. В результате кормовое поведение занимало очень много времени, и мы ни разу не наблюдали спаривания после кормежки.

2.2. Принципы описания социальных взаимодействий, используемые авторами

Как было сказано во Введении, в любом продуманном научном исследовании описание структуры объекта должно предшествовать интерпретациям происходящего. Строгое описание предполагает четко продуманные процедуры [«модели описания» по терминологии Д. Харвея (1974)].

Уже в ходе наблюдений предпосылками адекватного описания служит мысленный отбор структурных элементов, существенных для поставленной задачи и последующего анализа (инвентаризация) и расстановка их относительно друг друга (классификация). Методология описания не так проста, как может показаться на первый взгляд. Принцип «описывай все, что видишь» трудно признать удовлетворительным. Процедура научного описания объекта представляет собой, в действительности, многоплановый и многоступенчатый гносеологический процесс. Он включает в себя операции абстрагирования (то есть, отсеивания несущественного); обозначения компонент структуры, которые образуют ее каркас; отождествления сходных элементов и разграничения несходных; и, наконец, записи результатов анализа в форме, удобной для восприятия (Никитин, 1970: 202). Если же речь идет об описании достаточно сложных объектов системной природы, к числу которых относится и сигнальное поведение, то вопрос выливается в самостоятельную проблему, не вполне решенную по сей день (Шрейдер, 1975; Шедровицкий, 1976).

Мы полагаем, что строгое описание поведения должно быть, насколько это возможно, лишено предвзятых суждений о той функции, которую выполняет та или иная его структура. К сожалению, в большинстве публикаций, где речь идет о сигнальном поведений лебедей, этот важнейший принцип не соблюдается. А именно, определенным акциям априорно приписывают ту или иную функцию. В результате, тонкие черты особенностей поведения как такового часто остаются за скобками, а на первый план выходит обсуждение возможных следствий происходящего для особи, популяции или даже вида в целом.

Характерным примером может служить работа под названием «Функция церемонии триумфа у черного лебедя» (Kraaijeveld, Mulder, 2002). В ней описанию соответствующего взаимодействия между самцом и самкой отведено всего лишь 6 строк на с. 48. Дана фотография поз партнеров во время взаимодействия. Авторы, не вдаваясь в детали, пишут, что у исследованного вида церемония триумфа «очень сходна с та-

ковой у шипуна»[1]. Весь текст статьи посвящен выяснению того, какой из трех гипотез относительно значения этих акций соответствуют наблюдения и эксперименты авторов. Вывод состоит в том, что церемония может быть частью процесса формирования пар (сами авторы этого не наблюдали), играть роль угрозы по отношению к другим конспецификам, но незначима в укреплении и поддержании постоянства пары. Приходится лишь удивляться тому, что незамеченным осталось то обстоятельство, что поведение, о котором идет речь, может с успехом выполнять все три функции, а две последние — даже одновременно.

Беда в том, что желающий узнать, как именно организовано это взаимодействие у данного вида и как оно вплетено в общую картину взаимоотношений птиц в паре, после ознакомления со статьей останется ни с чем. Собственно говоря, в ней нет того, что мы понимаем здесь под строгим, профессиональным *описанием* поведения.

Функционалистский подход, которого придерживаются К. Крёйвельд и Р. Мюдлер, входит в противоречие с взглядами основателя этологии К. Лоренца, полагавшего, что поведение того типа, к которому относится «церемония триумфа» и ей подобные, не является целенаправленным в строгом смысле этого слова. Телодвижения и звуки, которые выступают в качестве коммуникативных сигналов во время такого рода взаимодействий, есть вынужденный автоматический ответ на физиологические изменения внутри организма отправителя таких сигналов. Эти изменения носят циклический характер. Когда в ходе такого эндогенного цикла уровень «готовности к действию» у данного индивида достигает максимума, одно лишь присутствие рядом с ним другой особи оказывается триггером, запускающим в поведении первого те акции, которые мы называем «коммуникативными сигналами». Как писал Лоренц, «нет прямой связи между биологическим, адаптивным значением данного типа инстинктивного поведения и той целью, к которой животное субъективно стремится». Такой «целью» оказывается сброс внутреннего эмоционального напряжения путем экстренного воспроизведения тех или иных телодвижений и звуков (подробнее см. Панов, 1975: 23–25).

Таким образом, в этой системе взглядов, лежащей в основе этологической концепции, подчеркивается приоритет *автономности* поведения особи. В этом смысле внешняя стимуляция, воздействующая на линию ее поведения извне, имеет скорее подчиненный характер.

Принципиально важный вопрос состоит в том, насколько специфичны те физиологические детерминанты, которые определяют упо-

[1] Как будет показано далее, это утверждение далеко от истины, поскольку у шипунов вообще нет взаимодействий того типа, которые соответствовали бы по форме «церемонии триумфа» у черных лебедей.

мянутую выше «готовность к действию». На заре становления этологии господствовало убеждение, что существуют по меньшей мере три типа мотиваций — половая, агрессивная и страх. Соответственно, все те акции, которые мы наблюдаем в процессах коммуникации, разносили по соответствующим функциональным категориям: сигналы, обеспечивающие ход полового процесса, угрожающие и умиротворяющие. Дж. Хаксли, например, подразделял социальные реакции на антапосематические (взаимные угрозы между самцами), гамосематические (используемые при образовании брачных пар), эпигамические (предшествующие копуляции) и послебрачные, сопровождающие взаимодействия сексуальных партнеров на следующих стадиях, в период размножения (Huxley, 1934). Как только то или иное действие оказывается отнесенным к какой-либо из названных категорий, оно приобретает некий ярлык «значения».

Позже была сформулирована гипотеза, согласно которой характер сигнальных структур может определяться не различиями в мотивациях, а попросту интенсивностью некоего недифференцированного возбуждения, именуемого неспецифической активацией (см. Хайнд, 1975: 235–237). При таком подходе прокрустово ложе деления броских сигналов («демонстраций», по широко распространенной терминологии) на брачные, агрессивные, отвлекающие и прочие, может быть сдано в архив, что открывает пути для более адекватного описания социальных реакций с точки зрения детального анализа их структуры. Именно этому подходу мы следовали в проведенном исследовании.

Чтобы стало более понятным, о чем идет речь, остановимся пока на одном лишь примере. В поведении шипуна одним из наиболее характерных элементов является особое вращение головой. Каждый цикл, включающий два поклона и, соответственно, два поворота головы (вправо и влево) занимает примерно 2.3 с. Эти движения наблюдаются уже у птенцов вне какого-либо социального контекста. То же самое мы видим у самцов в предбрачный период. В обоих случаях это мимолетные незавершенных движения, вкрапленные случайным образом в моторику повседневной активности (у взрослых особей чаще всего при плавании). И лишь при сближении двух птиц эти вращения становятся многократно повторяющимися и складываются в организованный ансамбль (до 16 циклов), приобретающий характер персонально адресованного коммуникативного сигнала. Важно подчеркнуть, что длительный обмен этими сигналами, (до получаса кряду) может вылиться как в копуляцию (если партнеры по взаимодействию — особи разных полов), так и в драку (если оба они — самцы).

Из сказанного следует, что взаимодействия зачастую оказываются спонтанными, то есть не могут и не должны рассматриваться неизменно в качестве реакции социальных партнеров на происходящее вовне. Инициатива в обмене сигналами принадлежит той особи, у которой уровень неспецифической активации более высок, а второй партнер оказывается в этой ситуации «ведомым», если готов к взаимодействию. Отдавая себе отчет в этом, следует быть предельно аккуратным в обозначении характера взаимодействия, отказываясь от однозначного подразделения ситуаций на относящиеся к сфере «полового» или «агрессивного» поведения. Эти категории в этологической литературе постепенно уступают место более нейтральным терминам: поведение аффилиативное («дружеское») и агонистическое («конфликтное»).

Нейтральными терминами следует обозначать и более конкретные типы взаимодействий, избегая таких наименований, в которых содержится явный или неявный намек на какие либо «намерения» или «настроения» участвующих в них особей. Примером такого термина может служить словосочетание «церемония триумфа»[2]. Поскольку у всех видов лебедей, которым свойственно поведение, попадающее в эту категорию, характерные телодвижения коммуникантов сопровождаются вокализацией, поэтому мы предпочитаем придерживаться для обозначения этих взаимодействий нейтрального понятия «дуэт». Иногда бывает трудно придумать термин, полностью очищенный от функциональных коннотаций. Одним из них в дальнейшем изложении будет слово «приветствие», которое кратко и наиболее полно описывает характер взаимодействия.

Мы полагаем, что для понимания происходящего полезно анализировать в деталях особенности моторики и акустики акций, используемых в дуэтах и приветствиях, нежели предаваться отвлеченным рассуждения об их гипотетических функциях.

2.3. Классификация взаимодействий

В основу настоящего исследования положено допущение, согласно которому 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».

---

[2] Считается, что такое поведение наблюдается чаще всего, когда один из членов пары бросается на третью особь своего вида (одиночную или принадлежащую другой паре), сразу же возвращается к своему партнеру и оба они выполняют демонстрации триумфа, которые обычно сопровождаются вокализацией (McKinney, 1992).

Как было сказано выше, в большинстве случаев классификация взаимодействий по функциональным признакам оказывается неудовлетворительной. Этот способ применим лишь там, где исход взаимодействия очевиден, например, в случае открытой агрессии, выливающейся в драку, или при копуляции. С другой стороны, при попытках классифицировать взаимодействия по структурным признакам также возникают определенные трудности. Дело в том, что одни и те же моторные или акустические элементы зачастую присутствуют в заведомо разных взаимодействиях. Например, у всех видов северных лебедей все те движения, которое сопровождают контакт членов пары после временного отсутствия одного из них (то, что мы называем «приветствием»), наблюдаются также по окончании спаривания (рис. 2.1, 2.2). У тундрового лебедя вокальный сигнал «воркование» сопровождает акции приветствия; служит своего увертюрой к дуэтной вокализации и воспроизводится также по окончании копуляции.

Имея все это в виду, мы пришли к выводу, что наиболее адекватным способом классификации взаимодействий может быть их ранжирование по степени напряженности социального контекста, который, в свою очередь, напрямую зависит от уровня неспецифической активации коммуникантов. Поскольку последние оба эти 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 лебедей может служить синхронное купание потенциальных либо реальных половых партнеров (см. об этом в работе: De Vos, 1964).

2. Краткосрочные взаимодействия эпизодического характера. Сюда относятся, в частности, мимолетные конфликты при сокращении дистанции между особями, не связанными тесными персональными узами. Другой пример — кратковременный контакт «приветствие», о котором мы упоминали выше. Эти взаимодействия наблю-

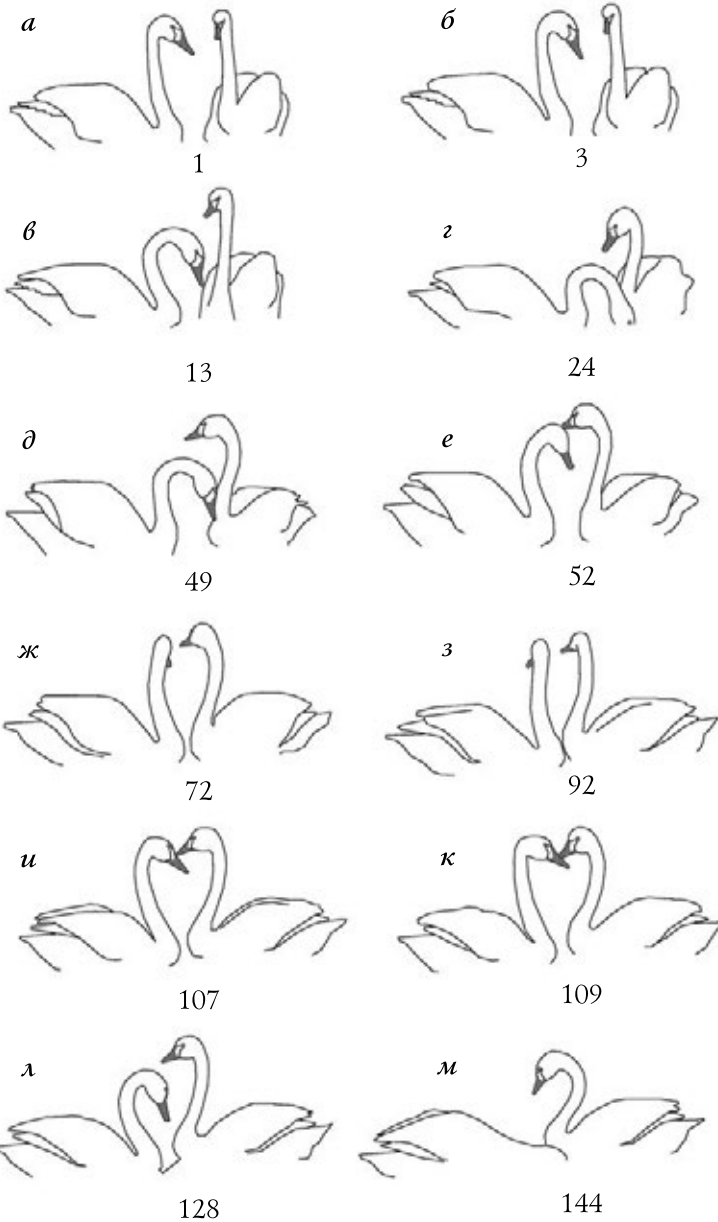


Рис. 2.1 Церемония приветствия у малого лебедя. Цифры — номера видеокадров при скорости съемки 25 кадров/с.

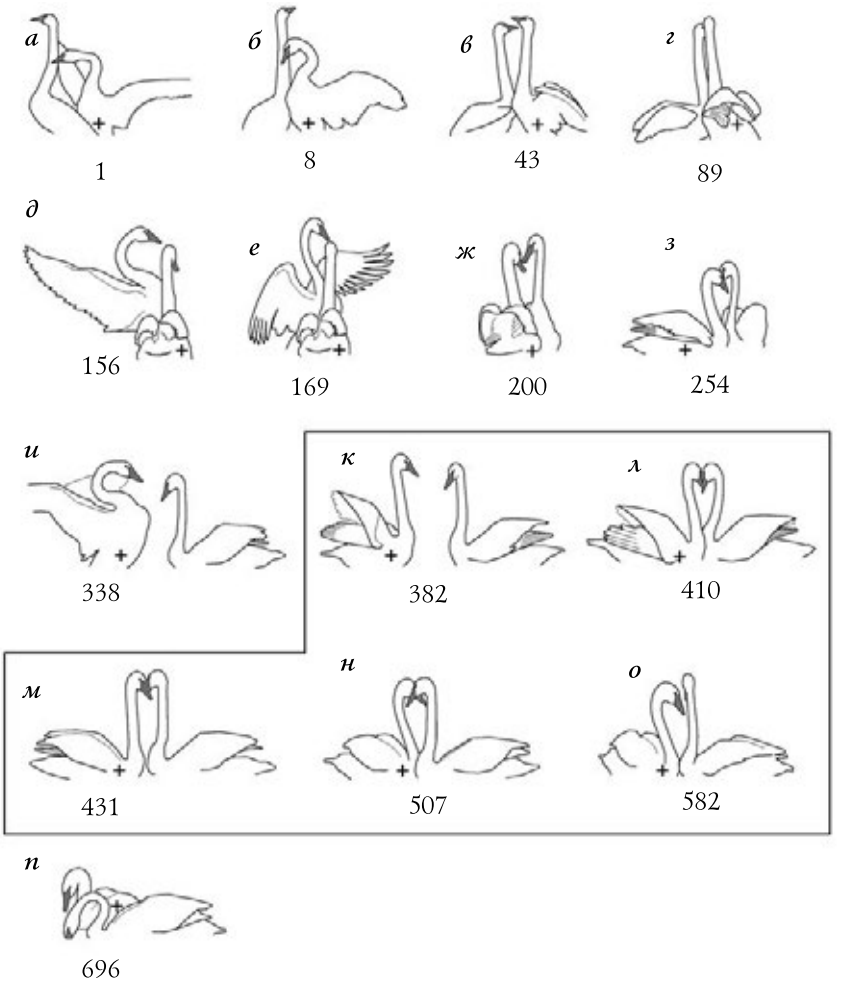


Рис. 2.2. Последовательность событий в посткопуляционном взаимодействии у трубачей. Крестиком обозначен самец.

а, *б* — окончание садки; *д*, *е* — взмахи крыльев, проделываемые самкой; *и* — то же, самцом. В рамке движения как при церемонии приветствия. Цифры — номера видеокадров при скорости съемки 25 кадров/с.

даются 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.

3. Интенсивные «ключевые» взаимодействия, привязанные к особо значимым ситуациям в жизни особи и/или репродуктивной ячей-

ки — 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 главе 4, в категорию ключевых взаимодействий попадают также дуэты («церемония триумфа» по терминологии О. Хайнрота — Heinroth, 1911). Как было сказано выше, считается, что это взаимодействие между членами пары приурочено к успешному завершению ими территориального конфликта с конспецификами. Судя по нашим данным, взаимодействия этого типа наблюдаются и в иных контекстах. Например, у кликунов и тундровых лебедей они могут выполняться в спонтанном режиме или служить реакцией на активное приближение с шипуна.

Полную последовательность телодвижений и сопровождающих их звуков, как при «триумфе», можно наблюдать даже у одиночной особи в ситуациях, при которых за счет процесса «эмоционального саморазогревания» наблюдается резкое повышение неспецифической активации. Мы зафиксировали такое поведение у кликуна (пол которого установить не удалось), занявшего территорию и тщетно рекламировавшего ее на протяжении нескольких дней, в попытках привлечь сюда полового партнера (см. ниже: Территориальное поведение). Эта птица регулярно воспроизводила на воде серии звуковых сигналов с нарастающей интенсивностью (сокращение пауз), что иногда заканчивалось размахиванием крыльев и даже выливалось в непродолжительный судорожный полет над водой[3].

Яркий пример ключевого взаимодействия дает «парадирование» самцов шипуна на границе их территорий. 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 приветствие может плавно перерасти в дуэт. Нередко можно наблюдать короткие эпизоды неполно выраженного предсовокупительного поведения, которое быстро прерывается и потому не может служить стимулятором ответного поведения со стороны партне-

[3] Хорошая иллюстрация тесной связи между акустической активностью, как «слабой» формой моторики и двигательной активностью в общепринятом смысле этого слова.

ра. В таких случаях взаимодействие не попадает в категорию ключевых, но может быть расценено лишь как эпизодическое.

2.4. Территориальное поведение

В Аскании-Нова две пары кликунов, державшиеся на пруду с кормовой площадкой постоянно, не проявляли сколько-нибудь значимых признаков агрессивности ни в отношении друг друга, ни к другим особям своего вида, посещавшим этот пруд для кормежки. При сближении этих пар мы наблюдали лишь слабые признаки эмоциональности, выражавшиеся в основном в повышении вокальной активности с использованием специфических акустических сигналов.

Совершенно иначе выглядели взаимоотношения между парой и одиночной птицей на другом пруду Аскании-Нова. Центры активности пары и одиночки на протяжении всего периода наблюдений (за исключением первого дня 1 апреля) были строго разграничены. И пара, и одиночка большую часть времени придерживались разных островов, разделенных дистанцией не менее 100 м. Только в первый день наблюдений мы отметили вторжение пары на островок, контролируемый одиночным кликуном. При этом никаких столкновений между пришельцами и хозяином острова не отмечено: последний попросту покинул остров и вернулся на него вскоре после ухода пары.

Все последующие дни одиночный кликун демонстрировал ярко выраженное рекламное поведение, направленное, как мы полагаем, на поиски полового партнера. Рекламирование территории осуществлялось как во время плавания вблизи острова (вокализация в характерной позе, когда шея вытянута вперед и находится невысоко над водой), так и на суше, где акустические сигналы подаются одновременно с ритмичными взмахами крыльев. Последняя демонстрация осуществлялась как во время пребывания в центре острова (на его наиболее возвышенной части), так и на одном и том же крошечном возвышении над водой у самой кромки воды близ берега пруда. В последнем случае демонстрация «вклинивалась» время от времени в многократные демонстрации во время плавания.

Низкий порог неспецифической активации у этой одиночной птицы проявлялся в нескольких попытках его нападения на самку лебедя шипуна из пары, занимавшей обширную территорию в этой же части пруда. Демонстрация агрессии характеризуется широко расправленными крыльями, лежащими на воде и опусканием в воду головы на вытянутой вперед шее. В одном случае агрессия, адресованная самке шипуна, была пресечена ее самцом, который напал на кликуна и

Таблица 2.1.
Важнейшие компоненты моторики поведения лебедей

Тип взаимодействия	Уровни интеграции поведения	ЭДА
Рутинные	Автономные ЭДА	Опускание клюва в воду («питье») (рис. 2.1*г*; рис. 2.2*п*)
		Вздергивание головы клювом вверх (рис. 3.2 *А,Б,В*)
		Неглубокие кивки
		Интенсивные кивки (рис 3.3)
		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. 3.2*А,Б,В*)
		Клюв под углом вниз при вертикальной шее (рис. 3.1$Б_3$)
		Латеральные повороты головы (рис. 3.2*Г*; 2.1*ж–к*; рис. 2.2*ж,з,л–о*)
		Приподнимание второстепенных маховых над спиной (рис. **3.1В$_{2-4}$**)
Ключевое: церемония триумфа		Вздергивание головы клювом вверх (рис. 3.2*А,Б,В*)
		Латеральные повороты головы(рис. 3.2.*Г*; 2.1*ж–к*; 2.2*ж,з,л–о*)
		Второстепенные маховые приподняты и развернуты (рис. 3.1 $В_3$ внизу)
		Интенсивные кивки, воспроизводимые сериями в высоком темпе (рис. 3.3)
		То же, с шеей, вытянутой под углом вперед и с движениями головы вверх-вниз (рис.3.2*А, Б*)
		Ритмичные взмахи частично или полностью расправленными крыльями (рис. 3.1$В_6$)

* нерегулярно, эпизодически; ** с поклонами (см. текст); *** движения редуцированы; **** второстепенные маховые подняты высоко и развернуты (также элемент агрессивного поведения). Примечание: в рамках объединены ЭДА, воспроизводимые в комплексе.

в разных типах взаимодействий

Виды					
Cygnus melanocoryphus	*Cygnus atratus*	*Cygnus olor*	*Cygnus cygnus*	*Cygnus columbianus*	*Cygnus buccinator*
+	+	+	+	+	+
+	+	−	−	−	−
−	−	−	+	+	+
−	−	−	−	−	+
−	+	+	+	+	+
+	+	+*	−	−	−
−	+	−	+	+	+
−	−	+**	(+)***	(+)***	(+)***
−	+	+	−	+	−
+	+	+	−	−	−
−	-	+**	−	−	−
−	+****	+****	−	+	−
−	-	-	−	−	+
−	-	-	+	+	−
−	-	-	+	+	+

выгнал его на берег пруда. У других кликунов мы ни разу не наблюдали актов межвидовой территориальности.

Совместные демонстрации, которые можно расценивать как проявление территориального поведения, наблюдались и у членов пары, загнездившейся на этом пруду. Подобного рода активность имела место ранним утром — до того, как птицы перемещались на кормежку на соседний пруд. В репертуар входили оба типа демонстраций — на плаву и во время пребывания на гнездовом острове. В первом случае поведение выглядело как «церемония триумфа» (термин, широко используемый в литературе по поведению лебедей) с элементами, присущими уже описанным демонстрациям одиночного лебедя. Во втором случае оба члена пары воспроизводили дуэтом громкие вокальные сигналы (как у трубачей на вкладке 6 *д, е*), синхронизированные с ритмичными взмахами крыльев. Наше мнение, что указанные демонстрации на плаву (в особенности, их вокальная компонента) относятся к комплексу территориального поведения, базируется на следующем обстоятельстве. Интенсивная вокализация начиналась всякий раз в тот момент, когда после кормежки на соседнем пруду пара выплывала из протоки на «свой» пруд, где располагалась ее территория.

2.5. «Ритуализованы» ли коммуникативные сигналы?

В заключение этой главы полезно сказать несколько слов о том, почему авторы избегают термина «ритуализованный сигнал». Дело в том, что согласно нашим представлениям, так называемая гипотеза ритуализации остается чисто умозрительной и не находит убедительного подтверждения на эмпирическом материале (см. Панов и др., 2004, 2010). Наши данные по лебедям и другим видам животных говорят о том, что, вопреки предсказаниям этой гипотезы, не существует четкого разрыва между теми элементами моторики, которые наблюдаются вне социальных контекстов (в ходе повседневной активности), с одной стороны, и их, якобы, ритуализованными версиями, с другой. Различия между теми и другими континуальны и носят, таким образом, сугубо количественный, а не качественный характер.

Примером могут служить движения «топотания», наблюдаемые у лебедей по окончании копуляции. Как было сказано выше (1.4), — это стандартный компонент кормодобывательного поведения. В цепочках поведения партнеров при копуляции эти движения ногами у обоих партнеров отличает от наблюдаемых в ситуациях кормления только их краткость (менее десятка на протяжении 2–3 секунд).

Другой пример — нырки (погружение головы), синхронно выполняемые членами пары. У всех без исключения видов лебедей (и прочих гусеобразных) они неизменно предшествуют копуляции. По характеру реализации эти движения сами по себе практически не отличаются от того, что постоянно можно видеть в контексте повседневной комфортной активности. Члены пары купаются, как правило, синхронно. В таких случаях зачастую невозможно предсказать, окончатся ли эти действия чисткой оперения, опять же синхронной, или же выльются в копуляцию. Различия между двумя ситуациями заключаются не в каких-либо особенностях телодвижений как таковых (например, в степени их стереотипности), а во всем том, что можно назвать *пространственно-временной организацией* взаимодействия. Сюда относятся особенности поведения партнеров, предшествующие попыткам спаривания, расположение особей друг относительно друга в эти моменты и т.д. Подробно об этом будет сказано в главе 4.

Перечни оптических сигналов, наиболее характерных для рутинных взаимодействий, для контактов типа приветствия (из категории эпизодических взаимодействий) и дуэтов (ключевое взаимодействие) приведены в табл. 2.1.

Глава 3.

Моторные компоненты поведения, выступающие в качестве 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. 2.1).

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 (агонистического характера, аффилиативное 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. 2.1, где одни и те же ЭДА (например, вздергивание головы) присутствуют в репертуарах, обслуживающих все три категории взаимодействий.

Каталог важнейших ЭДА, характерных для лебедей приведен на рис. 3.1. Он описывает пространство возможностей, определяющих конфигурацию поз этих птиц. 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.

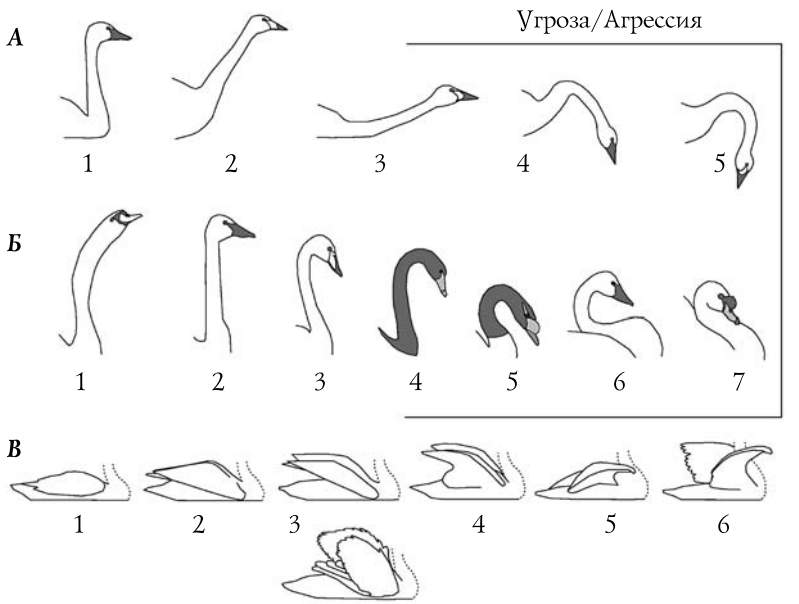


Рис. 3.1. Пространство возможностей, определяющих конфигурацию поз у лебедей. Комбинирование элементов, показанных в рядах А, Б и В дает множество поз, континуально связанных друг с другом.

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 наиболее характерны лишь для определенного вида. 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 $А_2$, $А_3$; малый (тундровый) лебедь $А_3$, $А_5$, $Б_3$; трубач $А_1$, $Б_2$, $Б_6$. Градации $В_2$—$В_3$ (верх)— $В_6$ типичны для кликуна, малого лебедя и трубача. По кадрам видеосъемки в Московском зоопарке. $А_5$ — из Evans, 1977. В этой позе птица может подолгу держать голову под водой (см. Johnsgard, 1965: 36).

При каталогизации ЭДА мы ориентировались на два вектора. Первый из них отражает нарастание напряженности социального контекста и общего уровня эмоционального возбуждения (или неспецифической активации). 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. 3.1 (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 у членов брачной пары в преддверии очередного акта копуляции.

Что касается вектора нарастания интенсивности оптических сигналов, то, как можно видеть из рис. 3.1, практически каждая их категория может быть представлена как континуум, внутри которого интенсивность движений варьирует от зачаточной, с трудом уловимой наблюдателем, до выраженной в максимальной степени. При этом сам спектр возможных вариаций может служить характеристикой этологической специфики вида.

3.1. 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 существу, 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 главе 4). 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 погружении 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 то, 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.

Мы полагаем, что питье, как и «демонстративное» ныряние, исходно связано с комфортным поведением, поскольку захват воды клювом используется в норме 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 сразу 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 такие смещенные чистки оперения 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.

3.2. 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 составляющие (описание последних будет дано в главе 5).

Моторика этих акций характеризуется 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. 3.2*А*). Вопреки кажущемуся сходству 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 как короткий кивок (рис. 3.2*Б*). 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 — трубача (сравни рис. 3.2*В* и 3.3*В*). Это наблюдение в еще большей степени акцентирует резкие отличия моторики черношейного лебедя как от ЭДА у черного, так и у всех прочих видов лебедей Старого Света.

Те движения черного лебедя, которые мы считаем для него типичными (рис. 3.2*Б*), 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. 3.2*Г*). 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. 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 (глава 4).

Что касается компактной группы «северных» лебедей (кликун, тундровый и трубач), то у всех этих видов движения шеи и головы подчиняют, в общем, единой схеме. Это поклоны (или кивки), сильно варьирую-

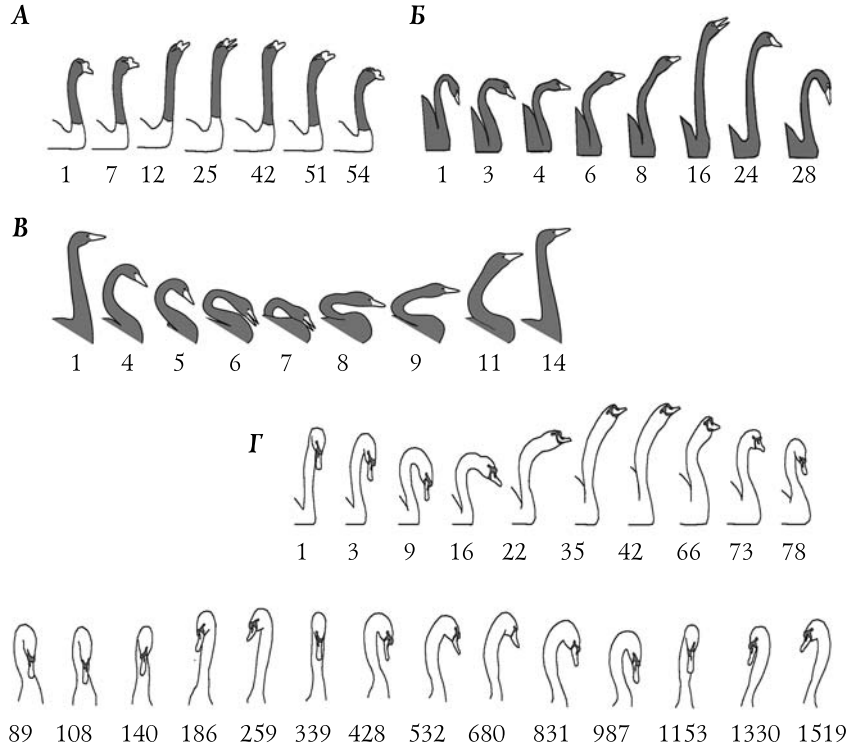


Рис. 3.2. Движения головы и шеи у черношейного лебедя (*А*), черного лебедя (*Б*) и шипуна (*В*). Цифры — номера видеокадров при скорости съемки 25 кадров/с.

щие 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 своей верхней 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 во взаимодействие типа дуэта). У тундрового лебедя и кликуна интересующие нас движения имеют очень много общего (рис. 3.1$А_3$, рис. 3.3*А*, *Б*). Чем выше интенсивность этих движений, тем чаще они воспроизводятся одновременно с характерными движениями крыльев (см. ниже), выступая в таких случаях уже в качестве компоненты сложной демонстрации (вто-

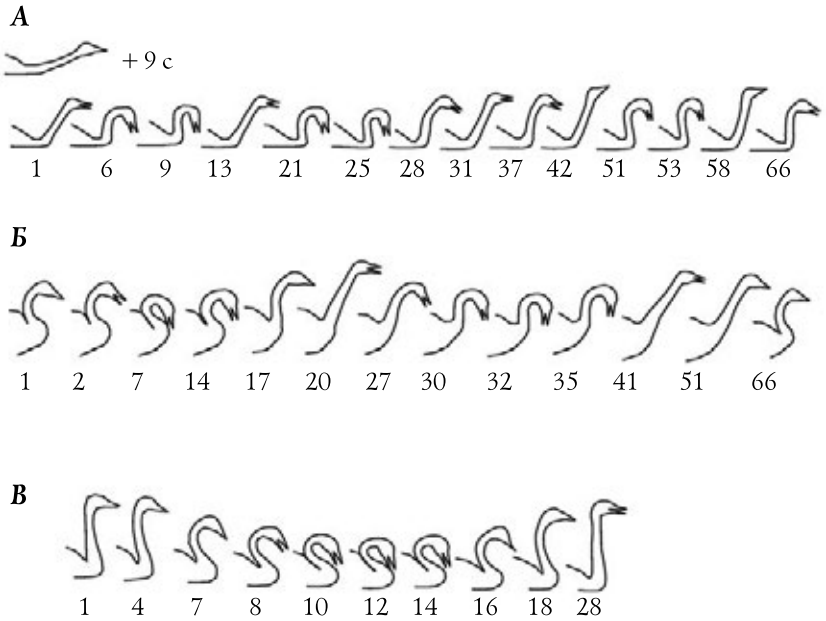


Рис. 3.3. Интенсивные кивки у малого лебедя (*А*), кликуна (*Б*) и трубача (*В*). Цифры — номера видеокадров при скорости съемки 25 кадров/с.

рой уровень интеграции; см. табл. 2.1). У обоих названных видов существует еще один вариант подобного поведения: шея вытянута вперед под острым углом к поверхности воды (рис. 3.1$А_3$, рис. 3.3*А* вверху), а ритмичные звуковые сигналы подаются без кивков головы.

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. 3.3*В*). 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 лебедя 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 в главе 4).

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. 2.1 *е–м*, 2.2 *ж,з, к–о*). 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. 2.2).

3.3. 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. 2.2*г*, *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, глава 4).

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. 3.1 *В*$_3$, нижняя позиция). Никаких дополнительных движений крылья при этом не совершают. У трубача, кликуна и тундрового лебедя при эмоциональных всплесках (особенно в ходе дуэтов) 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 воспроизводятся 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. Сигнальное значение подобного рода акций имеет, на наш взгляд, совершенно 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 заметные подергивания кверху сложенными второстепенными маховыми.

Глава 4.

Структура ключевых взаимодействий при копуляции

Сравнительный анализ взаимодействий при спаривании позволяет выявить наиболее стереотипные черты генетически детерминированных программ поведения у разных видов лебедей и, соответственно, степень дивергенции некогда единой схемы действий, которая была свойственна гипотетическому предковому виду. Говоря о стереотипности видоспецифического поведения в ходе этих взаимодействий, следует, однако, иметь в виду, что она далека от абсолютной. В особенности это относится к начальным этапам взаимодействия, которые насыщены множеством элементов повседневной активности, так что переход от нее к интересующему нас поведению оказывается настолько плавным, что некую «точку раздела» зафиксировать очень трудно.

Всю сложную последовательность поведения при спаривании (третий уровень интеграции) полезно разделить на три стадии: предкопуляционную, собственно копуляцию и посткопуляционную.

Старт первой из них знаменуется тем, что самец и самка начинают перемещаться к тому фрагменту водного зеркала, где происходила первая их копуляция, и где они будут спариваться в последующие дни, примерно в одно и то же время суток. Эти перемещения не всегда настолько строго прямолинейны, чтобы наблюдатель был абсолютно уверен в том, что они вскоре приведут именно к сближению партнеров и к их дальнейшим половым взаимодействиям. Во время этих перемещений к привычному месту взаимодействия и навстречу друг другу обе птицы проделывают с высокой синхронностью ЭДА «питье». Птица захватывает клювом воду и, как кажется, проглатывает ее, когда шея возвращается в вертикальное положение, а клюв оказывается обращенным кверху. Эти акции служат у каждого из партнеров начальным звеном последовательности поведения, конечным звеном которой оказывается действие, условно обозначаемое как «ныря-

ние». За начальными актами питья следуют по нарастающей «полоскания» клюва, опущенного в воду — за счет движений головы вправо и влево; погружение всей головы; погружение также и шеи; «подпрыгивание» в воде и резкий нырок по инерции с погружением не только шеи, но и всей грудной области.

Если рассматривать моторику этой цепочки поведения у каждого из партнеров в отдельности, то она мало чем отличается, если отличается вообще, от типичной для комфортного поведения при купании. Отличие состоит не в самом характере действий птиц, а в их расположении относительно друг друга. В преддверии копуляции самец и самка, сблизившись на дистанцию около метра или менее, совершают нырки, обратившись сначала головами друг к другу, а затем располагаясь в параллельных позициях. Существенно то, что эти совместные акции совсем не обязательно приведут к копуляции. Это произойдет лишь в том случае, если уровень активации у обоих партнеров высок настолько, чтобы синхронизация их ныряний оказалась достаточно устойчивой на протяжении латентного периода, предшествующего садке. Лишь в этом случае самец сможет предпринять дальнейшие активные действия. В противном случае совместные нырения могут неожиданно прерваться или же, напротив, продолжаться десятками минут, что особенно характерно для шипунов (см. ниже). При низком уровне активации одного или обоих партнеров и сама садка может оказаться неудачной, и в таком случае взаимодействие прекращается. Нередко, впрочем, самец предпринимает повторные попытки копуляции.

Сказанным не ограничивается то общее в схемах взаимодействий при спаривании, что свойственно всем видам лебедей. Помимо резких синхронных погружений в воду головы и шеи, это удерживание самцом самки за шею или за голову во время садки, а также синхронное привставание партнеров над водой («вертикальная стойка» после копуляции). Удержаться в таком положении птице помогает топотание ногами, как во время кормодобывания[1]. Затем следует еще одно приподнимание над водой с взмахами расправленными крыльями (рис. 2.2*д*, *е*, *и*) и посткопуляторные чистки и/или купания. Следует, однако, сказать, что первая из этих акций завершает также агонистические взаимодействия и последовательности комфортного поведения — то есть ее следует рассматривать как неспецифический индикатор завершения самых разных форм активности. Вообще говоря, эти элементы поведения характерны не только для лебедей, но и для всех без исключения представителей отряда Гусеобразных.

[1] Этот элемент отсутствует у черношейных лебедей (см. ниже).

Стоит еще раз подчеркнуть, что такого рода акции и ряд других, о которых будет сказано далее, встроены в разнообразные поведенческие последовательности (агонистические, афиллиативные, половые), а форма их проявления зачастую зависит не от знака взаимодействия (негативного при агонистических контактах, позитивного — при половых), а от уровня общей активации коммуникантов и, соответственно, от напряженности социального контекста.

4.1. Межвидовые различия в организации поведения при спаривании у лебедей

В конспективной форме видоспецифичность этих взаимодействий иллюстрируется табл. 4.1, которая нуждается в некоторых комментариях.

Черношейный лебедь. Характер взаимодействий при спаривании у этого вида в наибольшей степени отличается от той схемы, которую мы наблюдаем у пяти других. Прежде всего, те действия, которые мы выше назвали «нырками» в данном случае, по сути дела, таковыми не являются. Здесь они ограничиваются резкими опусканиями головы в воду, так что в нее погружается только вся шея, которая перед этим не выпрямлена, а согнута дугой. После погружения, когда голова оказывается на поверхности, птица «мотает» ей, проделывая движения отряхивания, чего мы не наблюдали у прочих видов. Во время всех этих акций расположение партнеров друг относительно друга может меняться от встречного (голова к голове) до такого, при котором их головы находятся рядом и оси туловища — под углом 90^0 (рис. $4.1А_{1-3}$). Это легко объяснить следующим образом: задача самца состоит в том, чтобы под водой, вслепую, схватить самку за затылок еще до садки. В этом смысле самец черношейного лебедя находится в гораздо менее выгодном положении по сравнению с самцами всех прочих видов. У них самец может осуществить захват самки за любой участок оперения шеи, к тому же уже после того, как занял положение на ее спине.

Захват клювом круглого жесткого затылка нелегко осуществить, особенно с первого раза, что хорошо видно из наших видеозаписей, Обычно самцу удается это сделать только с третьей—четвертой попытки. Поэтому он должен «рассчитать» движение клюва в направлении головы самки, когда головы обоих партнеров находятся еще на поверхности. Создается впечатление, что оба они в это время как бы оценивают возможность контакта «клюв самца — затылок самки». Из видеозаписей хорошо видно, что и самец и самка наблюдают друг за другом перед очередным совместным погружением шей. За счет

Таблица 4.1.

Структурное сопоставление взаимодействий при спаривании у 6 видов лебедей

ТИП ПОВЕДЕНИЯ	АКЦИЯ	*C. melanocoryphus*	*C. atratus*
ПРЕДКОПУЛЯЦИОННОЕ	ЛАТЕРАЛЬНЫЕ ПОВОРОТЫ ГОЛОВЫ	–	–
	ТО ЖЕ, С ПРЕДШЕСТВУЮЩИМ КИВКОМ	–	–
	НЫРЯНИЕ	+	+
	ЧИСТКИ, ПЕРЕМЕЖАЮЩИЕСЯ С НЫРКАМИ	–	–
	ТАКТИЛЬНЫЙ КОНТАКТ	–	Постоянный
	ПРИПОДНИМАНИЕ КРЫЛЬЕВ НАД СПИНОЙ	–	++
	УДЕРЖАНИЕ САМКИ САМЦОМ	Перед садкой	После садки
	СПОСОБ УДЕРЖАНИЯ САМКИ	За затылок	За основание или за середину шеи
	ЛАТЕНТНЫЙ ПЕРИОД САДКИ ($x_{ср} \pm \sigma$, *c*)	Короткий (39 ± 19.7)	Значительный (90.4 ± 46.9)
ПОСЛЕ КОПУЛЯЦИИ	ВЕРТИКАЛЬНАЯ СТОЙКА С КЛЮВОМ ВЕРХ	–	+
	ШЕЯ ДУГОЙ — КЛЮВ ВНИЗ	+	+
	ПОВОРОТ К ПАРТНЕРУ	–	+
	С «ТОПТАНИЕМ»	–	–
	СБЛИЖЕНИЕ И СОПРИКОСНОВЕНИЕ ГРУДНЫМИ ОТДЕЛАМИ	–	–

* 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. $А_9$, $Б_9$ и $В_9$).

*** Акция выглядит незаконченной.

C. olor	*C. cygnus*	*C. columbianus bewickii*	*C. buccinator*
+	+	+	+
+	–	–	–
+	+	+	+
+	–	–	–
Многократный незадолго перед садкой	Однократный сигнал к садке	Однократный сигнал к садке	Однократный сигнал к садке
+++	–*	+	–*
После садки	После садки	После садки	После садки
За загривок	За середину шеи	За затылок	За середину шеи или за затылок
Значительный (261.7 ± 47.9)	Короткий (57.3 ± 9.5)	Короткий (44.3 ± 22.1)	Короткий (55.6 ± 36.8)
+	+	+	+
(+)**	–	–	–
+	(+)***	+	+
+	+	+	+
+	–	+	+

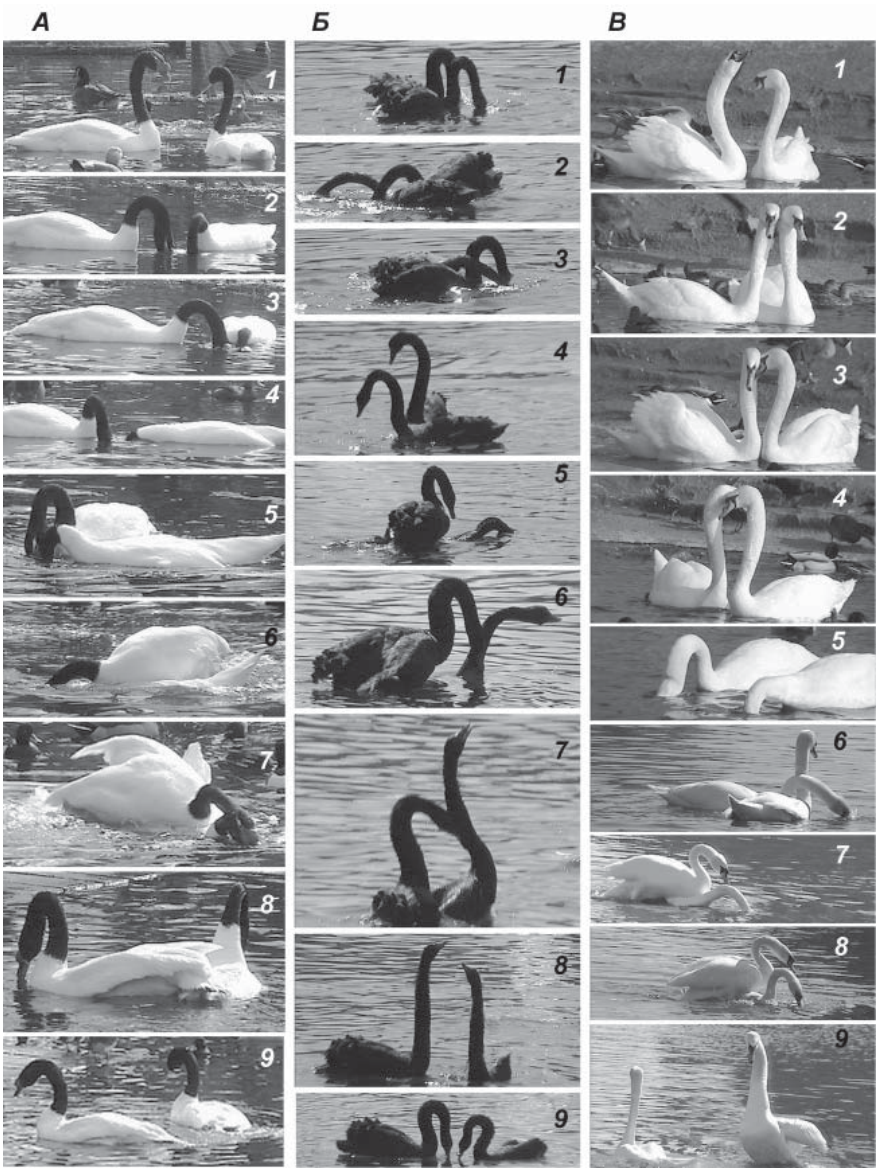


Рис. 4.1. Последовательность событий во взаимодействиях при копуляции у черношейного лебедя (*А*), черного лебедя (*Б*) и шипуна (*В*).

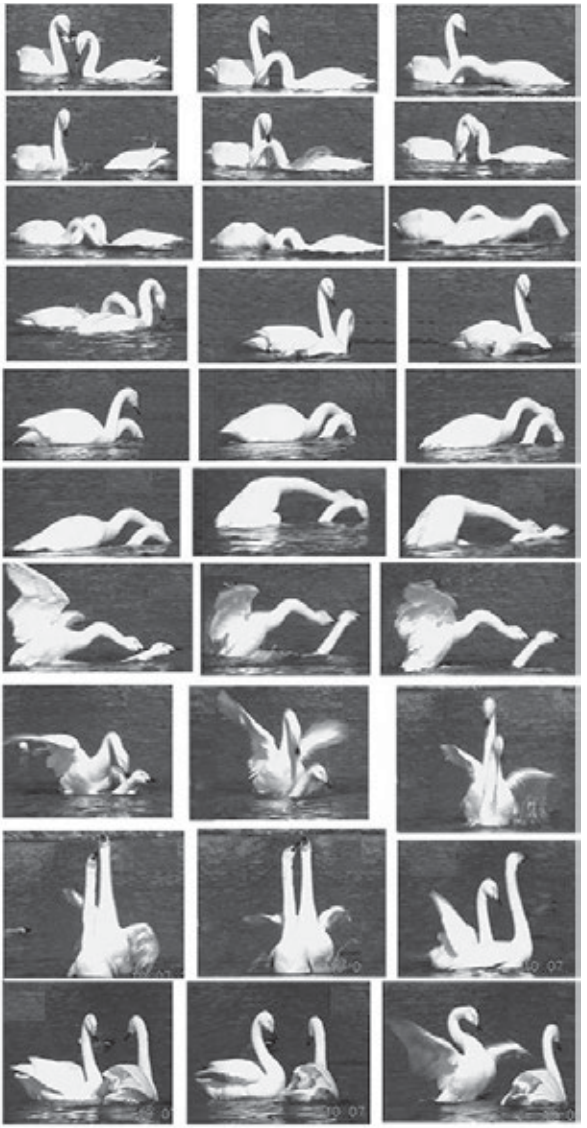


Рис. 4.2. Последовательность событий во взаимодействиях при копуляции у кликуна.

этого названное действие одного из партнеров заметно запаздывает по отношению к действию другого. Вместе с тем, к моменту фиксации головы самки самцом погружения шей заметно убыстряются, то есть идет процесс взаимной стимуляции по принципу положительной обратной связи.

На протяжении всей копуляции самец удерживает самку таким образом, что головы обоих остаются под водой. По окончании коитуса отсутствует, в отличие от всех прочих видов, вертикальная стойка и, соответственно топотание лапами. В этот момент оба партнера одновременно принимают характерные позы, при которых шея согнута крутой дугой, так что опущенный книзу клюв касается воды. При этом птицы располагаются или под углом друг к другу (рис. 4.1А $_8$), или же ориентированы в противоположных направлениях. В это время вокализация полностью отсутствует, в отличие от того, что мы видим у черного лебедя и трех видов северной группы.

Черный лебедь. Предкопуляционное взаимодействие начинается с синхронных погружений в воду головы, шеи и грудного отдела. С самого начала эти нырки производятся весьма интенсивно — за счет того, что погружению предшествует «подпрыгивание» птицы в воде. В отличие от того, что наблюдается у всех прочих видов, каждый из партнеров совершает эти «нырки», перекинув шею поперек шеи другого участника взаимодействия (рис. 4.1Б; вкладка 7). Иными словами, тактильный контакт между партнерами сохраняется на всем протяжении взаимодействия. 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. По его окончанием обе птицы вытягивают шеи вертикально вверх (ЭДА, отсутствующий у черношейного лебедя). Сразу же вслед за этим обе принимают позу, похожую на ту, которую в той же ситуации приходится видеть у черношейного лебедя, но при этом они, как правило, ориентированы головами по направлению друг к другу (рис. 4.1Б$_8$, Б$_9$).

Статистическая обработка материалов видеозаписей, выполненная В.А. Непомнящих, позволила придти к следующим выводам от-

носительно согласованности поведения партнеров. Оказалось, что степень синхронизации их действий остается постоянной по ходу всего взаимодействия, не увеличиваясь к моменту садки. Она нарушается только после неудачной попытки садки (например, в том случае, если самец, взобравшись на спину самки, оказывается ориентированным не головой к ее голове, а поперек ее туловища). Синхронизация происходит только или в основном в той фазе, когда оба партнеры ныряют (движение «вниз»). В этой фазе ведомый следит за ведущим. Синхронизация достигается тем, что в этот момент ведомый партнер двигается быстрее, чтобы догнать ведущего. Десинхронизация происходит в фазе движения «вверх» из-за того, что ведомый партнер меньше следит или вообще не следит за ведущим партнером. Кроме того, как уже было сказано, десинхронизацию вызывает неудачная садка. Цикл «вниз-вверх» редуцируется непосредственно перед садкой и после неудачной садки, так что часть действий полного цикла выполняется очень быстро или вообще не выполняется.

Шипун. Как и у черного лебедя, предкопуляционные взаимодействия весьма длительны, но еще более дифференцированы (рис. 4.1В). Помимо двигательных элементов, общих для всех изученных видов, они включают в себя еще два. Это, во-первых, последовательность плавных поклонов с поворотами головы (далее ППГ: рис. 3.2 Г). Во-вторых, судорожное «потирание» оперения бока тела боковой поверхностью головы и клюва, как если бы птица коротко «чистила» перья в этой точке. Здесь перед нами очевидный акт комфортного поведения, встроенный в последовательность совершено иной функциональной окраски — так называемая «смещенная» чистка оперения (СЧО).

Стереотип ППГ приходится часто наблюдать во время контактов (более или менее продолжительных) между двухлетними неполовозрелыми птицами. Так что это поведение совсем не обязательно служит прелюдией к копуляции. У взрослых птиц с началом весны оно проявляется у самцов задолго (за месяц—полтора) до начала сезона гнездования. Можно полагать, что в этих ситуациях ППГ служит частью механизма формирования пар. Так, 18 марта мы запротоколировали поведение самца, начавшего проявлять интерес к самке, которая была поглощена кормлением. Самец то и дело направлялся к ней вплавь, проделывая время от времени серия движений ППГ разной длительности. Они включали в себя от одного до 16 поворотов головы. Только за 2.5 мин были отмечены 6 таких серий со средним числом поворотов 4.8. В поведении самца присутствовали и другие акции, наблюдаемые в преддверии и во время фазы предкопуляции: питье (10

раз) и СЧО (6 раз). В отличие о того, что мы видим в ходе взаимодействия при копуляции, все эти действия выглядели как некие вкрапления в линию повседневного поведения, прерываемого короткими периодами кормежки. Они не были объединены в какие-либо организованные конструкции.

Спустя три дня (22 марта) тот же самец проделывал серии ППГ, находясь уже вплотную к самке. За 3.5 мин эти действия наблюдали 10 раз (число поворотов головы в серии 1–7, в среднем 3.6). В начале наблюдений самка кормилась, а самец несколько раз пытался проделывать ППГ таким образом, чтобы его голова была как можно ближе к голове самки. Это происходило в те короткие промежутки времени, когда самка прерывала добыванием корма под водой, так что ее голова оказывалась на поверхности. Такое поведение самца выглядело как очевидные попытки стимулировать самку к согласованным ППГ, служащим начальным этапом стандартного взаимодействия при спаривании. Первоначально самка никак не реагировала на эти действия самца, но примерно час спустя она стала отвечать ему, проделывая интенсивные нырки.

Один раз в протоколе за первый день описанных наблюдений и трижды — за 22 марта у самца наблюдали характерную позу, часто сопровождающую самое начало взаимодействия при спаривании (рис. 4.1$В_1$ слева). В двух случаях она следовала в спонтанном режиме во время плавания, а в двух других — при попытках самца контактировать с самкой. Что касается серий ППГ, то они в описанных ситуациях носили зачаточный, усеченный характер, о чем говорит небольшое число элементов в сериях (чаще всего 2–3).

Эти серии всегда существенно длиннее при синхронном их выполнении партнерами в начале типичного взаимодействия, ведущего к спариванию (не меньше десяти). На этом начальном этапе птицы иногда почти соприкасаются щеками (рис. 4.1$В_2$). Вслед за этим партнеры начинают проделывать то, что мы называем «нырками». Сначала они резко погружают в воду голову и шею. Каждый раз, когда шеи обеих птиц выпрямляются, вновь следуют согласованные ППГ, серии которых с каждым разом становятся более и более короткими. Постепенно эти движения сходят на нет. Но теперь в промежутках между нырками все чаще можно наблюдать СЧО. Движения ныряния постепенно интенсифицируются. Одновременно наблюдается тенденция к их все большей синхронизации, которая, однако, периодически нарушается из-за перерывов, затрачиваемых то одним, то другим партнером на СЧО.

Садке предшествуют очень глубокие нырки, резкие, с погружением в воду всего грудного отдела. Синхронизация акций при этом максимальна, а усиливающаяся взаимная стимуляция по характеру поло-

жительной обратной связи не вызывает сомнений. Теперь обе птицы занимают почти строго параллельные позиции. При эпизодических отклонениях от такого взаимного расположения партнеров иногда наблюдается «перекрещивание шей». В отличие от того, что мы видели у черных лебедей, «верхнюю позицию» занимает, как правило, только самец. В таком положении, когда его шея перекинута через шею самки, он часто проделывает акт «питья» — подобно тому, как это происходит у черных лебедей.

Стимулом к началу садки служит, очевидно, соприкосновение партнеров основаниями шейных отделов. По окончанию садки партнеры «топчутся», приподнимая туловище над водой, и поворачиваются «лицом» друг к другу. В этот момент они могут соприкасаться грудными отделами. В некоторых случаях самец нагибает голову книзу (рис. 4.1B_9). Это движение выражено в несравненно меньшей степени, чем у черношейного и черного лебедей в соответствующих ситуациях. Иногда по окончании спаривания можно наблюдать короткие серии ППГ.

Описанные взаимодействия могут осуществляться однополыми особями. Согласованные ППГ часто иногда выполняются тремя особями одновременно, а если к ним приближается еще одна, возможны временные смены партнеров по взаимодействию, с периодическими возвращениями к исходному состоянию. 7 мая 2005 г. мы наблюдали поведение, которое выглядело как типичная прелюдия к копуляции. Отличие состояло в том, что за 7 мин (!) взаимодействия птицы трижды, после сближения щеками, принимали вертикальную стойку с топотанием лапами, как это обычно происходит по окончании коитуса. Когда, наконец, обе они *одновременно* перекинули шеи через спины друг друга (попытки садки), вспыхнула жестокая драка, так что один из лебедей был вынужден спасаться бегством. Выяснилось, что обе птицы были самцами. Факт ясно говорит о том, насколько тонкая грань разделяет «половые» и «агрессивные» мотивации, о чем было уже неоднократно сказано при обсуждении «подводных камней», препятствующих попыткам классифицировать формы поведения по функциональному признаку.

Кликун. У этого вида последовательность поведения при спаривании подчиняется схеме, наиболее простой и экономичной по сравнению с тем, что мы видим у трех видов, о которых речь шла выше. Предкопуляторные взаимодействия ограничиваются совместными нырянием, 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 сти-

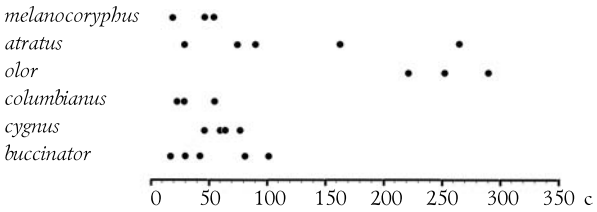


Рис. 4.3. Различия в длительности латентного периода садки у разных видов лебедей.

мулирует самца к началу садки. Взаимодействие завершается «вертикальной стойкой» с поворотом партнеров «лицом» друг к другу (так же, как это происходит у шипунов). По данным наблюдений за двумя парами кликуна (в одной из которых возраст самца составлял 2 года) это поведение носит не вполне законченный характер.

В шести других случаях взаимодействиям при спаривании непосредственно предшествовало кормовое поведение. Иными словами, кормежка и спаривание были объединены в единый поведенческий блок без какого-либо явного перехода. Типичная последовательность поведения партнеров при спаривании показана на рис. 4.2. Важно заметить, что у кликунов в период, непосредственно предшествующий копуляции, резко снижается уровень акустической активности.

Тундровый лебедь. У этого вида схема поведения при спаривании лишь в частных деталях отличается от описанной для кликуна. Здесь имеет место ЭДА «второстепенные маховые приподняты над спиной», присутствующий в преддверии копуляции у обоих партнеров. Это может свидетельствовать о более низком пороге проявления этой реакции в данном контексте, по сравнению как с кликуном, так и с трубачом. У этих двух видов названный ЭДА наблюдается лишь по окончании копуляции. Различия касаются также вокальных сигналов, сопровождающих взаимодействие, о чем будет сказано в главе 5.

Трубач. Здесь можно повторить сказанное в отношении предыдущего вида. Следует лишь добавить, что посткопуляционные взаимодействия включают в себя слабо выраженные латеральные повороты головы (рис. 2.2 в рамке), чего мы не наблюдали у кликуна и тундрового лебедя. Наиболее резкие отличия в обсуждаемом поведении у этого вида от наблюдаемого у двух других видов северных лебедей проявляются в особенностях вокализации (глава 5). У всех трех видов «северных» лебедей поза «шея дугой — клюв вниз» отсутствует.

В заключение к этим сравнительным характеристикам поведения лебедей при спаривании следует дать несколько комментариев общего характера. Захват клювом того или иного участка на теле самки можно рассматривать в качестве элемента «агрессии» в поведении самца. Не удивительно поэтому, что позы партнеров по окончании копуляции у черношейного и черного лебедей (в меньшей степени — у шипуна) аналогичны тем, которые характерны для контактов агонистического характера (сравни рис. $4.1А_8$ и $4.1Б_9$ с рис.$3.1Б_{4–7}$). Здесь мы снова сталкиваемся с условностью подразделения акций и сигналов на «агрессивные» и «половые».

Второе важное замечание состоит в следующем. Те самые акты «смещенной» чистки оперения (СЧО), которые встроены в предкопуляционное поведение только у одного единственного вида (шипуна), у всех прочих наблюдаются сразу же по окончании копуляции — как компонент истинного комфортного поведения. Мы опять же можем видеть условность разграничения акций на сигнальные, с одной стороны, и относящиеся к повседневному поведению, с другой.

Коскороба. П. Джонсгард так описывает «половое поведение» этого вида по киносъемке видного орнитолога Д. МакКинни: «Погружение головы в воду выглядело как единственная демонстрация самца перед спариванием. После этого он сразу же взлетел на спину самки. После коитуса самец отпускает затылок (nape) самки и обе птицы привстают с, вертикально вытянув шеи и устремив клювы кверху, крича одновременно. При этом крылья самца приподняты». К сожалению, краткость этого описания, лишенного необходимой детализации, позволило бы с успехом применить его почти к каждому из шести видов лебедей. Автор использует словосочетание «погружение головы» в отношении всех пяти видов, поведение которых он описывает, не делая разницы между простым опусканием в воду головы с шеей, с одной стороны, и интенсивными нырками с погружением грудного отдела, с другой. При таком небрежении деталями трудно быть уверенным, что самец удерживает самку именно за затылок, что среди лебедей особенно характерно для черношейного. Иными словами, приведенное описание невозможно использовать для адекватного сопоставления этой формы поведения коскоробы с тем, что мы видим у лебедей. Показательно в этом плане финальное заключение автора: «Поведение после копуляции сходно с таковым у гусей (особенно рода *Branta*), шипуна и кубинской свистящей утки[2]» (Johnsgard, 1965: 38).

[2] *Dendrocygna arborea.*

Таблица 4.2.

Различия в длительности копуляций у разных видов лебедей. Латентный период (L) садки у шести видов лебедей (с)

Виды	*C. melanocoryphus*	*C. atratus*	*C. olor*	*C. cygnus*	*C. columbianus*	*C. buccinator*
Время min	17	78	220	21	28	44
Время max	340	236	314	69	84	105
n	4	3	3	7*	2	3
L средн.	105,25	158,3	265,0	42,4	56,0	77,0

* С учетом данных по Московскому зоопарку

4.2. Уровни дивергенции сигналов, обслуживающих половые взаимодействия у лебедей

Приведенные выше описания с очевидностью свидетельствуют о том, что изученные виды неравноценны по уровням дивергенции их поведения при копуляции. Минимален этот уровень у всех трех видов северных лебедей, у которых описанные взаимодействия различаются лишь в частных деталях. Больше всего общего у них с шипуном, поведение которого, однако, резко уклоняется от присущей им схемы. Совершенно особняком стоит характер организации интересующих нас взаимодействий у черного лебедя, у которого партнеры все время находятся в тактильном контакте. Ведь у всех прочих видов именно мимолетный тактильный контакт служит триггером, запускающим садку. Наконец, по особенностям поведения при спаривании максимально отличен от всех прочих видов черношейный лебедь.

Помимо различий в репертуарах ЭДА, обслуживающих эти взаимодействия, явное несходство обнаруживается в длительности последних. Этот показатель может служить мерой общего уровня *реактивности*, имеющей очевидный видоспецифический характер. Для оценки этого параметра мы использовали длительность латентного периода, предшествующего садке. Это понятие было введено потому, что практически невозможно оценить длительность взаимодействия в целом. Как было сказано в начале главы, его началом можно считать,

например, тот момент, когда партнеры начинают сближаться; или вести отсчет с момента пребывания их на минимальной дистанции; и т.д. Наиболее строгой оценкой мы считаем продолжительность времени от первых совместных действий самца и самки (например, согласованные ППГ у шипуна или нырки у черного лебедя) до садки. Именно этот промежуток времени назван латентный периодом.

Он минимален у видов северной группы (меньше минуты) и максимален у шипуна — в среднем более 4 мин (см. табл. 4.1). Соответственно, общий уровень реактивности наиболее низок у шипуна и черного лебедя и выше, в той или иной степени, у всех прочих видов[3]. Следует иметь в виду, что приведенные средние значения длительностей латентного периода указывают лишь на общую тенденцию, поскольку разные спаривания с участием особей одного и того же вида различаются по длительности более или менее значительно (рис. 4.3). Такие различия могут быть обусловлены, например, фазой репродуктивного цикла. Выявление причин этого явления требует специальных дополнительных исследований.

[3] Оценка длительности латентного периода у черношейных лебедей скорее всего сильно занижена, поскольку у них погружения головы, предшествующие копуляции, особенно трудно отличить от соответствующих действий при кормлении. Поэтому начальная часть латентного периода могла быть ошибочно расценена по моменту, когда имеет место одновременное кормление самца и самки.

Глава 5.

Акустические компоненты поведения

Вокализация каждого изученного вида складывается из сигналов разной степени структурной сложности. Иными словами, акустическое поведение удобно рассматривать как систему, организованную по иерархическому принципу. Чтобы представить себе видоспецифическую вокализацию не в качестве некой суммы акустических сигналов, но как системное образование со своей внутренней логикой, мы попытались построить классификацию звуков, общую для всех видов лебедей (табл. 5.1). Нам кажется, что вне такого подхода задача содержательного сопоставления акустических репертуаров разных видов не смогла бы быть решенной. Дело в том, что эти репертуары зачастую оказываются весьма несходными, и не только по частотно-временным характеристикам звуков как таковых. Принципиальные межвидовые различия обнаружены также в общей картине организации звуковых рядов. Исходя из сказанного, мы начнем не с сопоставления каталогов видоспецифических репертуаров, а с последовательного сравнения их компонент, относящихся к той или иной из выделенных нами структурных категорий.

Приведем перечень этих категорий, ранжированных по степени возрастания их структурной сложности:

1. Базовые элементы вокализации. Это короткие звуки с устойчивой спектральной структурой. В случае их вариативности (свойственной лишь части видов) бывают затронуты преимущественно временные характеристики сигнала, в основном — его общая продолжительность. Мы называем эти сигналы базовыми на следующем основании. Несколько упрощая картину, можно сказать, что у каждого вида все разнообразие вокализации базируется, по сути дела, на двух простых операциях: на удлинении такого рода сигналов либо на объединении их в конструкции разного уровня сложности. Обе эти операции могут функционировать параллельно.

К числу базовых элементов мы относим два типа звуков: *простые*, сохраняющие от начала и до конца единство спектральной структуры; и *составные*, в которых фрагменты разной акустической природы (например, тоновые и импульсные) соединяются встык, без интервала.

Таблица 5.1.

Классификация вокальных конструкций у лебедей

Уровни организации вокальной конструкции	Кодовый номер и наименование категорий акустической сигнализации	**Структурные характеристики вокальной конструкции**
ПЕРВЫЙ	I. **Сигнал простой**	Короткий звук, подверженный незначительным вариациям
ВТОРОЙ	**II. Сигнал составной**	Комбинация звуков, не разделенных паузами
	III. **Серия**	Последовательность звуков, следующих с регулярными интервалами
	III.1. Короткая стереотипная последовательность звуков	
	III.2. Последовательность звуков, значительно варьирующая по количеству посылок	
ТРЕТИЙ	IV. **Ансамбль**	Последовательность серий типа III.2, паузы между которыми сопоставимы с паузами между посылками в каждой из этих серий.

2. Компактные комбинации базовых элементов, основанные на дублировании простых сигналов, которые подаются в их стандартной либо модифицированной форме. Модификация может касаться длительности отдельных компонент, изменений в их спектральной структуре либо обоих этих параметров. Паузы между звуками сопоставимы с ними по длительности.

Особый случай компактных комбинаций представляют собой последовательности однотипных звуков, обозначаемые в качестве *серий*. К ним мы относим цепочки звуков, следующих с регулярными интервалами малой длительности. Особенность этих конструкций состоит в том, что слагающие их звуки чаще всего (хотя и не всегда) отличаются от простых сигналов не только по длительности и спектральному составу, но также по характеристикам частотной модуляции.

3. Ансамбли. В данном случае речь идет о последовательности серий, паузы между которыми сопоставимы с паузами между звуками в каждой из этих серий.

4. Звуковые ряды. Этим термином мы обозначаем протяженные во времени последовательности звуков. Сами звуки могут относиться к любой из категорий, перечисленных выше (сигналам простым либо составным, их компактным комбинациям, включая серии, а также к ансамблям). Специфика этой категории состоит в том, что во всех случаях интервалы между актами вокализации не имеют очевидного регулярного характера, т. е. могут весьма существенно варьировать по длительности.

Следует заметить, что приведенная классификация условна в том смысле, что на реальном эмпирическом материале границы между выделенными категориями не всегда легко провести. Однако эта схема, при всей ее абстрактности, дает возможность более строгого сравнительного анализа видоспецифических систем вокализации, нежели это доступно традиционному сравнению, строящемуся на сопоставлении одних только сигнальных репертуаров. Сравнение последних приведено в этой главе в ее финальной части.

5.1. Частотно-временные параметры видоспецифических сигналов лебедей

Простые тоновые сигналы. Здесь будут рассмотрены сигналы с гармоническим спектром заполнения. Все они, кроме одного, характеризуются ∩-образной формой огибающей (рис. 5.1). Основные межвидовые различия в структуре таких сигналов касаются особенностей спектра частотного заполнения и характеристик частотной модуляции. Частотно-временные параметры сигналов этого типа приведены в табл.5.2.

Эта таблица нуждается в комментариях, без которых представления о видоспецифичности простых тональных сигналов останутся неполными. У двух видов — черношейного и тундрового лебедей — эти сигналы чрезвычайно стереотипны. В частности, вариации по длительности такого сигнала у первого вида и сигнала «ау» у второго сопоставимы с погрешностями при звукозаписи и при анализе сигналов. В противоположность этому, у черного лебедя, трубача и, особенно, у кликуна длительность простых сигналов может варьировать континуально в очень широких пределах.

Таблица 5.2.

Основные частотно-временные характеристики простых тоновых сигналов лебедей

Вид	n	Длительность посылок, мс (размах вариаций и медиана)	Диапазон нарастания несущей частоты, кГц	Диапазон падения несущей частоты, кГц	Интенсивность частотной модуляции	Спектр заполнения, кГц	Зоны максимальной концентрации энергии (римские цифры - номера гармоник)	Зоны концентрации энергии (частоты, кГц, минимум и максимум)
1	***2***	***3***	***4***	***5***	***6***	***7***	***8***	***9***
C. melanocoryphus								
	27	120 – 150 130	1.1 – 2.1	2.1 – 1.2	+++	1.1 – 6.4	НЧ*, I	1.1 – 2.1 3.1 – 4.3
C. atratus								
стандартный вариант	15	60 – 140 90	0.8 – 0.8	0.8 – 0.8	(+)	0.8 – 7.0	НЧ, III, IV, V	0.8 3.5 – 5.1
модифицированный вариант	30	70 – 170 100	1.1 – 1.2	1.2 – 1.0	+	1.0 – 7.3	НЧ, I, II, III	1.0 – 4.8
C. olor								
первый фрагмент	18	90 – 220 155	0.5 – 1.0	–	+++	min 1.5 max 4.2 – 5.4	I, II и/или III.	0.5 1.5 – 2.7
второй фрагмент	18	160 – 420 355	–	1.5 – 0.8	++ или отсутствует		НЧ, I	1.5 1.6 –3.5
суммарно по конкретным сигналам	18	380 – 540 485						

Таблица 5.2. (*продолжение*)

1	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*	*7*	*8*	*9*
C. cygnus								
преобладающий сигнал	22	40 – 170 120	0.7 – 0.8	0.8 – 0.7	(+)	0.7 – 7.6	НЧ, I, IV, VI	0.7 – 1.6 3.3 – 5.3
менее употребительный сигнал	6	70 – 100 90	0.8 – 1.0	1.0 – 0.9	+	0.8 – 7.0	I, III	1.9, 3.6
C. columbianus								
сигнал 1 (“ау”)	20	150 – 190 175	0.5 – 0.8	0.8 – 0.5	++	0.5 – 5.6	НЧ, I, III	0.5 – 1.6 2.8 – 3.2
сигнал 2 (“стон”)	38	150 – 480 380	0.5 – 0.5	0.5 – 0.5	отсутствует	0.5 – 3.0	НЧ	0.5 – 0.6
C. buccinator								
	36	90 – 240 130	0.4 – 0.4	0.4 – 0.4	отсутствует	0.4 – 5.8	I, X, XI, XII	0.8 4.5 – 5.3

+++ — частотная модуляция интенсивная; ++ — то же, умеренная; + — то же, слабая; (+) — то же, присутствует не всегда

НЧ — Несущая (основная) частота

Для кликуна размах вариаций длительности простого сигнала, преобладающего в выборках (позиция *д* на рис. 5.1), показана в пределах от 40 до 150 мс. Однако сигналы с идентичной структурой спектра могут достигать длительности вдвое большей по сравнению с максимальным из этих значений (320 мс). Такого рода посылки имеют существенно иное звучание и формально могут рассматриваться как сигналы другого типа, отличные от представленных в табл. 5.2. То же можно сказать относительно вариаций другого простого сигнала кликуна (рис. 5.1, позиция $д_1$). Здесь длительность звуков может меняться как за счет начальной части сигнала, несущая частотой которого составляет 0.8 кГц, так и в результате удлинения его концевой части (несущая частота 0.4 кгц). Длительность этой терминальной части может изменяться почти в 4 раза — от 60 до 230 мс. Некоторые примеры подобных вариаций будут рассмотрены ниже, при описании всей системы вокализации кликуна.

Как можно заключить из табл. 5.2, у шипуна простой тоновый сигнал подвержен значительной изменчивости. В данном случае это ка-

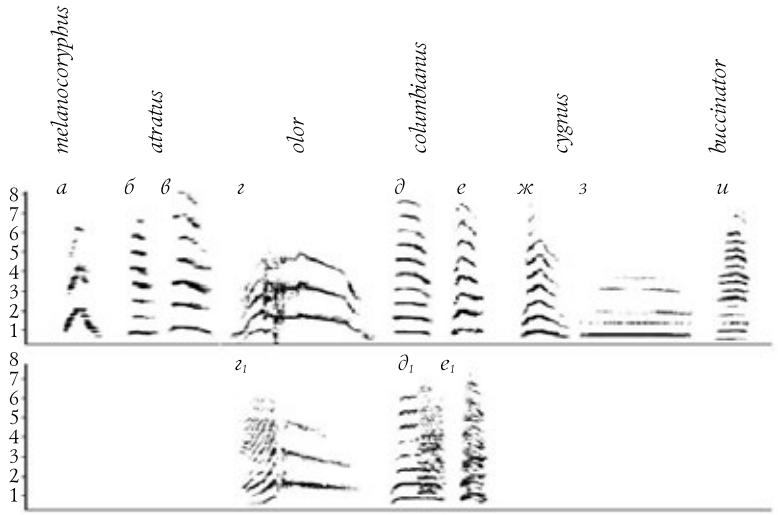


Рис. 5.1. Простые тоновые сигналы лебедей с гармоническим спектром заполнения. Буквами с нижним индексом показаны варианты сигналов, изображенных в верхнем ряду.

сается не только длительности сигнала, но и его спектральной структуры (см. рис. 5.1, позиции *г* и $г_1$).

Простые сигналы иной природы. Помимо описанных выше тоновых сигналов в репертуаре четырех из пяти видов лебедей Старого Света имеется шумовой звук, именуемый «шипением». Функционально это сигнал реакции на хищника. У шипуна он зарегистрирован, в частности, в ответ на появление на берегу водоема собаки. Тундровые лебеди издавали шипение во время их кольцевания. Для кликуна этот звук характерен в ситуациях крайней опасности (Cramp, 1980). Только у черного лебедя шипение отмечено во время социальных взаимодействий между подрастающими птенцами. У нас нет данных относительно присутствия или отсутствия шипения в репертуарах трубача и черношейного лебедя.

Иные простые сигналы, также не обладающие гармоническим спектром, присутствуют в репертуарах лишь двух видов: черношейного лебедя и шипуна. Они интересны тем, что не имеют очевидных гомологов в репертуарах прочих 4 видов. У черношейного лебедя это широкополосный сигнал «сопение», у шипуна — импульсный сигнал «хрюканье», звучащий как сухое тремоло. Частотно-временные характеристики всех этих сигналов приведены в табл. 5.3.

Таблица 5.3.

Основные характеристики простых сигналов лебедей (негармонический спектр)

ВИД	n	Длительность* (мс)	Количество импульсов*	Период следования импульсов (мс)	Спектр заполнения (кГц)	Зоны концентрации энергии (кГц)
C. melanocoryphus						
«сопение»	2**	100	–	–	2.0 – 9.0	6.0 – 8.0
C. atratus						
шипение	1***	660	–	–	0.5 – 8.0	3.1 – 3.9
C. olor						
шипение	1***	900	–	–	0.5 – 6.8	0.5 4.4 – 4.7
«рычание»	9	100 – 390 290	5 – 16 14	15	0.2 – 5.0	0.2 – 0.6 1.8 – 2.1
C. columbianus						
шипение	15	1790 –3200 2465	–	–	0.4 – 6.4	2.2 – 2.7

* Приведены размах вариации и медиана

** Сигнал обычный в брачный сезон, но очень тихий и тем труден для качественной записи

*** Сигналы редко воспроизводимые

Составные сигналы. К сигналам этой категории мы относим акустические конструкции, в которых составляющие их звуки объединяются встык, без разделяющей их паузы. Эти компоненты могут быть представлены простыми сигналами первого уровня (шипун) либо, помимо них, также звуками, которые никогда не используются сами по себе (черношейный лебедь).

Как следует из сказанного выше, в репертуаре шипуна присутствуют три простых сигнала — тоновый, импульсный («хрюканье») и шипение (табл. 5.2). Первые два из них, комбинируясь в разных сочетаниях, используются для построения составных сигналов (рис. 5.2*А*). Данные о структуре этих звуков и о количественном соотношении в частоте их использования будут приведены в разделе, посвященном описанию акустического поведения данного вида.

На рис. 5.2 и в табл. 5.4 показаны также варианты весьма своеобразного составного сигнала из репертуара черношейного лебедя. В нем к

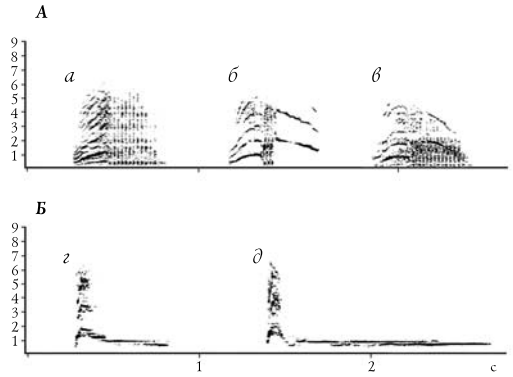


Рис. 5.2. Варианты составных сигналов шипуна (*А*) и черношейного лебедя (*Б*).

простому частотно-модулированному сигналу (рис. 5.1*а*) добавляются без пауз от одной до 2–3 низкочастотных посылок, лишенных частотной модуляции. Подобнее об этих сигналах сказано в разделе, посвященном анализу репертуара черношейного лебедя.

Таблица 5.4.

Частотно-временные параметры составного сигнала черношейного лебедя

Фрагмент	*n*	Длительность, мс*	Диапазон нарастания несущей частоты, кГц	Диапазон падения несущей частоты, кГц	Спектр заполнения, кГц	Зоны максимальной концентрации энергии (НЧ, гармоники)	Зоны Концентрации энергии (частоты, кГц
Первый	15	80–240 100	1.1 – 2.1	2.1 – 1.2	1.1 – 6.4	НЧ, I	1.1 – 2.1 3.1– 4.3
Второй	15	150–690 220	нет	нет	0.9	НЧ	0.9
Третий	12	90 –640 220	нет	нет	0.6 – 0.7	НЧ	0.6 – 0.7
Сигнал в целом	15	270– 930 590					

* Показаны размах вариаций и медиана
НЧ — несущая частота

Описанные составные сигналы из акустических репертуаров черношейного лебедя и шипуна можно с определенной долей условности назвать жестко организованными, поскольку они строятся как бы по заранее заданному шаблону. Значительно большую вариативность допускают составные сигналы иного типа, присутствующие в системах вокализации кликуна и тундрового лебедя.

В частности, у первого из этих видов такие составные сигналы могут быть как гетеро-, так и гомотипическими. Первые подаются обычно в форме отдельных «выкриков», наряду с одиночными простыми сигналами. Эти выкрики построены, по сути дела, на основе простых сигналов, которые в составе таких конструкций модифицированы в большей или меньшей степени (рис. 5.3*А*).

Типичный способ воспроизведения гомотипических составных сигналов у кликуна состоит в следующем. Сначала птица подает стандартный простой сигнал, который при повторении удлиняется, после чего следует плотная пачка звуков того же характера, не разделенных паузами и слагающихся в своего рода тремоло (показан стрелкой на рис. 5.3*Б*).

Аналогичный способ конструирования составных сигналов наблюдается и у тундрового лебедя. У этого вида, однако, пульсы внутри пачек, подобных описанным для кликуна, обычно заметно разнятся по своим частотно-временным характеристикам (рис. 5.4*д*). Это обстоятельство является следствием того, что для вокализации тундрового лебедя, в отличие от таковой кликуна, вообще характерна резко выраженная частотная модуляция.

Построение составных сигналов путем объединения простейших базовых элементов «встык» имеет место также у трубача, где пере-

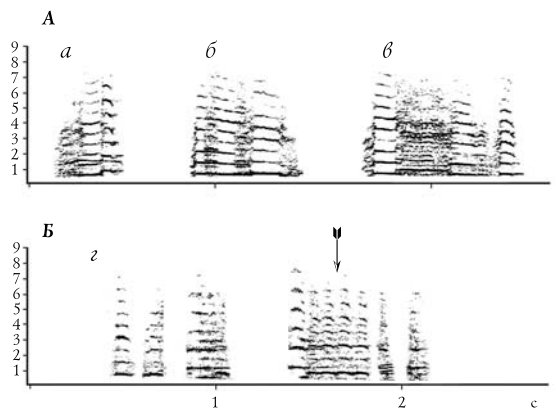


Рис. 5.3. Варианты составных сигналов кликуна типа «выкриков» (*А*) и способ конструирования составного сигнала (показан стрелкой) в «песне» (*Бг*).

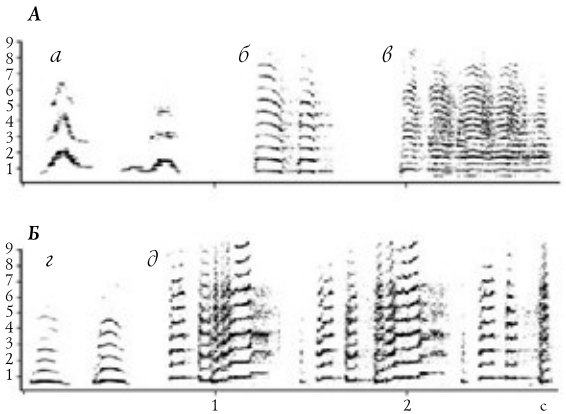


Рис. 5.4. Гомотипические (*А*) и гетеротипические (*Б*) составные сигналы. У черношейного лебедя (*а*), кликуна (*б*) и трубача (*в*) простой тоновый сигнал дублируется почти без изменений. У тундрового лебедя простой тоновый сигнал (*г*) сильно модифицируется, когда объединяется в конструкции типа составного сигнала (*д*).

ход от единичной посылки к гомотипической пачке пульсов того же характера оказывается наиболее стандартной вокальной операцией (см. рис. 4*в*).

Компактные конструкции, основанные на дублировании простых сигналов. Простейший вариант данной категории сигналов — это цепочка из двух однотипных посылок, разделенных интервалом, который сопоставим с длительностью каждой из них. Естественно ожидать, что в качестве самих посылок чаще всего выступает видоспецифический простой сигнал.

Оказалось, однако, что эта элементарная операция единовременного дублирования простого сигнала используется в акустических системах всего лишь трех видов лебедей, а именно, черношейного, кликуна и трубача (рис. 4*А*). При этом у кликуна наблюдается тенденция к слиянию последовательных посылок, то есть к перерастанию пачки таких дублируемых сигналов в составной сигнал, лишенный разделительных пауз (см. предыдущий раздел). Еще в большей степени эта тенденция выражена у трубача, у которого одновременно с исчезновением интервалов между посылками обычно происходит увеличение их числа с двух до четырех–пяти (рис. 4*Ав*).

У трех других видов (шипуна, черного и тундрового лебедей) повторение простого сигнала в его стандартной форме возможно лишь после паузы, протяженность которой существенно превышает длительность самого звука. Среди этих трех видов только в лексиконе тундрового лебедя присутствуют конструкции, внешне напоминающие гомотипический комбинированный сигнал (рис. 4*д*). Однако, во-первых, эти конструкции всегда объединены в серии, именуемые

нами «воркованием». И, во-вторых, посылки, из которых слагаются эти комбинированные сигналы, значительно короче (по крайней мере вдвое) простого сигнала «ау» и имеют принципиально иные характеристики частотной модуляции (сравни позиции *г* и *д* на рис. 4*Б*).

До сих пор речь шла о дублировании однотипных звуков (сигналы гомотипического характера). Компактные гетеротипические сигналы обнаружены в лексиконах двух видов — кликуна и тундрового лебедя. Эти сигналы, звучащие как тихое «ку-ку», безошибочно опознаются на слух, хотя и весьма изменчивы по своим структурным характеристикам. У обоих видов они состоят, как правило, из двух посылок, разделенных короткой паузой, которая существенно варьирует по длительности. Однако в наших фонограммах присутствуют также сигналы, включающие в себя 3 посылки (реже — 4 или 5). В гетеротипических вариантах этого сигнала первый фрагмент представлен звуком с широким заполнением спектра («звонким»), а второй — низкочастотным («глухим»). В других случаях сигнал может состоять только из звонких звуков либо только из глухих. Например, в одноразовой записи вокализации особи американского подвида тундрового лебедя (*C. c. columbianus*) эти три варианта сигналов представлены в соотношении 7:11: 8.

Более подробно принципиальное сходство этих сигналов у кликуна и тундрового лебедя, а также межвидовые различия в характере данных звуков мы обсудим в разделах, посвященных акустическому поведению этих видов.

Серии. Напомним, что в нашей классификации серии определены как цепочки звуков, следующих с регулярными интервалами малой длительности. По признаку продолжительности пауз серии можно подразделить на «рыхлые» и «компактные». В вокализации черношейного, черного лебедей и шипуна присутствуют лишь серии первого типа, в которых продолжительность пауз существенно превышает длительность разделяемых ими звуков (в 2.3—8.6 раз). Важно и то, что такого рода конструкции чрезвычайно редки в вокализации черношейного лебедя и шипуна. Что касается черного лебедя, то у него этот вариант вокализации сопровождает, в форме дуэтов, эпизодические парные демонстрации, направленные, очевидно, на поддержание единства семейной пары.

Истинные, компактные серии представляют собой весьма значимый компонент вокализации у трех «северных» видов — трубача, кликуна и тундрового лебедя. У этих видов парные взаимодействия половых партнеров, именуемые нами дуэтами, резко отличаются от функционально близких им демонстраций трех других видов. Своеобразие

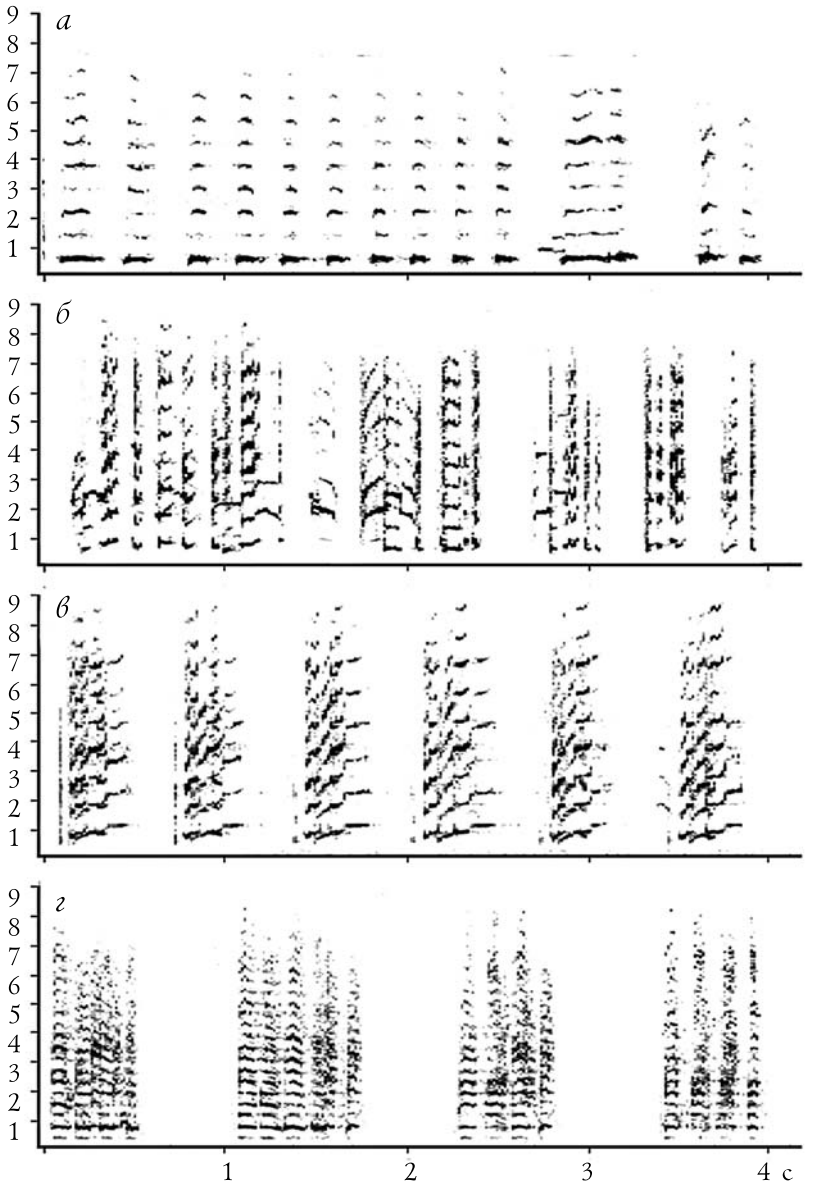


Рис. 5.5. Примеры серий в вокализации кликуна (*а*), тундрового лебедя («воркование», *б*; «дуэт», *в*) и трубача (*г*).

моторного компонента дуэтов у северных видов состоит в ритмично организованных движения крыльев и головы (подробнее см. разделы 2.2 и в главе 3: *Сигналы, генерируемые движениями крыльев*). Каждый цикл этих движений сопровождается звуковым сигналом. Таким образом, именно характер моторики данных демонстраций определяет ритмический характер их вокального аккомпанемента. Подчеркнем, что число звуковых посылок в серии может широко варьировать в зависимости от уровня активации особи в данный момент. При высоком ее уровне каждый партнер может дублировать подаваемые им звуки до 25 раз. В этом отношении протяженные во времени компактные серии северных видов резко отличаются от коротких рыхлых серий черного лебедя и шипуна, воспроизводимых ими в контексте парных взаимодействий. Примеры ритмической организации интересующих нас компактных серий приведены на рис. 5.5.

У северных видов лебедей серии ритмично следующих друг за другом однотипных звуков выступают в ряде случаев в качестве более или менее согласованных дуэтов. Поскольку длительность самих звуков примерно равна длительности пауз между ними, для каждого из партнеров открывается возможность попадания издаваемого им звука во временной промежуток между звуковыми посылками другого. Этот принцип антифональности используется в дуэтах кликуна и тундрового лебедя. Что касается аналогичных по функции дуэтов трубача, то ее следует отнести к полифональному типу, поскольку птицы воспроизводят свои партии одновременно. Подробнее эти согласованные формы вокализации мы рассмотрим при описании репертуаров означенных видов.

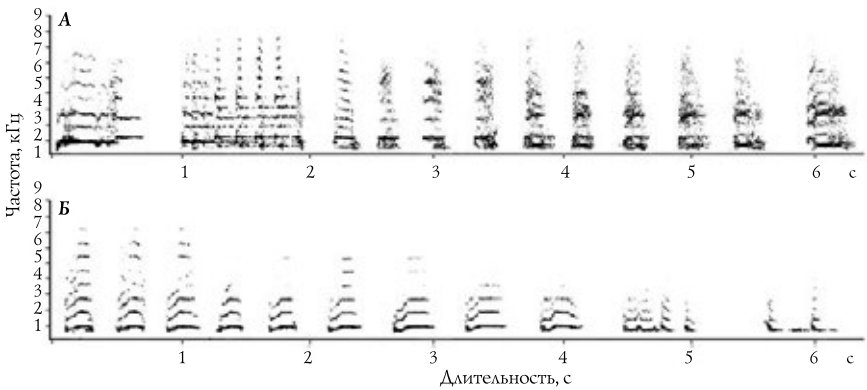


Рис. 5.6. Примеры ансамблей в вокализации кликуна (*А*) и тундрового лебедя (*Б*). В позиции *А* переход «песни» в серию «хриплых криков». В позиции Б преобразование посткопуляционных криков самца в серию «воркование».

Ансамбли. К этому типу звуковых рядов мы относим такие, в которых наблюдается мгновенный переход между сложно структурированными звуками одного типа и последовательностями сигналов иного звучания. При таком переходе могут резко либо плавно меняться длительности отдельных посылок, их спектральные характеристики и интенсивность частотной модуляции. Пауза между сменяющими друг друга конструкциями сопоставима с паузами между звуками внутри каждой из них. Ансамбли присущи акустическим системам сигнализации всего лишь двух видов лебедей — кликуна и тундрового, в вокализации которых максимально развита способность к вокальной импровизации. Функционально ансамбли приурочены к моментам резкого перепада мотивационных состояний. Примером может служить поведение половых партнеров сразу по окончании садки, когда серии посткопуляционных сигналов сменяются иными последовательностями звуков («хриплыми» у кликуна и «воркованием» у тундрового лебедя). Два примера ансамблей показаны на рис. 5.6.

5.2. Видоспецифические репертуары звуков и ситуационная приуроченность сигналов разных структурных типов

Акустические системы изученных видов лебедей заметно различаются по общему разнообразию, степени структурной сложности и по характеру использования сигналов разных типов в коммуникативном процессе. В этом разделе мы остановимся на видоспецифических особенностях вокализации, касающихся всех трех названных ее аспектов. Поскольку частотный дапазон сигналов всех типов у каждого данного вида определяется, в целом, спектральными характеристиками базовых звуков (табл. 5.2, рис. 5.1), в тексте данного раздела мы не будем останавливаться на рассмотрении этих параметров. Схематическое представление спектральных характеристик приведено на сонограммах сигналов, формирующих репертуары всех исследованных видов.

Черношейный лебедь. Базовый акустический репертуар этого вида включает в себя 4 типа звуков. Наиболее часто приходится слышать простой тоновый сигнал (рис. 5.1*а*), который в высшей степени стереотипен. От базовых тоновых элементов всех прочих видов он отличается наиболее выраженной частотной модуляцией и концентрацией энергии в области несущей частоты и первой гармоники. Звучит этот сигнал сравнительно тихо и представляется малоэффективным для дальней дистантной связи.

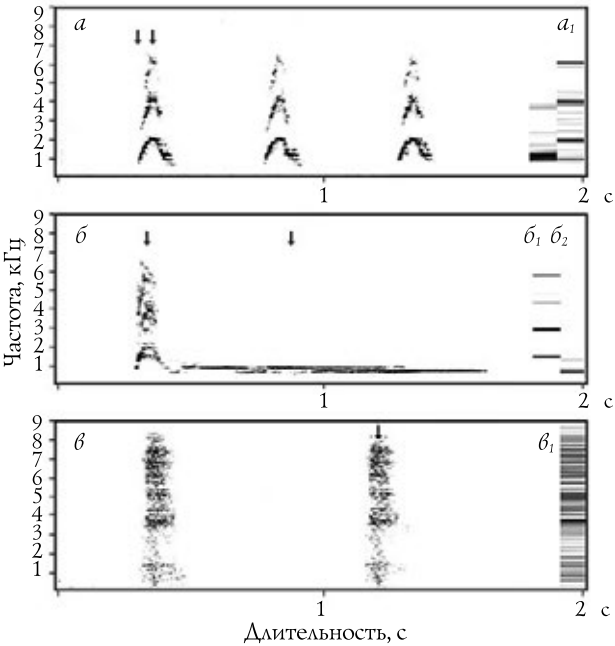


Рис. 5.7. Репертуар акустических сигналов черношейного лебедя: фрагмент рыхлой серии простых тоновых сигналов (*а*), составного сигнала «пик-ууу» (*б*) и сигнала «сопение» (*в*). Стрелками показаны точки взятия срезов спектральной структуры (правая часть сонограмм, обозначения буквами с нижним индексом). Справа — распределение частот.

В еще большей степени это относится к тихому широкополосному сигналу «сопение» (рис. 5.7*в*), который можно услышать лишь с расстояния в несколько метров. Его частотно-временные характеристики приведены в табл. 5.4. Звуки третьего типа, названные нами «кудахтаньем», вообще едва слышны. Эти сигналы длительностью около 30 мс подаются по два—три кряду, с паузами длительностью 200—260 мс. Область частотного заполнения сигнала 1,2—1 6. Гц. Важно заметить, что оба эти звука не имеют сколько-нибудь очевидных гомологов в репертуарах прочих видов лебедей.

Уникален для вокализации этого вида также четвертый тип звуков — низкочастотное «ууу». Этот звук не употребляется в качестве самостоятельного сигнала, но лишь в сочетании с простым тоновым сигналом, за которым интересующее нас гудение следует без паузы в однократном либо дублируемом исполнении (см. рис. 5.2*Б*, 5.7*б* и табл. 5.4). Максимальное число повторов этого звука, лишенного частотной модуляции, обычно не превышает трех. При чередовании таких посылок несущая частота каждой последующей понижается на 0.2—0.3 кГц. Как видно из сонограмм, окончание предыдущей посылки может перекрываться с началом следующей.

Только что описанный составной сигнал являет собой, по сути дела, вершину потенций данного вида к комбинированию исходных звуков в

более сложные акустические конструкции. Все прочие варианты комбинаторики сводятся к простому дублированию базовых элементов, будь то простой тоновый сигнал, звуки «сопение» или «кудахтанье». Первый может повторяться, формируя плотные пачки из двух—трех (редко четырех) посылок. Существенно то, что высокая стереотипность этого звука сохраняется не только при подобном их дублировании, но и в тех случаях, когда он оказывается начальным элементом составного сигнала «пик-ууу». Звуки «кудахтанье» подаются, как мы уже видели, в виде рыхлых серий. Отдельные посылки сигнала «сопение» всегда разделены продолжительными паузами. В виде рыхлых серий воспроизводятся и весьма своеобразные составные сигналы черношейного лебедя.

Лишь однажды за все годы наблюдений удалось услышать и записать серии простых базовых сигналов у одиночной особи черношейного лебедя. На протяжении 6 мин были зафиксированы 17 актов вокализации с интервалами между ними от 4 до 91 с (*Me* = 16 с). Последовательности включали в себя от 1 до 15 звуковых посылок (ср. 5,2, σ = 5.3, *cv* 101.9%), разделенных паузами длительностью 370—610 мс (*Me* = 440 мс, *cv* = 15.1%). Можно видеть, что паузы между посылками, длительность которых стандартна (около 160 мс), превышают длительность самих звуков в 2.3—3.8 раз.

Простой тоновый сигнал подается одновременно с характерным для данного вида приподниманием головы. Характер его использования не обнаруживает ни малейшей ситуационной специфичности. Его издают оба члена пары при совместном плавании и, как правило, не синхронно. В начале брачного сезона в подобных ситуациях эти звуки нерегулярно чередуются с одиночными посылками «сопения». Простой тоновый сигнал время от времени издает самец, находящийся около гнезда с сидящей на нем самкой. В этой ситуации наряду с одиночными посылками особенно часто воспроизводятся пачки из двух—трех дублированных звуков.

Отдельные тоновые сигналы либо их пачки нередко можно слышать и от одиночных птиц. Один раз довольно длинная последовательность этих звуков отмечена у самца во время интенсивного купания, последовавшего за копуляцией. Заметим мимоходом, что вокализация во время купания отмечена только у этого вида. Рыхлые серии, о которых речь шла выше, воспроизводились одиночной птицей, лежавшей на льду (23 января 2005 г.).

Создается впечатление, что разнообразие вокализации возрастает ранней весной. Именно в марте получены записи составного сигнала «пик-ууу». Его издавали самец и, реже, самка, плавая в полынье со своими отпрысками прошлого года рождения. Рыхлые звуковые ряды, состоящие из сигналов «сопение» и «кудахтанье», воспроизводились обоими членами пары при постройке гнезда.

Подводя итог описанию акустического поведения черношейного лебедя, можно сказать, что оно с трудом поддается сопоставлениям с системами вокализации прочих видов лебедей. Три из четырех базовых акустических элементов не имеют очевидных гомологов в репертуарах прочих представителей подсемейства. Существенно и то, что, в отличие от черного лебедя и трех северных видов, вокализация полностью отсутствует непосредственно после копуляции. Что касается общего уровня акустической активности, то она в предгнездовой и гнездовой сезоны относительно высока.

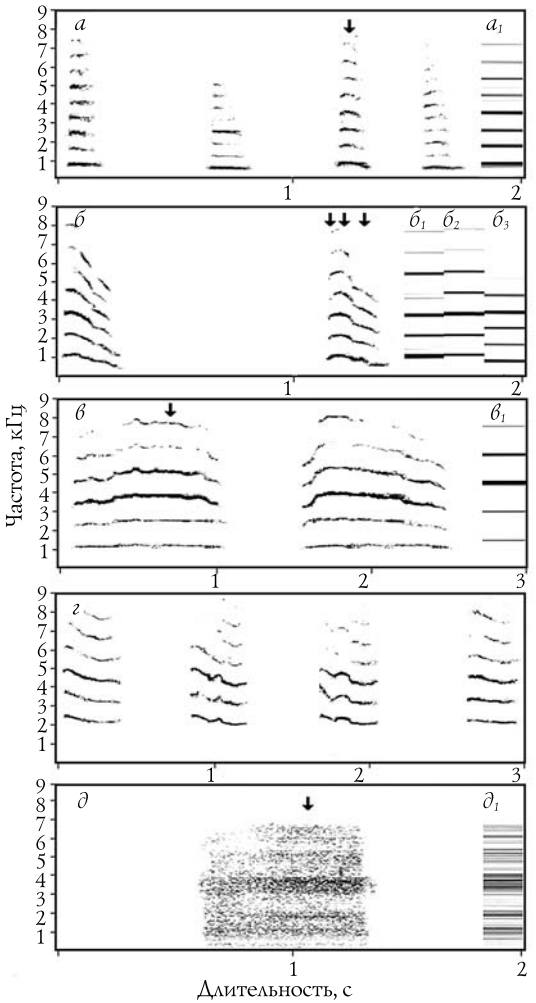


Рис. 5.8. Репертуар акустических сигналов черного лебедя: варианты простых тоновых сигналов (*а*), их модифицированная версия в дуэтной вокализации (*б*), сигнал тревоги (*в*), серия посткопуляционных криков (*г*), шипение (*д*). Сонограммы в позициях *в* и *г* даны с меньшим временным разрешением. Справа стрелками показаны точки взятия срезов спектральной структуры.

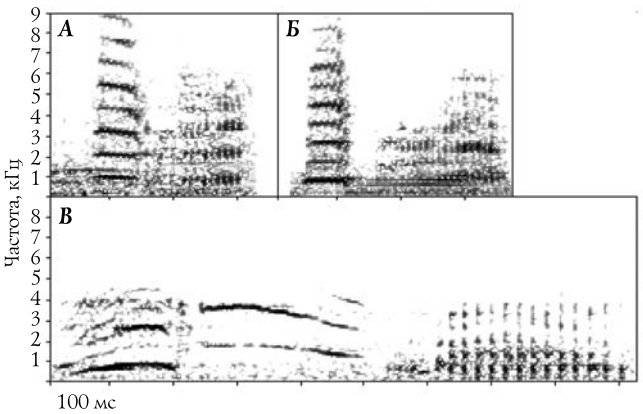


Рис. 5.9. Гомологичные составные сигналы черного лебедя *Cygnus atratus* (А) и шипуна *C. olor* (В).

Черный лебедь. В отличие от предыдущего вида, почти весь репертуар черного лебедя построен из звуков с единой структурой спектра. Основа акустической продукции представлена модификациями простого тонового сигнала. Изменчивости подвержены только длительность сигналов и характеристики частотной модуляции. Оба эти параметра изменяются параллельно. В ситуациях, где можно предполагать повышение эмоциональной напряженности особи, простой тоновый сигнал удлиняется, а амплитудная модуляция возрастает (рис. 5.8*б*, *г*). Исключением оказываются два звука иной природы: «рычание» и шипение (рис. 5.8*д*). Первый из них — это импульсный низкочастотный звук, явно гомологичный сигналу шипуна, изображенному на рис. 5.9*в*. Он может подаваться в качестве отдельной посылки либо следует почти без паузы за одиночным коротким тоновым звуком того типа, который наиболее употребителен у черного лебедя. Как мы увидим ниже, здесь наблюдается полная параллель с характерным составным сигналом шипуна. Различие состоит лишь в том, что оба компонента такого составного сигнала у черного лебедя в 2—4 раза короче, чем у шипуна (рис. 5.9).

Мы наблюдали это при эпизодических взаимодействиях, которые сопровождаются дуэтной вокализацией («церемония триумфа» в работе: Kraaijeveld, Mulder, 2002). Взаимодействие сводится к нескольким резким движениям приподнимания клюва, воспроизводимым последовательно (но не вполне синхронно) самцом и самкой. При каждом таком движении особь издает звонкий крик с понижением тона к концу сигнала (рис. 5.8*б*). Партия каждого участника взаимодействия состоит обычно не более чем из 5 посылок, объединенных в рыхлые серии. Продолжительность пауз варьирует от 670 до 1120 мс

(*Me* = 860 мс), превышая длительность самих звуков (70–250 мс, *Me* = 100 мс) в среднем в 8.6 раз.

Серии более протяжных звуков того же характера, воспроизводимых одновременно обоими партнерами, сопровождают окончание копуляции (рис. 5.8*г*). В этих последовательностях звуков длительность посылок выше, нежели при дуэтной вокализации (210–450 мс, *Me* = 300 мс), а паузы короче (600–770 мс, *Me* = 640 мс). Аналогичным образом, хотя и в большей степени, менялось соотношение длительностей звуков и пауз в трех случаях реакции самца черного лебедя на приближение к его гнезду агрессивно настроенного самца шипуна. Эти вокализации слагались в двух случаях из двух посылок (рис. 5.8*г*) и в одном — из трех. Длительность звуков варьировала от 880 до 1070 (*Me* = 960 мс), а пауз между ними — от 430 до 1860 мс (*Me* = 595 мс).

Сказанное свидетельствует о том, что черный лебедь, хотя и обладает способностью к объединению базовых акустических элементов в компактные составные сигналы, пользуются этим приемом достаточно редко. Говоря об общих особенностях акустического поведения данного вида, стоит заметить, что эти лебеди вообще довольно молчаливы.

Шипун. Как можно видеть из рис. 5.10, базовые элементы акустического репертуара шипуна представлены тремя простыми сигналами — тоновым (табл. 5.2), импульсным («рычание») и шумовым (шипение) (см. табл. 5.3). Первые два из них могут объединяться друг с другом в двух разных сочетаниях. Именно, «рычание» либо следует без паузы за первым фрагментом тонового сигнала (рис. 5.10*в*), либо оказывается вставленным между его первым и вторым фрагментами (рис. 5.10*г*).

Количество импульсов в простом сигнале «рычание» варьирует от пяти до 16, *Me* = 14 (табл. 5.3). В составных сигналах, где этот звук занимает терминальную позицию, эти значения несколько увеличиваются: размах варьирования составляет здесь 11–19 (*Me* = 15). Напротив, в сигналах, в которых тот же импульсный звук располагается между двумя тоновыми, число импульсов резко сокращается — до 1...7 (*Me* = 2.5). Лишь изредка их количество достигает 10–14, но в этих случаях локализация звуков на сонограмме такова, что создается впечатление синхронной работы двух разных акустических генераторов: один воспроизводит тоновый звук, другой — импульсный.

Некоторое представление о количественных соотношениях в частоте использования названных вариантов можно получить,

проанализировав их представительство в одноразовой записи (74 сигнала) вокализации стаи шипунов, состоявшей из 29 молодых особей разного пола (зоопитомник Московского зоопарка — табл. 5.5).

Таблица 5.5.

Соотношение в используемости простых и составных сигналов у шипуна *Cygnus olor*

Тип звука	*n*	%
Тоновый сигнал (оба фрагмента)	18	24.3
Тоновый сигнал (только первый фрагмент)	1	1.4
Тоновый сигнал (только второй фрагмент)	1	1.4
Импульсный сигнал «хрюканье»	9	12.1
Первый фрагмент тонового сигнала + импульсный сигнал	18	24.3
Импульсный сигнал между первым и вторым фрагментами тонового	27	36.5
Всего	74	100

Простой сигнал «рычание» нередко можно слышать во время брачных демонстраций, предшествующих копуляции, и в парных взаимодействиях, которые функционально соответствуют дуэтам у северных видов лебедей. Этот сигнал подается синхронно с характерным приподниманием клюва. Составной сигнал с терминальным положением данного звука используется в ситуациях тревоги (рис. 5.10*б*). Впрочем, приведенные выше данные свидетельствуют о том, что все описанные варианты могут присутствовать в одном сеансе вокализации особи, так или иначе чередуясь друг с другом, что указывает на отсутствие сколько-нибудь строгой их ситуационной специфичности. О том же говорит воспроизведение этих сигналов в отсутствие очевидного социального контекста (например, во время чистки оперения одиночной птицей).

Как и у черного лебедя, объединение звуков в серии — явление чрезвычайно редкое у шипуна. Достаточно плотная последовательность простых тоновых сигналов отмечена только один раз (реакция одиночной особи на собаку). Минимальная протяженность паузы в этой последовательности из 5 звуков составила 2580 мс (максимально 2920 мс, ср. 2815 мс). Таким образом, при средней длительности сигнала около 480 мс, протяженность пауз превышает длительность посылок в среднем в 5.8 раз.

Вообще говоря, шипун еще более молчалив, чем черный лебедь. В этом отношении показательно отсутствие вокализации по окончании акта копуляции. Молчаливость шипуна отражена, в частности, в английском народном названии птицы — mute swan, что значит «немой лебедь». Впрочем, как удалось установить во время наблюдений за большой стаей лебедей (о ней упоминалось выше), сигналы, включающие в себя тоновые звуки, оказались в высшей степени эффективным стимулятором акустической активности особей данного вида. Проигрывание магнитофонной записи видоспецифического сигнала

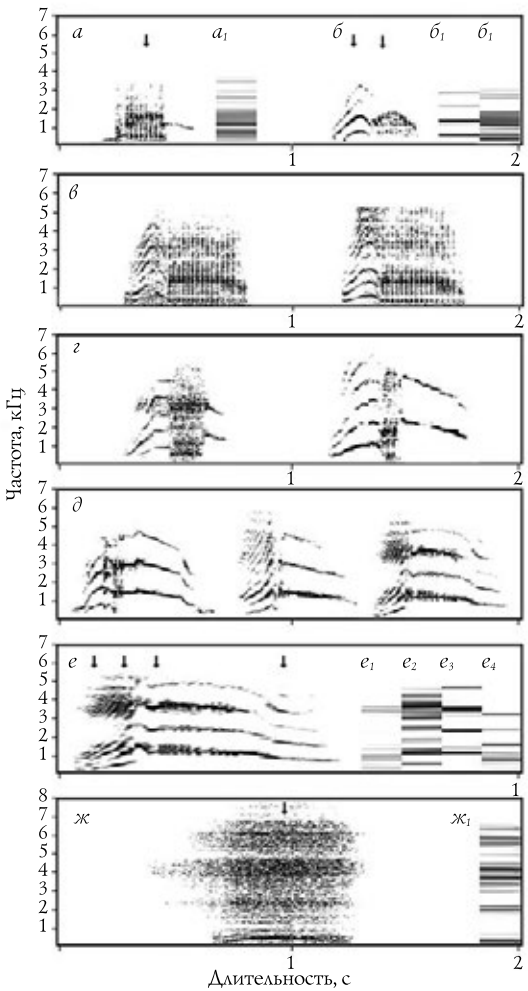


Рис. 5.10. Репертуар акустических сигналов шипуна: сигнал «рычание» (*а*), сигнал тревоги (*б*), составные сигналы (*в, г*), варианты тоновых сигналов (*д*), шипение (*ж*). Третий сигнал в позиции *д* показан с большим временным разрешением (*е*). Стрелками обозначены точки взятия срезов спектральной структуры.

мгновенно влекло за собой ответную вокализацию, распространявшуюся в стае по типу цепной реакции.

Кликун. Вокализация этого вида принципиально отличается от того, что мы видели у трех других, рассмотренных до сих пор. Кликуну свойственна весьма значительная вариативность буквально всех категорий акустических сигналов (простых, составных, серийных). Более того, способность комбинировать звуки в самых разных сочетаниях приводит к построению сложных конструкций, которые зачастую трудно отнести к той или иной из предложенных нами классификационных категорий.

Высокая способность к импровизации проявляется уже на уровне простых и составных сигналов, подаваемых особью спонтанно, вне какого-либо очевидного социального контекста. Примером может служить последовательность из 52 выкриков, записанных от одной самки кликуна на протяжении 3 мин 46 с. Этот звуковой ряд включал в себя 26 простых сигналов (рис. 5.1*д*, $д_1$), существенно варьировавших по длительности. Наряду с ними здесь присутствовали разнообразные варианты составных сигналов либо компактных комбинаций из 2–4 простых сигналов, в большей или меньшей степени модифицированных по длительности, значениям несущей частоты и характеристикам частотной модуляции. При попытке хотя бы грубо классифицировать звуки этой выборки мы насчитали в ней 17 типов

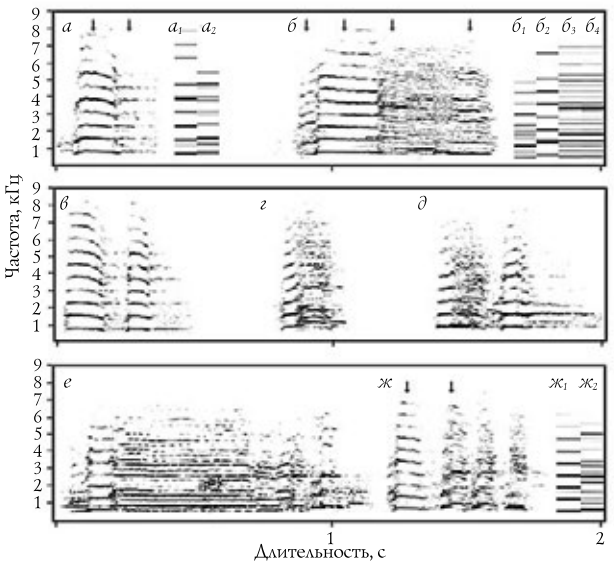


Рис. 5.11. Варианты звуков из репертуара кликуна, подаваемых в виде одиночных «выкриков» (*а*–*ж*). Все звуки принадлежат самке, находившейся в паре с гибридным лебедем (*C. cygnus* x *C. olor*). Стрелками показаны точки взятия срезов спектральной структуры.

звуков, из которых 7 не повторялись даже дважды. Некоторые из сигналов описанного звукового ряда приведены на рис. 5.3*А* и 5.11.

На рис 5.3*Б* показан один из вариантов сложно структурированного сигнала, который вполне уместно назвать «песней». Этот термин использован в сводке Крампа (Cramp, 1980), где им обозначаются звуковые сигналы самцов, пребывающих на своей гнездовой территории. При этом оговорено, что функция сигнала не ясна. Наши наблюдения за особью неизвестного пола, проведенные в начале гнездового сезона (31 марта – 7 апреля 2005 г.) в заповеднике Аскания-Нова, позволяют прояснить этот вопрос. В отличие от всех прочих птиц данного вида, находившихся в парах, этот лебедь пребывал в одиночестве. Он строго придерживался своего индивидуального участка, расположенного по соседству с территорией пары. Одиночка и пара большую часть времени находились в пределах взаимной видимости.

Поскольку одиночный лебедь находился явным образом в состоянии социальной депривации, его акустическая активность совершенно определенно имела характер саморекламирования, аналогичного весеннему пению воробьинообразных. Песни воспроизводились в циклическом режиме. Они группировались в кластеры, которые во время максимумов акустической активности отделялись друг от друга интервалами порядка 10–40 с. Кластеры включали в себя от 3 до 15 песен, разделенных интервалами длительностью 2.7–7.8 с (среднее значение по одному кластеру из 11 песен 4.2 с, *Me* =3.4 с).

В ходе наблюдений за этим лебедем были записаны 92 песни. Результат их анализа показал, что ни одна из них не повторяла в точности какую-либо другую. Вариации затрагивали все без исключения параметры: число посылок, их длительность, спектральный состав, характеристики частотной и амплитудной модуляции. За счет изменений в числе фрагментов существенно менялась и общая продолжительность песни (от 0.5 до 2.8 с, *Me* = 1.07 с, *n* = 22). При этом, однако, в разные дни птица могла придерживаться какого-либо одного «стиля пения». Последовательные песни подчинялись при этом некоему общему шаблону, но каждая следующая песня отличалась от предыдущей в частных деталях. Некоторые варианты песен показаны на рис. 5.12.

Все эти звуки воспроизводятся в характерной позе: сначала птица наклоняет голову, так что клюв почти касается груди, а затем вытянутая шея движется вперед и удерживается невысоко над поверхностью воды, под углом около 30^0. Важно подчеркнуть, что эта поза практически идентична таковой у тундрового лебедя в момент произнесения им серии «воркование». Нечто общее намечается также в звучании этой серии и тремоло в песне кликуна (терминальная часть песен, показанных на рис. 5.12 в позициях *г* и *д*).

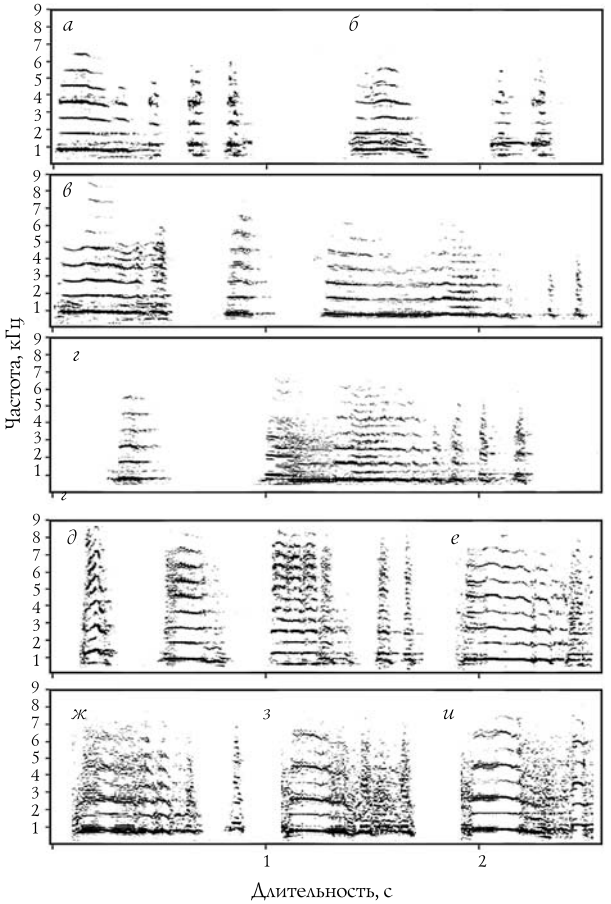


Рис. 5.12. Варианты «песен» одной и той же особи. В позициях *а*, *б*, *в* — три последовательные песни, записанные в один день (1 апреля 2005 г.); *г* — еще одна песня, записанная позже в тот же день; в позициях *д*—*и* песни с порядковыми номерами I, V, IX, XI и XII, записанные от той же птицы спустя двое суток (3 апреля).

Другой тип звуков, отмечавшихся у одиночного лебедя время от времени, представляет собой серию «хриплых» звуков, совмещающих в себе гармонические и шумовые составляющие. Каждая из этих серий состоит из 4—12 посылок (*Me* = 10.5, *n* = 10), первая из которых обычно обладает ярко выраженным гармоническим спектром. В последующих посылках спектр становится скорее шумовым, но может вновь возвратиться к гармоническому в терминальном звуке (рис. 5.13 *б*, *г*). Такие серии спонтанно воспроизводились птицей на острове, служившем центром ее территории. Лебедь издавал их синхронно с интенсивными взмахами крыльев. Эти наблюдения позволяют отнести описанные акции к комплексу территориального поведения — как еще одну форму саморекламирования. Более того, в одном случае аналогичное поведение мы наблюдали у одного из чле-

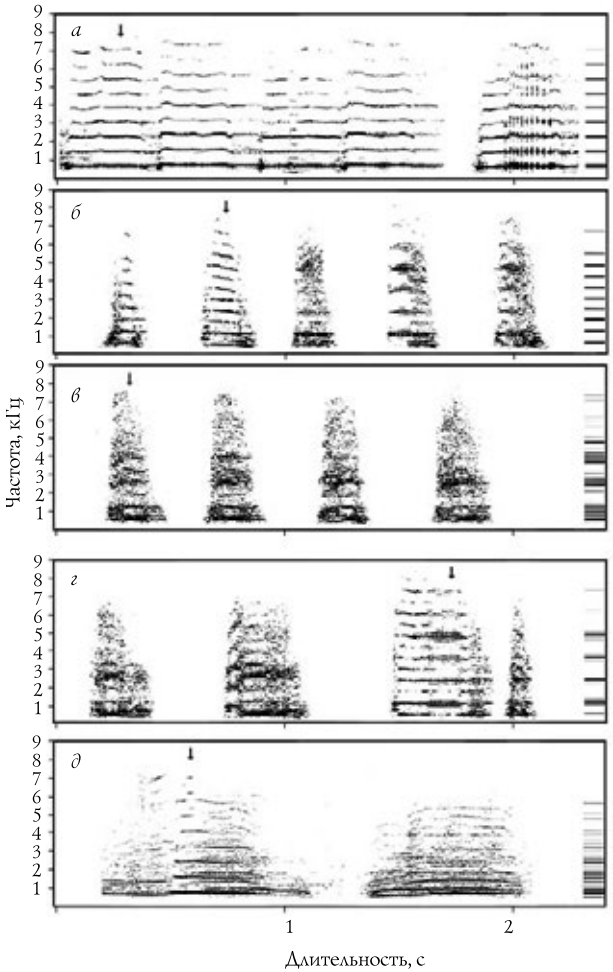


Рис. 5.13. Разные типы серийных звуков в вокализации кликуна: *а* — дуэт в церемонии триумфа. Вначале голоса партнеров следуют строго «через один». В пятом звуке их голоса звучат строго в унисон; *б—г* — серия «хриплых криков»; *д* — фрагмент серии посткопуляционных выкриков. Стрелками показаны точки взятия срезов спектральной структуры.

нов соседней брачной пары после изгнания им шипуна из района своего гнезда.

О том же говорит и тот факт, что в некоторых случаях эти серии хриплых звуков органически вплетались у одиночного лебедя в более сложные акустические ансамбли. Подобного рода конструкция могла начинаться с песни, за которой следовала серия хриплых звуков (рис. 5.6*а*), либо наоборот — песня следовала непосредственно за серией. Впрочем, звуки того же типа можно слышать и в совершенно иной ситуации, а именно в посткопуляционном поведении, где они сменяют собой серию протяжных криков самца, изображенных на рис. 5.13*д*.

Для кликунов характерна согласованная вокализация членов брачной пары. В повседневных ситуациях самец и самка обмениваются время от времени короткими «репликами» самого различного звучания. Это могут быть простые сигналы, всевозможные версии составных сигналов либо компактные комбинаций из двух—четырех простых сигналов, модифицированных по длительности и спектральному составу (разные варианты использования этих звуков в коротких дуэтах приведены на рис. 5.11). В Аскании-Нова, где две или три пары могли одновременно находится около кормушек, в качестве реакции одной из них на приближение другой мы наблюдали совместные демонстрации с вытянутой вперед шеей и с соответствующим звуковым сопровождением (см. выше).

Лишь у одной пары (соседней с одиночным кликуном), которая удерживала за собой единоличную территорию, мы зафиксировали

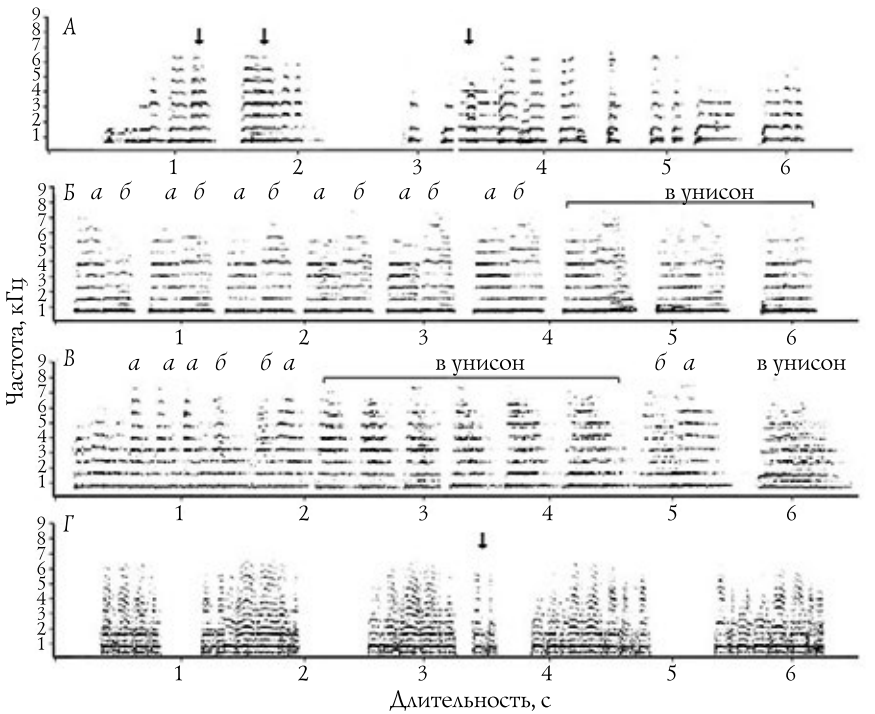


Рис. 5.14. Дуэтная вокализация кликуна (*А*—*В*) и трубача (*Г*). *А* — перекличка членов брачной пары. Совпадение голосов партнеров показано стрелками; *Б*, *В* — вокализация при церемонии триумфа. Звуки одного из партнеров обозначены буквой *а*, другого — *б*; *Г* — синхронная вокализация членов пары (объяснения в тексте).

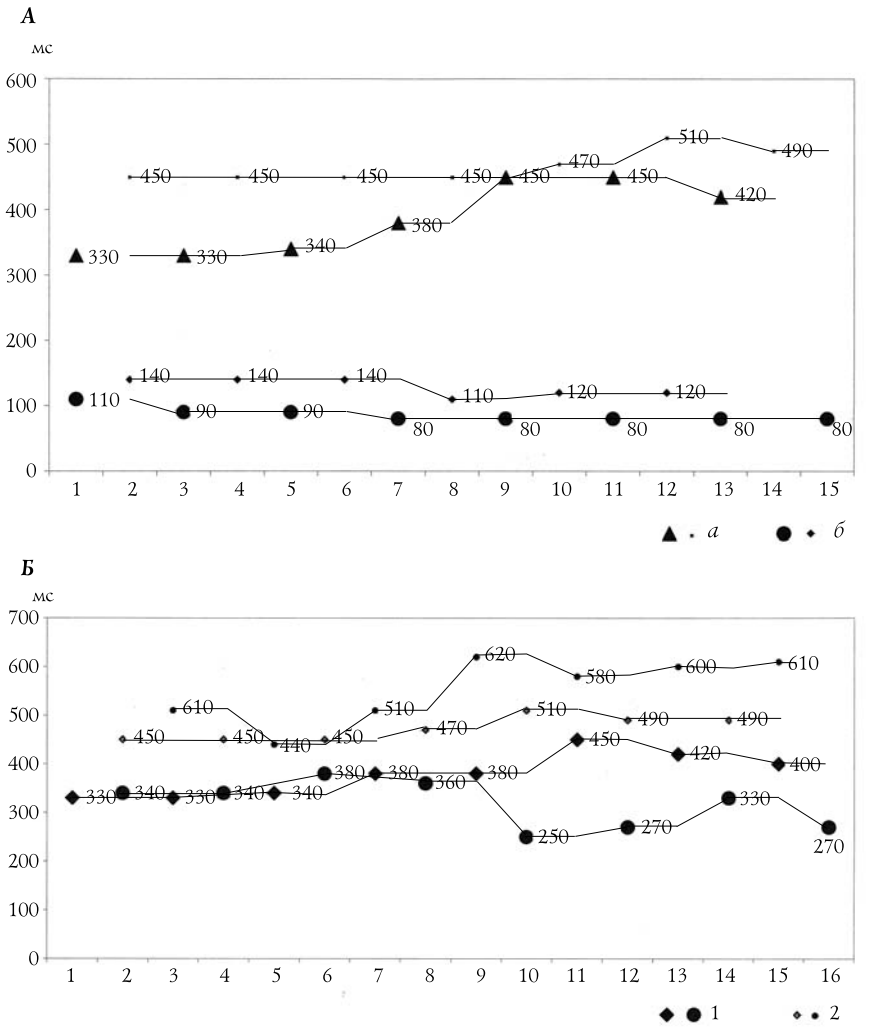


Рис. 5.15. Длительность звуковых посылок и пауз между ними (шкала ординат и цифры около символов) в сериях при церемонии триумфа у кликуна. *А* — варианты временной организации серий в вокализации одного из партнеров: *а* — длительности посылки и паузы значительны; *б* — посылки и паузы в серии, воспроизводимой в более быстром темпе; *Б* — дуэт двух особей: 1 — посылки и паузы инициатора дуэта , 2 — то же, второй особи.

также перекличку с использованием мелодичных звуков с четко выраженной гармонической структурой (рис. 5.14*А*). Именно эти сигналы используются членами пары в высоко согласованных дуэтах, моторные компоненты которых описаны выше. Длительности звуковых посылок и пауз связаны положительной корреляцией (рис. 5.15*А*). И те и другие могут изменяться континуально как в разных дуэтах, так и по ходу одного и того же (наблюдения по 34 дуэтам одной и той же пары).

В такого рода дуэтах сочетаются принципы антифональной и полифональной вокализации. Инициатор дуэта начинает его сериями коротких звуков (порядка 80—100 мс — см. рис. 5.5а, 5.14*В*) гармонической природы. Если второй партнер подхватывает инициативу, звуки первого удлиняются (до 150—240 мс). При просмотре фонограмм создается впечатление, что второй партнер действует с таким расчетом, чтобы его крики попадали точно в паузы между криками первого. Если эти паузы относительно коротки, то и звуковые посылки второго партнера могут оказаться заметно более короткими, чем у первого (рис. 5.15*Б*). Таким образом, начало дуэта кликунов носит четко выраженный антифональный характер. Однако зачастую уже после 3—5 «спаренных» вокализаций обе партии воспроизводятся практически одновременно, в унисон. Эта полифональная фаза может сохраняться в нескольких последовательных спаренных вокализациях (до 6 подряд — см. рис. 5.14*Б, В*).

Важно заметить, что такого рода серии, состоящие из мелодичных звуков гармонической структуры, ни разу не зафиксированы у одиночного лебедя.

Специального рассмотрения требует еще один сигнал из репертуара кликуна, обозначенный выше как тихое «ку-ку» (см. выше, раздел Компактные конструкции, основанные на дублировании простых сигналов, и рис. 5.16). Упоминания о нем мы не нашли ни в одной сводке из числа тех, где подробно обсуждается поведение лебедей (Johnsgard, 1965; Scott and Wildfowl Trust, 1972; Cramp, 1980). Мы видим причину этого в том, что сигнал не привязан каким-то определенным ситуациям, слышен лишь с близкого расстояния и потому с трудом поддается качественной записи. На слух он представляется достаточно стереотипным, однако при анализе фонограмм обнаруживается его значительная изменчивость. Он может быть гомо- или гетеротипическим. В первом случае сигнал построен либо из звуков с широким заполнением спектра («звонких»), либо из низкочастотных («глухих»), а во втором случае — из тех и других (см. табл. 5.6). В гетеротипических сигналах звонкая посылка обычно предшествует глухо звучащей, порядок их следования может быть и обратным (рис. 5.16 А*в*). Следует также заметить, что варьируют не только длительности

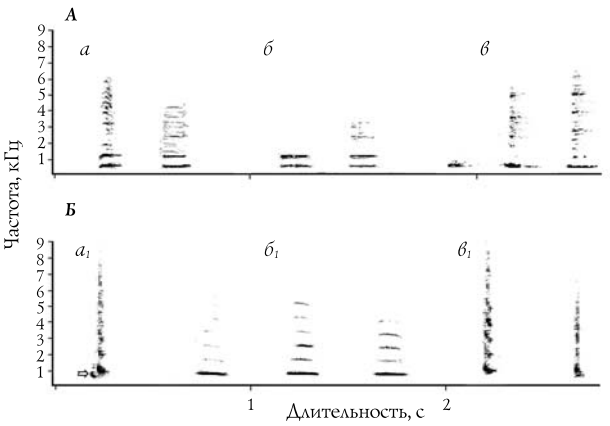


Рис. 5.16. Разные варианты сигнала «куку» кликуна (*А*) и тундрового лебедя, *C. c. columbianus* (*Б*). Одинаковыми буквами показаны аналогичные сигналы двух видов, Белой стрелкой в позиции $а_1$ показан короткий начальный звук, характерный для тундрового лебедя и отсутствующий у кликуна (сравни с рис. 5.17*г*).

обоих типов звуков и пауз (*cv* составляет 36.8 и 36.9%, 36.1%, соответственно), но также характеристики частотной модуляции и распределение максимумов энергии по гармоникам. Все разнообразие наблюдаемых вариаций невозможно отобразить в обзорной таблице.

Пристальное внимание к сигналам этого типа оправдано в том отношении, что сходные по звучанию конструкции с параллельной их изменчивостью обнаружены также в лексиконе тундрового лебедя (см. рис. 5.16 и табл. 5.6). Наблюдаемая здесь очевидная гомология в очередной раз свидетельствует об очень близком филогенетическом родстве этих двух видов.

Тундровый лебедь. Вокализация тундрового лебедя имеет много общего с тем, что мы находим у кликуна. Репертуар звуков здесь менее разнообразен, чем у последнего вида, но структура самих этих звуков выглядит несколько более сложной из-за хорошо выраженной частотной модуляции. Кроме того, тундровый лебедь способен, подобно кликуну, строить сложные вокальные конструкции (ансамбли), объединяя в их составе серии звуков с контрастирующими частотно-временными характеристиками (см. рис. 5.6*Б*).

Мы видим сходство тундрового лебедя с кликуном в сфере акустического поведения в том, что в ряде случаев обнаруживается определенное структурное сходство в сигналах обоих видов. Примерами могут служить серия «воркование» у первого вида и тремоло в песне второго, а также сигналы «ку-ку», о которых было сказано выше (см. табл. 5.6 и рис. 5.16). Эти попарно сходные сигналы можно, на наш взгляд, рассматривать в качестве гомологий. В то же время в репер-

Таблица 5.6.

Сигнал «ку-ку» кликуна и тундрового лебедя

ВИД	Составляющие сигнала	n	Длительность (мс)*	Несущая частота (кГц)	Девиация несущей частоты	Спектр заполнения (кГц)	Зоны максимальной концентрации энергии (НЧ, гармоники)***	Зоны максимальной концентрации энергии (частоты, кГц)
Cygnus cygnus	Звук с широким заполнением спектра	45	40 –110 70	0.6...0.8	Возрастание на 40...125 Гц за 40 мс*	min 0.6 max до 6.6	НЧ, I, III (иногда II, IV, VI, VII)	0.6...0.8, 1.3, 2.3 (3.3, 4,1, 5.4)
	Низкочастотный звук	37	50 – 140 100	0.7	Отсутствует	0.6 – 5.0	НЧ, I (иногда VI)	0.7 (4.1)
	Пауза	37	140 – 980 195					
	Общая длительность сигнала из 2 посылок	29	170 – 1180 405					
Cygnus columbianus	Звук с широким заполнением спектра	52	20 – 80 40	0.8...1.0	Падение на 80 Гц за 20 мс	min 0.8 max до 7.5	НЧ, I (часто также II или III)	0.8...1.0, 1.8 (2.7, 3.6)
	Низкочастотный звук	36	50 – 170 130	0.7	Отсутствует		НЧ	0.7
	Пауза	26	150 – 610 270					
	Общая длительность сигнала	26	250 – 850 490					

* Показаны размах вариаций и медиана.

** Иногда такое же слабое падение к концу звука. В большинстве случаев девиация вообще не выявляется.

*** НЧ — несущая частота, римские цифры — номера гармоник

туаре кликуна мы не находим ничего похожего на своеобразный сигнал тундрового лебедя, именуемый нами «стоном» (табл. 5.2, рис. 5.1*з*, 5.17*б*). По характеру использования он сходен с сигналом «ку-ку», поскольку не привязан к каким-либо конкретным ситуациям. Из-за своего очень тихого звучания он кажется малопригодным для дистантной связи. Слышать его обычно приходится от одиночной особи в форме аморфного звукового ряда, в котором интервалы между отдельными звуками составляют 1–13 с (*Me* = 7 с).

Впрочем, можно предположить, что этот звук может входить в состав достаточно сложных конструкций. На рис. 5.17*в* показано начало серии «воркование». Можно видеть, что самый первый звук на этой сонограмме имеет несущую частоту (0.4–0.5 кГц), очень близкую к той, что характеризует сигнал «стон». Показательно также полное отсутствие частотной модуляции в обоих сравниваемых звуках.

Еще одна черта, общая для кликуна и тундрового лебедя, — это вокализация в форме согласованных дуэтов. К сожалению, недостаток данных по этому виду не позволяет сказать, насколько четко эта согласованность проявляется тундрового лебедя. Считают, что здесь она выражена в меньшей степени, чем у кликуна (см. Cramp, 1980). В ходе одной из демонстраций триумфа, зафиксированной нами на видеопленку, голоса партнеров сначала следуют как бы вразнобой, частично перекрываясь друг с другом. Лишь VI посылка инициатора дуэта и V — второго партнера почти точно совпали по времени (звучат в унисон). Затем, начиная с X и XI посылок, соответственно, дуэт пошел по антифональному типу. До конца взаимодействия птицы воспроизвели поочередно еще по 12 сигналов каждая, причем в этой фазе оказались скоординированными не только звуки, но и кивки головами, которые птицы проделывали в противофазе.

Отметим мимоходом, что в питомнике Московского зоопарка в 2003 г. на протяжении всего периода наблюдений единой тесной группой держались вместе три особи тундрового лебедя. Временами все они участвовали во взаимодействиях типа дуэта. Понятно, что ни о какой согласованности их вокализаций в подобной ситуации не могло быть и речи.

В заключение этого раздела следует сказать, что у тундрового лебедя наиболее употребительным сигналом в социальных взаимодействиях оказываются серии типа «воркования». Они выступают в качестве сигнала приветствия при встрече социальных партнеров после краткосрочной разлуки; служат своего рода вокальным вступлением к дуэтной вокализации при церемонии триумфа; оказываются завершающим звеном в посткопуляционной вокализации (рис. 6*Б*). Короткие фрагменты «воркования» можно слышать даже во время садки, то есть в ситуации, в которой у всех прочих видов лебедей вокализация отсутству-

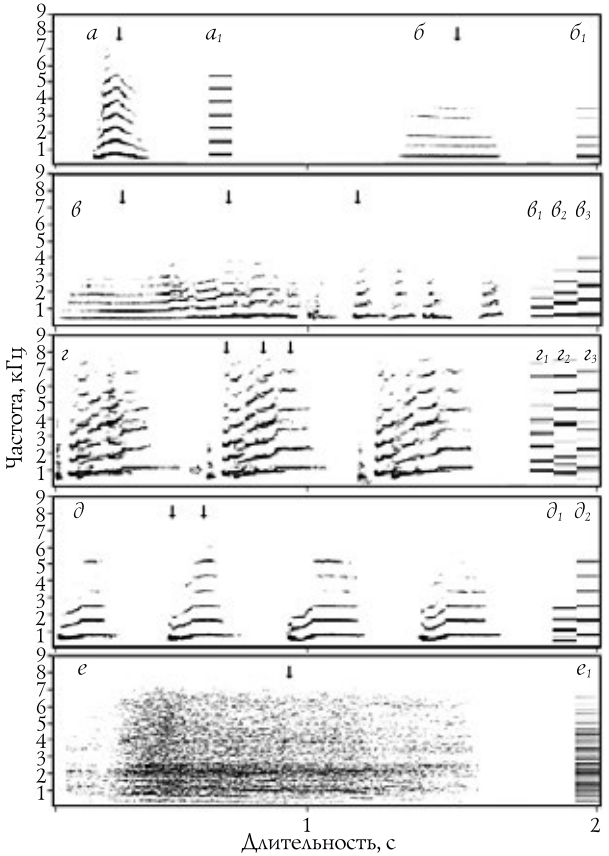


Рис. 5.17. Репертуар акустических сигналов тундрового лебедя: простой тоновый сигнал (*а*); сигнал «стон» (*б*); начало серии «воркование» (*в*); серия при церемонии триумф (*г*); серия посткопуляционных криков (*д*); шипение (*е*). Стрелками показаны точки взятия срезов спектральной структуры. См. также рис. 5.5*б* (серия «воркование») и рис. 5.16*Б* (сигнал «куку»).

ет. Воркование особи, находящейся в одиночестве, может спонтанно переходить в серию тех самых звуков, которые приходится слышать во время дуэтов. Это свидетельствует о более низком пороге проявления последнего типа вокализации, чем у кликуна, у которого такого рода серии никогда не воспроизводятся одиночной особью.

Трубач. По характеру акустического поведения трубач резко отличается как от кликуна, так и от тундрового лебедя в том отношении, что весь его репертуар построен из звуков с единой структурой спектра (рис. 5.18). Трубач разнообразит свою вокализацию двумя способами: за счет объединения простых сигналов в составные гомотипические либо путем их удлинения.

Что касается дуэтной вокализации, то ее следует отнести к полифональному типу, поскольку обе птицы всегда воспроизводят свои пар-

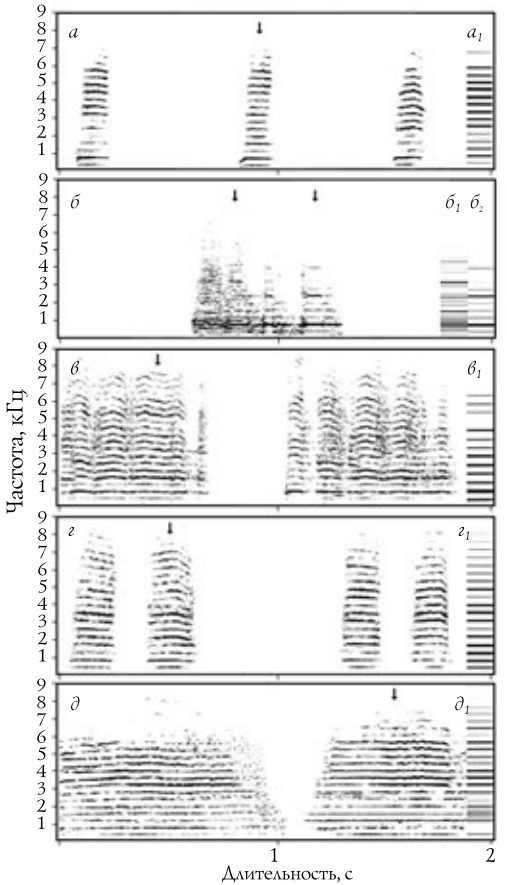


Рис. 5.18. Репертуар акустических сигналов трубача: простой тоновый сигнал (*а*); вариант составного сигнала с изменением спектральной структуры (*б*); составной сигнал в церемонии триумфа (*в*); крик бедствия при нападении на индивида гибридной особи *C. cygnus* x *C. olor* (*г*); серия посткопуляционных криков (*д*). Стрелками показаны точки взятия срезов спектральной структуры.

тии одновременно, нередко с большим или меньшим опережением партнера либо с незначительным запаздыванием (показано стрелкой на рис. 5.14*Г*). Степень такого несовпадения сигналов по времени установить из анализа фонограмм практически невозможно.

Два типа звуков, которые мы не слышали ранее, были записаны весной 2006 г. в ситуации необычного переуплотнения. В начале апреля из-за угрозы птичьего гриппа все трубачи вместе с другими обитателями прудов Московского зоопарка были помещены в закрытой вольере размером примерно 100х50 м. В первый день пребывания птиц в этой вольере нам удалось записать одиночные тихие звуки — предполагаемый гомолог сигналов «ку-ку» кликуна и малого лебедя (рис. 5.16*В*). Такими звуками перекликались все 9 трубачей. В последующие дни эти звуки можно было слышать от членов сформированной пары.

Члены той же пары перед сходом на воду издавали другой тип звуков — «кудахтанье». Дело в том, что небольшое водное пространство в вольере находилось под жестким контролем альянса из трех других трубачей. Они вели себя агрессивно и стремились не допустить пребывания там конспецифических особей. Поэтому попыткам пары сойти на воду предшествовала длительная подготовка. Прежде чем решиться на это действие, птицы долго стояли на берегу, совершая резкие кивки головой и перекликаясь звуками, о которых идет речь.

Коскороба. Мы проанализировали 14 фонограмм, помещенных на сайте Xeno-canto. Оказалось, что характерная особенность вокализации этого вида – это поразительно высокая стереотипность временной организации акустических сигналов. Полная версия крика, который приходится слышать наиболее часто, включает в себя пять посылок, следующих друг за другом со строгой регулярностью. Особым постоянством отличаются длительности первой посылки и паузы между ней и следующей (соответственно, 0. 07 ± 0.02 с и 0.25 ± 0.04 с, $n = 10$). Небольшим вариациям длительности подвержены три последние посылки, которые могут иногда следовать без пауз (рис. 5.19*з*, *к*, *л*). При высоком постоянстве временной организации частотные характеристики отдельных терминальных элементов сигнала варьируют довольно значительно. Так, у самцов посылки IV и V бывают представлены как тоновыми, так и шумовыми звуками. У самок сигнал с совершенно аналогичной временной организацией состоит целиком из низкочастотных шумовых посылок (рис. 5.19*м*).

Создается впечатление, что птицам не свойственно использование одиночных сигналов, которые обозначаются как «базовые» для репертуаров всех шести видов лебедей. Мы полагаем, что у коскоробы их функциональным аналогом служат усеченные варианты рассмотренной выше полной конструкции из пяти элементов. Эти сигналы показаны на рис. 5.19*а-в*. Они состоят из трех посылок, из которых две первые произносятся в полный голос, а третья звучит много тише[1]. Опять же, сами посылки могут быть представлены как тоновыми, так и шумовыми звуками. Сонограммы в позициях *г* и *д* показывают начальные стадии перехода от усеченного варианта сигнала к его полной версии. На первом из этих рисунков к типичной трехсоставной конструкции добавлен четвертый шумовой элемент, а в по-

[1] Мы видим в этих конструкциях аналог тех позывок некоторых воробьинообразных, которые выглядят как устойчивые стереотипы, состоящие из двух или более разных звуков. Примером может служить позывка большой синицы, звучащая как «пинь-пинь-тррр».

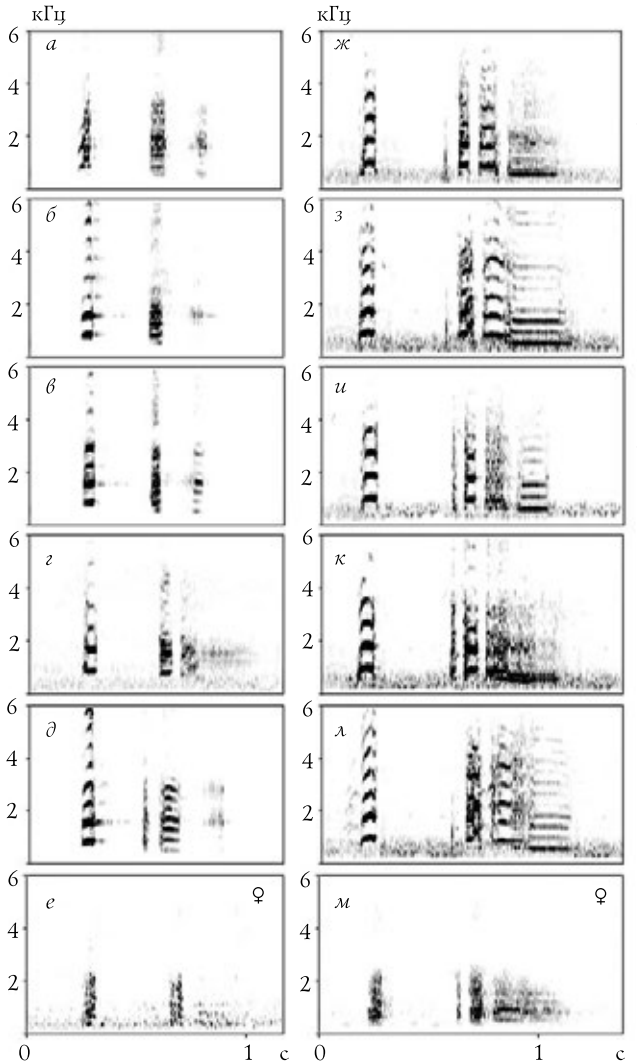


Рис. 5.19. Репертуар акустических сигналов коскоробы *C. coscoroba*. Слева усеченные варианты сигнала, справа — полные. Объяснения в тексте По фонограммам: A. Spenser (Чили; Xeno-canto: xc89450) — *а—в, д*; B. Lopez-Lanus (Аргентина, xc48074) — *м*; D. Knapp (Аргентина, xc16433) — прочие.

зиции появляется очень короткая шумовая вставка после тоновой начальной ноты. В позиции *е* показан усеченный вариант сигнала, воспроизведенный самкой в типичной шумовой манере, характерной для особей этого пола.

В соответствии с классификацией сигналов лебедей, приведенных в табл. 5.1, акустические конструкции, свойственные коскоробе, попадают в категорию «серии». Но ни у одного вида лебедей не найде-

ны серии, которые воспроизводились бы со столь высокой регулярностью в длительности как самих посылок, так и пауз между ними. Среди всех гусеобразных вокальные сигналы, аналогичные таковым коскоробы по характеру временной организации, описаны у древесных уток *Dendrocygna*, занимающих базальное положение на филогенетическом древе отряда.

5.3. Ситуационная приуроченность сигналов разных категорий

Простые сигналы лебедей можно уподобить так называемым повседневным позывкам воробьинообразных, которые подаются спонтанно, в отсутствии очевидных внешних стимулов, то есть без видимых изменений ситуации. У лебедей эти сигналы зачастую воспроизводятся одиночной птицей — вне определенного социального контекста. Не исключено, разумеется, что в таких случаях они направлены на поддержание дистантной связи с имеющимся социальным партнером либо на поиски потенциального компаньона.

Наиболее определенную ситуационную специфичность можно приписать простому сигналу тундрового лебедя, у которого он обычно выступает в качестве тревожного крика в ситуациях умеренного беспокойства — например в ответ на приближение агрессивно настроенного шипуна. В данном случае это всегда одиночные посылки. У кликуна в аналогичных ситуациях простые сигналы могут подаваться в составе плотной серии посылок, где последовательные звуки и паузы между ними имеют примерно равную длительность. Только у черного лебедя вариация простого одиночного сигнала используется как элемент демонстративного поведения, направленного на поддержание единства семейной пары (эпизодические дуэты).

Все сказанное по поводу простых сигналов может быть отнесено и к некоторым конструкциям второго уровня организации, в частности, к составным сигналам.

Максимальную коммуникативную нагрузку несут сложно структурированные звуки, объединенные в серии и ансамбли. У трех видов северных лебедей они сопровождают интенсивные социальные взаимодействия, обеспечивающие консолидацию пары и охрану ее гнездовой территории. У этих видов и у черного лебедя серии воспроизводятся также в ходе ключевого взаимодействия — копуляции, завершая телесный контакт партнеров.

5.4. Резюме

Типологизацию звуков, предложенную нами в начале главы, можно рассматривать как отражение иерархической организации акустического поведения. С этой точки зрения в акустической системе можно выделить как минимум три уровня интеграции сигналов. Первый уровень представлен простыми базовыми сигналами, которые в процессе вокализации подаются вне жесткой связи друг с другом. Сигналы второго уровня представлены той или иной комбинацией простых базовых звуков (сигналы составные либо объединенные в компактные серии). И, наконец, к третьему уровню позволительно отнести сложные конструкции, формирующиеся из сигналов второго уровня. Таковы, в частности, ансамбли, построенные из серийных звуков с разными спектральными характеристиками.

Как мы попытались показать, межвидовые различия в вокализации изученных видов далеко не ограничиваются несходством звуковых репертуаров как таковых. Эти различия столь же или даже более значительны в плане возможностей использования элементов низших иерархических уровней для построения конструкций высоких уровней интеграции. Иными словами, речь идет о межвидовых различиях в способностях к импровизации, которая у птиц служит важным механизмом максимизации разнообразия акустической продукции (см. Панов и др., 2004, 2006). Принципиальные межвидовые различия обнаружены также в общей картине организации звуковых рядов, что, на наш взгляд, является одним из наиболее интересных результатов исследования.

Как можно видеть из табл. 5.7, репертуары исследованных видов определенно неодинаковы по вкладу в них звуков, относимых нами к разным структурным категориям. В наибольшей степени свобода комбинирования на основе базовых звуков присуща кликуну, в наименьшей — шипуну и черному лебедю. Действительно, как мы могли видеть, среди всех видов лебедей вокализация наиболее богата у кликуна и предельно бедна у двух последних видов. Соответственно, тип организации вокального репертуара кликуна можно назвать подвижным, а черного лебедя и шипуна — ригидным.

Что касается прочих изученных видов, то второе место после кликуна по богатству вокальных сигналов занимает тундровый лебедь (присутствие в репертуаре конструкций, именуемых нами ансамблями и относимых к третьему уровню интеграции вокальных конструкций). В отличие от этих двух видов вокализацию трубача можно назвать примитивной, поскольку у него репертуар построен из звуков с единой структурой спектра. Трубач разнообразит свою вокализацию

за счет объединения простых сигналов в составные гомотипические либо путем их удлинения.

Таблица 5.7.

Межвидовые различия в использовании сигналов разного уровня интеграции

Уровень интеграции сигналов	Категории акустических сигналов	*C. melanocorypbus*	*C. atratus*	*C. olor*	*C. cygnus*	*C. columbianus*	*C. buccinutor*
I	сигнал простой (короткий)	+ (3)	+(2)	+ (2)	+ (>3)	+ (3)	+ (1)
II	сигнал составной гомотипический	–	–	–	+	+	+
	сигнал составной гетеротипический	+	+	+	++	+	–
	компактная конструкция, основанная на дублировании посылок	+	–	–	++	+	+
	компактная серия	–	–	–	+ (3>)	+ (3)	+ (1)
III	ансамбль	–	–	–	+	+	–

Примечание. Арабские цифры показывают ориентировочное число «типов» сигналов. Сигналы, обозначенные двумя плюсами, весьма разнообразны и вносят существенный вклад в акустическую продукцию.

Пограничное положение между видами с богатыми акустическими репертуарами (кликун, тундовый лебедь) и теми, вокализацию которых мы называем примитивной (трубач), занимает черношейный лебедь. Хотя базовый акустический репертуар у этого вида не богат — всего лишь 4 типа исходных звуков, один из них используется как для

построения компактных конструкций, основанных на его дублировании, так и в качестве начальной посылки составных гетеротипических сигналов. Последние включают в себя, помимо указанного звука, еще от одной до четырех посылок принципиально иной структуры. Факт вариативности их числа указывает на определенную способность особей данного вида свободно оперировать исходными элементами репертуара. Иными словами, в вокализации черношейного лебедя можно усмотреть простейшие формы импровизации, что не позволяет отнести акустическую систему этого вида к ригидному типу.

Необходимо отметить, что импровизация в какой-то степени свойственна и шипуну (типичный пример ригидного типа вокализации), но в данном случае особь может лишь объединять два разных исходных звука, строя составной гетеротипический сигнал, но не в состоянии модифицировать его, увеличивая число посылок. То же самое мы видим у черного лебедя.

Эволюционный и таксономический аспекты

Согласно приведенным данным, системы вокализации разных видов лебедей весьма существенно различаются по уровням акустической активности (молчаливые — голосистые), богатству репертуаров и склонности к вокальной импровизации. В этом отношении резко выделяются два вида с максимально разнообразной вокализацией — кликун и тундровый лебедь. Поскольку оба они относятся к кластеру наименее дивергировавших представителей подсемейства Cygninae (по: Бутурлин, 1935), заманчиво было бы рассматривать все перечисленные особенности их вокализации в качестве некоего эволюционного прогресса (о возможности подобных трактовок см., в частности, Wilson, 1976). Однако уязвимость подобной позиции становится очевидной при сравнении акустических систем двух названных видов с таковой трубача. Как мы попытались показать, у этого вида вокализация выглядит достаточно примитивной. Между тем по уровню морфологической дифференциации многие систематики даже не считают трубача самостоятельным видом, придавая ему статус подвида кликуна. Отсюда с очевидностью следует, что дивергенция поведенческих характеристик далеко не всегда равнозначна (количественно и качественно) дивергенции морфологического облика видов.

Поскольку акустические компоненты поведения дивергируют во много раз быстрее моторных (Панов, 1989), сравнительный анализ вокализации шипуна, черного и черношейного лебедей мало что добавляет к нашим предположениям о степени их филогенетической близости, сделанным на сравнительном анализе моторных компонент поведения (см. Панов, Павлова, 2007). Можно лишь сказать, что

материалы, изложенные в настоящей публикации, полностью подтверждают выводы, сделанные ранее. Предварительные данные по вокализации коскоробы, *Coscoroba coscoroba* (рис. 5.19*к*), говорят о том, что она во всех своих вариантах напоминает скорее кряканье уток, чем голоса какого-либо вида собственно лебедей.

Что же касается видов «северной группы», то здесь совершенно очевидно весьма близкое родство кликуна и тундрового лебедя. В отношении трубача можно утверждать, что он по характеру как моторных, так и акустических компонент поведения заметно отличается от этих двух своих родичей, бесспорно представляя собой самостоятельный, четко отграниченный вид.

Глава 6.

Наблюдения над гибридом лебедей кликуна (*Cygnus cygnus*) и шипуна (*C. olor*)

Относительно гибридизации этих двух видов в литературе существуют несколько указаний, касающихся в основном содержавшихся в неволе птиц. По крайней мере в двух случаях речь идет о гибридизации в природе (перечень 11 источников см. в сводке: McCarthy, 2006). Автор указывает, что гибриды этих видов лебедей «частично плодовиты».

Поскольку ни в одном из имеющихся источников не приводятся результаты систематических наблюдений за гибридами, несомненный интерес представляет описание облика и поведения гибридной особи, полученной в 1989 г. Московским зоопарком из Ленинградского. В период с 2002 по 2004 г. этот лебедь постоянно держался с самкой кликуна на большом пруду Московского зоопарка. Эти две птицы по характеру поведения выглядели как постоянная брачная пара, хотя пол гибрида так и остался неизвестным. Каких-либо элементов брачного поведения, адресованного им самке кликуна или другим особям лебедей на пруду, мы не наблюдали ни разу.

Рис. 6.1. Гибрид лебедей кликуна и шипуна (слева) и самка кликуна (справа).

Нами были получены некоторые сведения по поведению гибрида. К сожа-

лению, систематических наблюдений провести не удалось, поскольку гибрид и его партнерша-кликун большую часть времени держались на участке пруда, ближайшем к центральному входу в зоопарк. Это место оказалось неудобным для широкого обзора водоема в целом, без чего не могла быть осуществлена основная задача исследования. Она состояла в экстренной фиксации и видеосъемки всех социальных взаимодействий у нескольких пар трех видов лебедей (шипун, трубач, черный лебедь), населявших пруд.

Тот берег, около которого держался гибрид, наиболее сильно зарос кустами и деревьями, что не позволяло держать под контролем достаточно обширный участок водной глади. Поэтому почти все материалы видеосъемки получены во время краткосрочных посещений интересующей нас «парой» противоположного, открытого участка пруда, где работники зоопарка периодически осуществляют кормежку всего населения этого водоема.

Видеосъемку проводили камерой CCD-TR3400E с оптическим зумом 21х. При обработке изображений использовали программу Pinnacle Studio 9.1 с последующей прорисовкой видеокадров в программе CorelDraw 12. Извлечение звуков из видеофильма осуществлялось в программе Adobe Audition 1.5, анализ фонограмм — в программах Sound Forge 4.5 и SpectraLab.

6.1. Фенотипические особенности гибрида

По общему облику птица выглядела в целом более похожей на кликуна, чем на шипуна. Шея у гибрида одинаковой толщины по всей длине, тогда как в отношении шипуна создается впечатление большей ее толщины в верхней части. Это происходит за счет того, что шипун слегка топорщит здесь перья, особенно в моменты возбуждения. Из-за отсутствия такого «утолщения» шея гибрида выглядит по отношению к туловищу столь же длинной как у кликуна. От особей этого вида гибрид отличался заметно более крупными размерами (рис. 6.1).

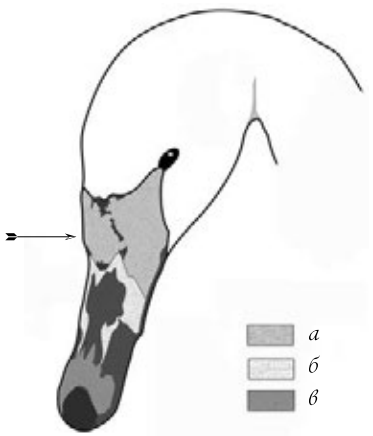


Рис. 6.2. Расцветка клюва гибрида. Цвета желтый (*а*), мясно-розовый (*б*), светло-красный (*в*).

Дополнительное сходство с кликуном гибриду придает отсутствие

у него шишки в основании надклювья. При этом окраска клюва в наибольшей степени свидетельствует о гибридной природе интересующей нас птицы. Клюв у нее двуцветный с черным рисунком, не характерным ни для одного из родительских видов (рис. 6.2). В базальной части надклювья, окрашенной в желтый цвет (как у кликуна) намечается едва заметная выпуклость в том месте, где у шипуна присутствует так называемая шишка.

6.2. Моторные компоненты поведения гибрида

По свидетельству работников Московского зоопарка, характерной особенностью гибрида была его повышенная агрессивность, из-за чего он был, в конце концов, передан в зоопарк другого города. Нам неоднократно приходилось наблюдать угрожающее поведение, адресованное особям других видов лебедей: шипуна, трубача и черного. Случаев агрессии гибрида по отношению к своей партнерше-кликуну не отмечено.

Как можно видеть из сравнения рис. 6.3 и 6.4, моторика агрессивного поведения гибрида выглядит промежуточной между характерными позами угрозы родительских видов с преобладанием, однако, признаков, свойственных шипуну. Это, во-первых, более выраженный изгиб шеи книзу, так что клюв оказывается лежащим на груди. В момент преследования оппонента на воде клюв, прижатый к груди и немного смещенный в сторону относительно вертикали, зача-

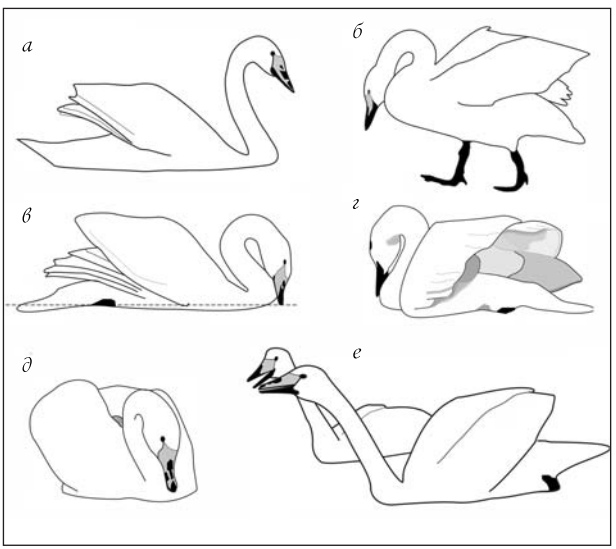


Рис. 6.3. Некоторые характерные позы гибрида: повседневная на воде и на суше (*а*, *б*), угрожающая (*в*—*д*), в момент вокализации (*е*). В позиции «*е*» на переднем плане гибрид, на заднем — самка кликуна.

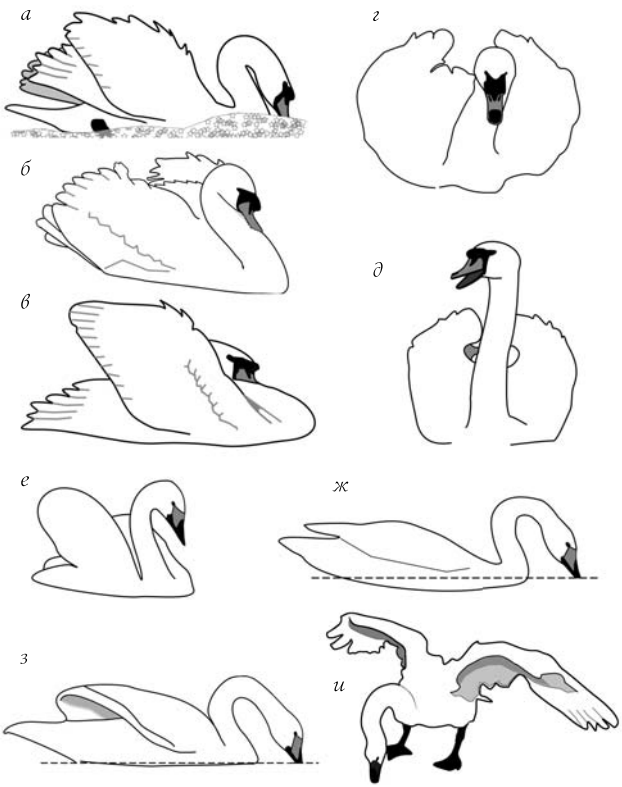


Рис. 6.4. Характерные позы агрессии у родительских видов. Демонстрации шипуна при разных уровнях агрессивной мотивации: низкой (*а*), умеренной (*б* — вид сбоку, *г* — вид спереди), высокой (*в*) и поза в момент вокализации (*д*). Позы кликуна при низком (*ж*), умеренном (*з*) и высоком (*е*, *и*) уровнях мотивации. *а—з* — прорисовки авторов по видеокадрам, *и* — с фотографии из: *P. Scott*, Wildfowl Trust, 1972.

стую погружен в воду и «режет» ее подобно килю судна (рис. 6.3*в*, *д*). Такое поведение характерно для самцов шипуна при относительно низком уровне агрессивной мотивации (рис. 6.4*а*). В противоположность этому у кликуна даже при ее максимальном уровне клюв опущен вертикально вниз и никогда не касается груди (рис. 6.4*и*). При аналогичных демонстрациях лебедей этого вида на воде голова с клювом, направленным вниз, оказывается полностью погруженной в воду (Johnsgardt, 1965).

Второй элемент агрессивного поведения, весьма характерный для гибрида, — это приподнимание второстепенных маховых над спиной в виде домика. Этот элементарный двигательный акт представляет собой стандартную составляющую всего репертуара агрессивного (и брачного) поведения шипуна и характеризуется здесь очень низким порогом проявления. То же самое мы видим у гибрида. Так, поза, изображенная на рис. 6.3*б* зафиксирована в момент выхода птицы на берег, где в это время находилась особь лебедя трубача. Дистанция

между ней и гибридом составляла около 3 м, но никакой открытой агрессии к трубачу гибрид при этом не проявил.

Приподнятые второстепенные маховые можно было нередко видеть у гибрида и при отсутствии какого-либо очевидного стимула, способного вызвать агрессивную реакцию. Таким образом, этот двигательный акт можно считать в какой-то степени присущим повседневному поведения гибрида и сопровождающему минимальные уровни общего возбуждения (рис. 6.3*а*). При нарастании эмоционального фона птица начинает поочередно дергать приподнятыми маховыми кверху, причем эти движения весьма интенсивны.

Отличие этих поз от соответствующих демонстраций шипуна состоит в следующем. У шипуна оперение приподнятой части крыльев также приподнято и распушено, обусловливая тем самым своеобразную ажурность его силуэта, тогда как у гибрида оно плотно прижато, из-за чего поверхность крыльев выглядит гладкой как у кликуна. То же самое можно сказать в отношении оперения шеи, прижатого в описанной позе у кликуна и слегка взъерошенного у шипуна.

В отличие от демонстраций шипуна и от того, что описано здесь для гибрида, у кликуна незначительное приподнимание второстепенных маховых и слабое подергивание ими вверх наблюдается лишь при самых высоких уровнях мотивации — в основном в ситуациях, сопутствующих копуляции (раздел 3.3).

Моторным актом, заимствованным гибридом от родителя-кликуна, можно считать движение шеи вперед при вокализации. Сходство поз в эти моменты у гибрида и его партнерши-кликуна показано на рис. 6.3*е*. При этом, однако, для кликуна вытягиванию шеи вперед и вверх при вокализации часто предшествует интенсивный поклон головой вниз, чего мы никогда не видели у гибрида. Кроме того, в отличие от кликуна, у гибрида в момент вокализации обычно сильно приподняты второстепенные маховые. Важно заметить, что у шипуна вокализация не сопровождается движением шеи вперед, так что голова при этом остается неподвижной (рис. 6.4*д*).

Каких-либо элементов брачного поведения, адресованного самке кликуна или другим особям лебедей на пруду, мы не наблюдали ни разу.

6.3. Акустические компоненты поведения гибрида

В отличие от самки, состоявшей в роли компаньона гибрида, сам он был преимущественно молчалив. Находясь временами в одиночестве, птица не издавала никаких звуков.

Вокализация гибрида неизменно была стимулирована его партнершей, причем почти во всех наблюдавшихся случаях их акустиче-

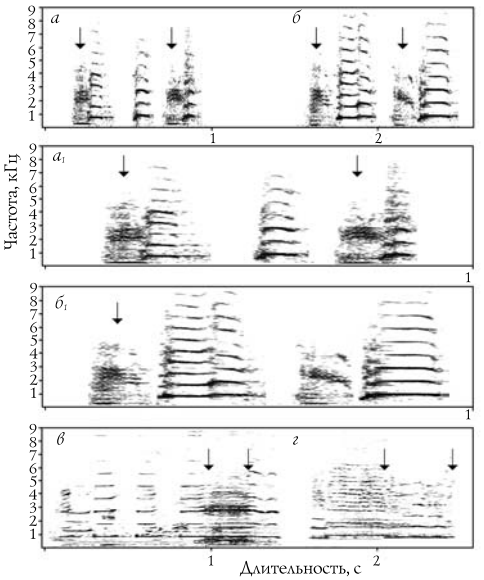


Рис. 6.5. Элементы вокального репертуара гибрида (показаны стрелками). Прочие звуки принадлежат самке кликуна. Объяснения в тексте.

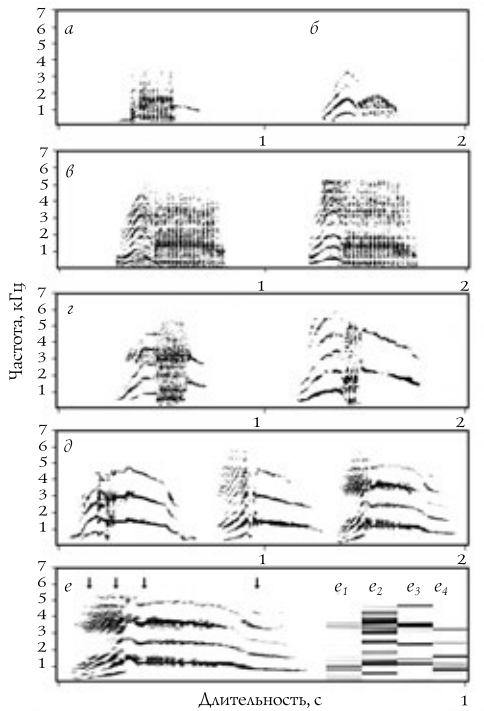


Рис. 6.6. Элементы вокального репертуара шипуна. В позиции «*е*» справа — распределение частот на срезах, показанных стрелками.

Таблица 6.1.

Сопоставление частотно-временных характеристик вокализации гибрида и родительских видов

Вид	*n*	Длительность посылок, мс ($x_{min} - x_{max}$, *Me*)	Несущая частота	
			Диапазон нарастания	Диапазон падения
Cygnus olor				
Составной сигнал первый фрагмент	18	90 – 220 155	0.5 – 1.0	–
второй фрагмент	18	160 – 420 355	–	1.5 – 0.8
суммарно по конкретным сигналам	18	380 – 540 485		
«Рычание»	9	100 – 390 290	–	–
Гибрид				
Сигнал, преобладающий в вокальной продукции (рис.5*а*, 5*б*)	10	90–130 110	–	–
Импульсные звуки	*3*	*50–60*	–	–
*Тоновый звук 1 (рис.*5в)	*1*	*310*	–	–
2 (рис.5г)	1	370	–	–
Cygnus cygnus				
Сигнал, преобладающий в вокальной продукции	22	40 –170 120	0.7 – 0.8	0.8 – 0.7

Частотная модуляция: +++ интенсивая, ++ умеренная, + слабая, (+) не всегда, прочерк— отсутствует

Частотная модуляция	Спектр заполнения кГц	Зоны максимальной концентрации энергии (гармоники)	Зоны концентрации энергии (частоты, кГц)
+++	минимум 0.5 – 1.5 максимумы 4.2 – 5.4	I, II и/или III	Минимум 0.5 Максимумы 1.5 – 2.7
++ или отсутствует		НЧ, I	Минимум 1.5 Максимумы 1.6 –3.5
Отсутствует	0.2 – 5.0	Сигнал импульсный (5 – 16 импульсов, медиана 14)	0.2 – 0.6 1.8 – 2.1
Отсутствует	0.3 – 4.5	НЧ, VI–IX	0.25 – 0.35 1.8 – 2.8
Отсутствует	1.6–4.5	4, 5, 6 импульсов	*1.6 –2.6*
Отсутствует	0.6 – 5.6	*НЧ*	*0.6*
Отсутствует	0.9 – 4.5	НЧ, I	0.9 – 1.8
(+)	0.7 – 7.6	НЧ, I, IV, VI	0.7 – 1.6 *3.3 – 5.3*

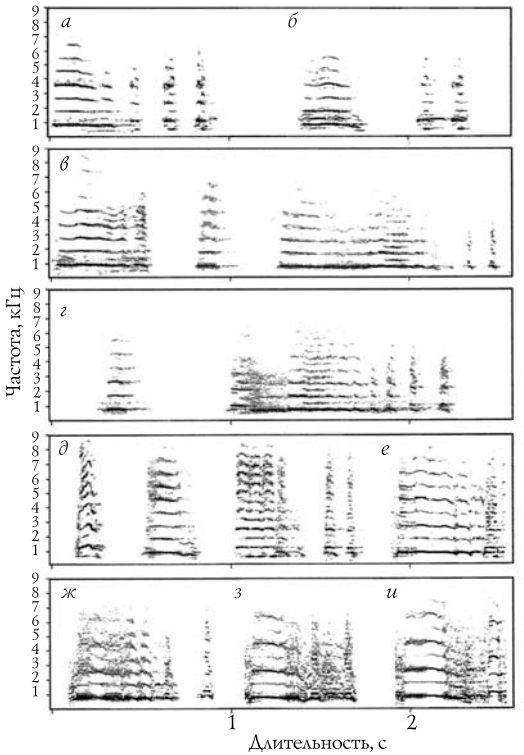


Рис. 6.7. Элементы повседневной вокализации кликуна. Из: Панов, Павлова, 2007.

ская активность определенно носила характер антифонального дуэта. Лишь однажды гибрид подал голос во время звучания крика самки кликуна (рис. 6.5*в*).

В наших фонограммах удалось идентифицировать 15 звуков, пригодных для спектрального анализа. Столь малое их число объясняется следующим обстоятельством. Наиболее часто гибридом воспроизводился короткий низкочастотный звук (нечто вроде сдавленного храпения), легко заглушаемый хором голосов сотен гусеобразных, населяющих большой пруд Московского зоопарка. Среди проанализированных вокальных сигналов этот звук представлен 10 раз (67% от всей выборки). В одном случае два таких звука были разделены короткой паузой (140 мс). В записях присутствует звуки еще двух типов — импульсные и тоновые (рис. 6.5, табл. 6.1).

По характеру звучания упомянутый наиболее употребительный звук напоминает импульсный сигнал шипуна (рис. 6.6*а*). Это сходство обусловлено тем, что сравниваемые звуки имеют близкие значения длительности и частотного заполнения (табл. 6.1). Однако спектро-

графический анализ показывает очевидные различия в их структуре. В отличие от импульсного сигнала шипуна интересующая нас позывка гибрида носит шумоподобный характер с явно выраженной гармонической структурой, для которой характерен очень малый межгармонический интервал (рис. 6.5*а*$_1$, *б*$_1$). Таким образом, эти сигналы гибрида можно считать в известной степени промежуточными между теми, что характерны для родительских видов, поскольку для вокализации кликуна характерны именно тоновые сигналы, имеющие, однако, широкую полосу частотного заполнения (рис. 6.7).

Судя по количественному соотношению звуков разных типов в нашей выборке, гибридом много реже используются звуки, сходные в большей или меньшей степени с элементами вокального репертуара родительских видов. Трижды в фонограммах встречены импульсные звуки, число импульсов в которых соответствует нижнему пределу их значений в аналогичном сигнале «хрюканье» у шипуна (табл. 6.1). Что касается тональных сигналов, то один из них по характеру частотного заполнения очень близко напоминает предшествующий ему в дуэте крик самки-кликуна (рис. 6.5*г*). Другой сигнал с очевидной гармонической структурой резко отличается от звуков, характерных для кликуна, очень малыми межгармоническими интервалами (около 80 Гц — рис. 6.5*в*) и потому напоминает по звучанию глухое мычание.

Из приведенных сонограмм легко видеть, насколько высоко согласованный характер имеют дуэтная вокализация гибрида и его партнерши-кликуна. Например, как следует из рис. 6.5*а*, звуки, издаваемые кликуном, следуют за звуковыми посылками гибрида практически без паузы. Аналогичную картину рисует сонограмма 6*г*, хотя здесь партии двух птиц идут в обратном порядке. Мы полагаем, что подобная высокая согласованность во многом обязана тому обстоятельству, что вокализация обеих птиц сопровождается описанными выше моторными актами (движение шеи вперед у гибрида и то же действие с предшествующим поклоном у кликуна — рис. 4*е*). Можно думать, что именно мгновенная реакция на такие действия партнера ведет в данном случае к согласованной вокализации, имеющей очевидный характер антифональных дуэтов.

Глава 7.

Дивергенция поведения на фоне представлений о филогенетических связях рассмотренных видов

Полученные данные позволяют высказать ряд соображений о филогенетических связях изученных видов и уточнить их место в системе отряда гусеобразных.

7.1. Черношейный лебедь

Наиболее интересный результат проведенных межвидовых сопоставлений состоит в том, что удалось показать резкие отличия в сигнальном поведении черношейного лебедя от всего того, что мы видим в этом плане у пяти других видов, относимых к подтрибе Cygninae (Vigors, 1825)[1]. Различия затрагивают, прежде всего, организацию взаимодействий при спаривании и его моторные компоненты и, кроме того, репертуары вокальных сигналов. В первом случае речь идет об отсутствии у черношейного лебедя некоторых компонентов, свойственных в соответствующих ситуациях всем прочим видам. Вместо совместных ныряний партнеров в преддверии копуляции мы видим здесь лишь резкие погружения в воду головы и шеи, как это свойственно некоторым видам уток. Отсутствует вертикальная стойка партнеров по окончании коитуса. Уникальной особенностью этого вида оказывается также то, что захват головы самки самцом происходит еще до садки. Если говорить о вокализации, то здесь показано отсутствие сколько-нибудь очевидных гомологий в акустических репертуарах данного вида и других видов лебедей.

Выявленные различия в поведении не выглядят неожиданными, если принять во внимание своеобразие некоторых особенностей

[1]В трактовке Б. Лайвези (Livezey, 1996).

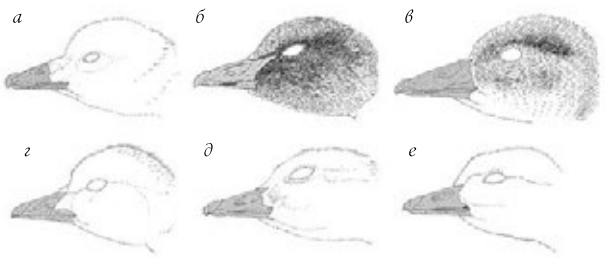


Рис. 7.1. Особенности строения клювов лебедей. *а* — черношейного, *б* — черного, *в* — шипуна, *г* — кликуна, *д* — трубача, *е* — американского тундрового. Из: Nelson, 1976*а*.

внешней морфологии черношейного лебедя. Уже у пуховых птенцов обнаруживаются резкие отличия в птерилозисе от всех прочих представителей подтрибы. Как показал К. Нельсон, пуховой покров головы распространяется у них на клюв почти до ноздрей (рис. 7.1). Именно в этой зоне эмбрионального оперения на третий год жизни формируется своеобразный нарост из эластичных тканей (вкладка 8). При чисто внешнем сходстве с ороговевающей твердой шишкой на надклювье шипуна, это образование, скорее всего, имеет некую совершенно иную природу. К сожалению, в литературе не удалось найти ни одной специальной работы, посвященной анализу гистологии и функции этой поистине удивительной структуры.

Своеобразие окраски черношейного лебедя не ограничивается присутствием пигмента меланина в оперении головы и шеи. Не менее интересным признаком оказываются белые окаймление глаза и полоска, идущая от окологлазничной области назад. Похожий элемент окраски свойственен некоторым видам уток (например, из южноамериканского рода *Tachyeres*) и потому может считаться анцестральным (рис. 7.2). Любопытно, что у птиц-первогодков концы первостепенных маховых, целиком белых в дефинитивном наряде, оказываются черными, что выглядит как признак, сближающий этот вид с коскоробой (Scott, Wildfowl Trust, 1972: 23).

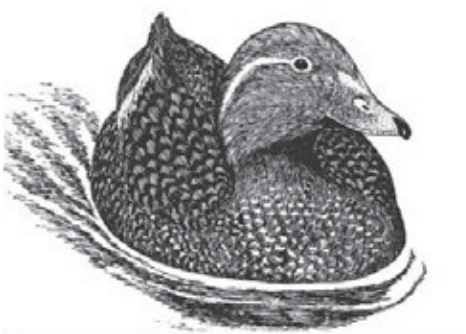


Рис. 7.2. Окраска головы фолклендской нелетающей утки *Tachyeres brachypterus*. Из: Johnsgard, 2010.

До недавнего времени в схемах филогении гусеобраз-

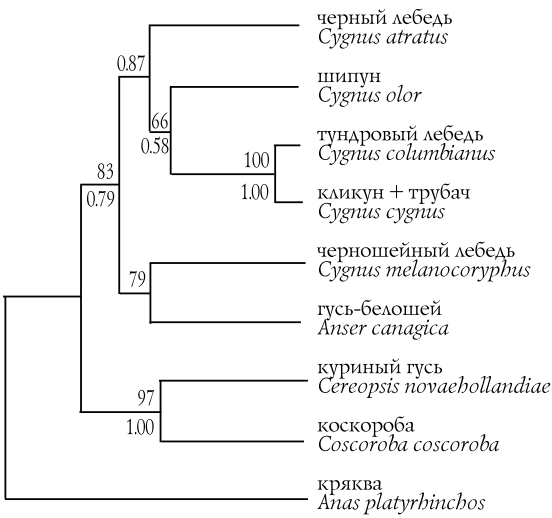


Рис. 7.3. Положение в системе черношейного лебедя по данным молекулярного анализа. В узлах ветвлений сверху приведены значения индексов бутстрепа (100 реплик), снизу — значения байесовской апостериорной вероятности. Из: Pointer, Mundy, 2008.

ных черношейного лебедя рассматривали как таксон сестринский по отношению к черному лебедю — во многом на том основании, что у обоих этих видов оперение характеризуется присутствием меланинов (см. например, Livezey, 1996). Однако недавно было показано, что это сходство обусловлено независимыми мутациями гена *MC1R*, которому принадлежит главная роль в синтезе меланинов оперения у видов из самых разных филогенетических линий. Иными словами, речь идет о конвергентной эволюции этих генетических детерминантов (Pointer, Mundy, 2008). Этот вывод хорошо согласуется со схемой филогении лебедей и близких родов, построенной с использованием сравнительных данных по структуре митохондриальной ДНК. Согласно этим данным, монофилия рода *Cygnus* поставлена под сомнение, так что черношейный лебедь выглядит как таксон сестринский настоящим гусям (рис. 7.3).

Пойнтер и Манди пишут, что этот вывод требует проверки с использованием более обширных молекулярных данных, как по уже изученным видам, так и по многим другим представителям родов *Anser* и *Branta* (Donne-Goussé et al., 2002; Pointer, Mundy, 2008: 4). На наш взгляд, приведенные выше данные сравнительной этологии могут служить надежным подтверждением идеи, согласно которой черношейный лебедь не принадлежит подтрибе Cygninae и лишь конвергентно сходен с пятью видами, относимыми к роду *Cygnus* в его широкой трактовке.

Стоит обратить внимание на одну из особенностей поведения черношейного лебедя, которая может указывать на архаический харак-

Рис. 7.4. Позы, принимаемые сразу после коитуса особями свистящей утки *Dendrocygna autumnalis* (из: Bolen, Rylander, 1973) и черношейного лебедя.

тер этого вида, именно, на его возможную близость к общему предку лебедей и гусей. У данного вида отсутствует ряд поведенческих признаков, характерных для всех прочих видов представителей обоих этих таксонов (приподнимание в социальных контекстах второстепенных маховых, кивки и/или поклоны)[2]. Позы партнеров по окончании коитуса имеют нечто общее с таковыми у свистящих уток *Dendrocygna*, занимающих базальное положение на филогенетическом древе отряда (Введение, рис. 1). Поза, о которой идет речь, наблюдается у чернобрюхой свистящей утки *D. autumnalis* в тот самый момент, как самец перестает удерживать клювом оперение затылка самки (Bolen, Rylander, 1973) — точно так же, как это происходит по окончании садки у черношейных лебедей (рис. 4.1А$_9$; рис. 7.4).

В сказанном содержится намек на необходимость дальнейших исследований сравнительно этологического характера в обширнейшей области, касающейся общих закономерностей эволюции поведения. В сфере практической таксономии здесь перспективно ожидать прогресса в более глубоком понимании хода филогенеза лебедей, в частности, и отряда гусеобразных в целом.

Возвращаясь к вопросу о возможных функциях эластичного тканевого образования у основания клюва, можно предположить, что оно играет роль органа, воспринимающего тактильные раздражения. Как было сказано выше, перед садкой во время фиксации самки самцом, головы партнеров находятся под водой. Таким образом, самец, возможно, руководствуется в своих действиях не только (или не столько) зрением, сколько тактильными сигналами — явление, не описанное ни для каких либо других видов гусеобразных. Адекватному контак-

[2] Важно заметить, что в Южной Америке, где локализован ареал черношейного лебедя, отсутствуют какие-либо виды настоящих гусей.

ту может способствовать предполагаемое присутствие механорецепторов в интересующих нас оснащениях головы у обоих партнеров. Именно так можно объяснить, почему эта структура не претерпевает ороговевания, как это происходит у шипуна и прочих гусеобразных, имеющих «наросты» в основании надклювья (пеганка *T. tadorna*, гага-гребенушка *Somateria spectabilis*, китайский гусь).

7.2. Другие виды подтрибы Cygninae

Полученные сравнительно этологические данные находятся, на наш взгляд, в хорошем согласии с расположением прочих исследованных видов на ветвях филогенетического древа, показанных в верхней части рис. 7.3. По характеру поведения явно особняком среди этих видов стоит черный лебедь. Лишь по некоторым признакам поведения его удается отчасти сблизить с шипуном. Наиболее показательно в этом плане сходство в структуре составных вокальных сигналов, показанных на рис. 5.9.

Базальное положение черного лебедя в той части древа, где показаны виды подтрибы Cygninae, населяющие Старый Свет и Северную Америку, отвечает представлениям, согласно которым центром видообразования гусеобразных было южное полушарие, откуда они расселялись в северном направлении (Livezey, 1996: 434). Автохтонный ареал шипуна (озера Центральной Азии) располагается ближе всего к предполагаемому центру формирования таксона лебедей. С учетом этого обстоятельства шипуна можно рассматривая как вид, становление которого можно отнести к некой промежуточной стадии в дивергенции группы, предшествовавшей освоению севера Голарктики «северными» лебедями. 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).

Единственная претензия к схеме, показанной на рис. 7.3, состоит в том, что группа «северных» лебедей представлена только двумя видами. Отсутствующий вид *Cygnus buccinator* (трубач), очевидно, рассматривается авторами схемы в качестве подвида кликуна *C. cygnus*. Согласно нашим данным, трубач и кликун бесспорно не конспецифичны. Они претерпели значительную дивергенцию и, несомненно, представляют собой хорошие самостоятельные виды. При этом кликун и тундровый лебедь по всем изученным поведенческим признакам несравненно ближе друг к другу, чем каждый из них по отношению к трубачу.

7.3. Коскороба

В англоязычной литературе за этим видом устойчиво утвердилось название «лебедь коскороба» (coscoroba swan). Между тем, как указывал еще Дж. Делакур, эти птицы лишь внешне напоминают лебедей общими размерами и белой окраской. Этот автор указывал на то обстоятельство, что в плане внешней морфологии коскороба характеризуется смесью признаков, присутствующих у настоящих уток Anatinae (форма клюва — см. вкладка 8*ж*), свистящих уток *Dendrocygna* и пеганок Tadorninae (окраска пуховых птенцов — см. рис. 1.6). В этой работе сделано заключение, что вид занимает промежуточное положение между трибами Dendrocygnini и Anserini (Delacour, 1959).

В схеме филогенеза гусеобразных, построенной Б. Лайвези по морфологическим признакам (скелет, трахея и птерилозис) вид помещен в базальную позицию относительно подтрибы Cygninae в качестве таксона, сестринского настоящим гусям (Livezey, 1996; рис. 1.1). Позже, с использованием молекулярных маркеров (митохондриальная ДНК), была высказана гипотеза, согласно которой коскороба есть таксон, сестринский куриному гусю *Cereopsis novaehollandiae*.

Важно заметить, что куриный гусь рассматривается в качестве вида, имеющего общего предка со всеми представителями трибы Anserini. Он помещен в одну трибу с вымершим *Cnemiornis calcitrans*. К этой же ветви относится, по мнению Ворти с соавторами, и коскороба (рис. 7.5). Если все построения, о которых идет речь, верны, то этот последний вид можно считать относящимся к древней, эволюционно

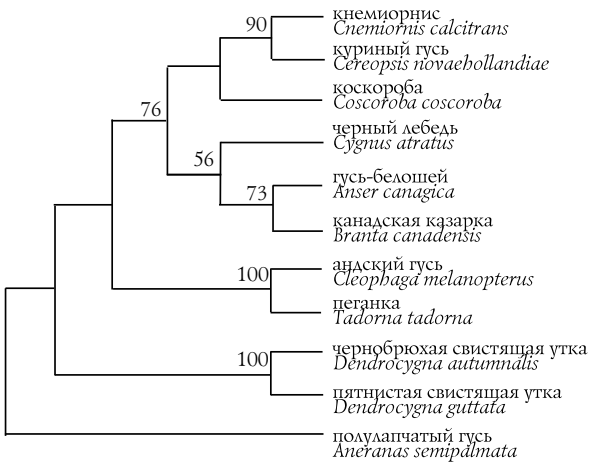


Рис. 7.5. Положение в системе коскоробы по данным морфологического и молекулярного анализа. Цифры — как на рис. 7.3. Из: Worthy et al., 1997.

угасающей ветви, представленной двумя ныне существующими монотипическими родами (*Cereopsis* и *Coscoroba*) и одним вымершим *Cnemiornis*, в котором выделяют два вида (Worthy et al., 1997).

Это обстоятельство делает особенно интересным рассмотрение поведения коскоробы в сравнении с тем, что мы видим в процветающих ныне группах лебедей и гусей. К сожалению, до недавнего времени не было проведено специальных исследований, посвященных этому вопросу. Имеются лишь краткие словесные описания, лишенные необходимой детализации (Delacour, 1959; Johnsgard, 1965). Не удалось получить достаточно развернутой картины и нам, поскольку особи, содержащиеся в Московском зоопарке, оказались на редкость неактивными в плане социального поведения и коммуникации.

Поэтому мы были вынуждены ориентироваться на скудные данные по моторике и вокализации вида, которые удалось извлечь из видеозаписей, помещенных в Youtube и на сайте Xeno-canto. Результаты, полученные в отношении моторики сигнального поведения, показаны на рис. 7.6. В позиции *а* показаны движения головы у плавающей птицы во время вокализации [источник: Youtube — Coscoroba (*Coscoroba coscoroba*); dimatteoma]. Мы приходим к выводу, что они выглядят почти идентичными тому, что приходится наблюдать в соответствующих ситуациях у черношейного «лебедя» (см. рис. 3.2А).

Характер поведения при открытом конфликте, окончившимся дракой двух птиц (рис. 7.6*в*), проиллюстрирован серией прекрасных фотографий (Youtube: coscoroba; reservacostanera). Из них следует, что поза угрозы у коскоробы резко отличается от таковой у гусей изгибом шеи: сравни рисунки 7.6*в* и 7.7. можно согласиться с Делакуром, который пишет, что в этих ситуациях положение головы и шеи сходно с тем, что характерно для шипуна, но выражено в меньшей степени.

Весьма своеобразно и положение крыльев. Они подняты очень высоко, гораздо выше, чем в позах угрозы у какого-либо вида лебе-

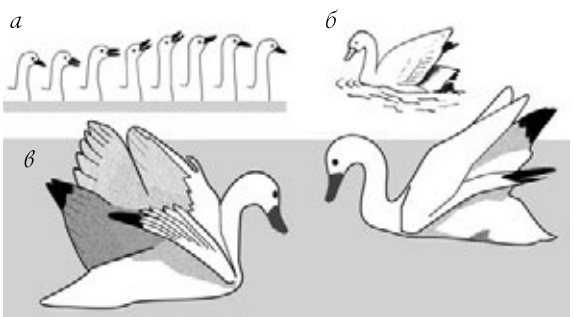


Рис. 7.6. Элементы сигнального поведения коскоробы. *а* — движения головы при вокализации; *б* — поза после коитуса (из: Johnsgard, 1965); *в* — позы при агонистическом контакте двух птиц.

дей. Здесь мы видим гораздо большее сходство с положением крыльев у гусей сразу же по окончании садки (рис. 7.7*д*, *е*). Важно подчеркнуть, что у коскоробы угрожающая поза практически идентична таковой по окончании копуляции, как это показано на рис. 7.6*в*, взятом из работы Джонсгарда.

Как было сказано в разделе 5.2, вокализация коскоробы не находит аналога в акустической продукции лебедей и в еще большей степени отличается от того, что мы видим у настоящих гусей. Аналоги звуковых сигналов этого вида обнаружены, при беглом анализе этих признаков у гусеобразных, только у древесных уток рода *Dendrocygna*. На близость коскоробы к этой группе указывает и Джонсгард, говоря об отсутствии у вида специальных телодвижений, предшествующих взлету и «церемонии триумфа» (Johnsgard, 1965: 39).

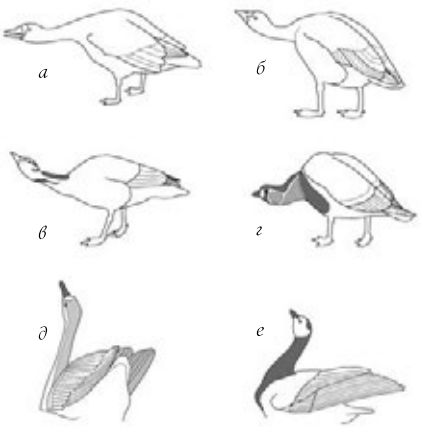


Рис. 7.7. Типичные угрожающие (*а*—*г*) и посткопуляционные (*е*, *ж*) позы у гусей: *а* — белолобый гусь *Anser albifrons*, *б* — серый гусь *A. anser*, *в* — индийский гусь *A. indicus*, *г* — краснозобая казарка *Branta ruficollis; д* — сухонос *Cygnopsis cygnoides*, *е* — белощекая казарка *Branta leucopsis* (*а*—*в*, *д* — по кадрам видеосъемки в Московском зоопарке, *г*, е — из: Johnsgard, 1965).

Особенностью вокализации вида можно считать резкие различия в акустических характеристиках вокальных сигналов самцов и самок. При той скудости исходного материала, которым мы располагаем, предварительное заключение сводится к тому, что поведение коскоробы, как и признаки ее внешней морфологии, выглядит как смесь черт, характерных для разных подразделений гусеобразных.

7.4. Общие тенденции в эволюции коммуникативного поведения лебедей

Межвидовые сопоставления взаимодействий при спаривании очевидным образом свидетельствуют об упрощении их схемы в молодой ветви таксона лебедей (северные виды) по сравнению с видами более древними, каковыми являются черный лебедь и шипун, как это

следует из всего сказанного выше. Это выражается, прежде всего, в сокращении времени подготовки к копуляции. Логически это вполне оправдано, поскольку короткий латентный период представляется более выгодным как энергетически, так и в качестве надежной антихищнической стратегии.

Очевидны также трансформации в сторону упрощения ЭДА, обслуживающих эти взаимодействия. Так, многократные поклоны с поворотами головы, свойственные шипуну, явно гомологичны существенно редуцированному их варианту в «церемонии приветствия» у северных лебедей. У них действенным стимулом к садке служит однократный тактильный контакт, тогда как у черных лебедей он должен с необходимостью поддерживаться на протяжении всего достаточно длительного взаимодействия. Все это ставит под сомнение бытующие представления об имманентном усложнении сигнальных репертуаров в ходе их эволюции за счет процесса ритуализации (см. например, Moynihan, 1970 и критику этих взглядов в работе: Панов и др., 2010).

Поскольку акустические компоненты поведения дивергируют во много раз быстрее моторных (Панов, 1989), сравнительный анализ вокализации лебедей мало что добавляет к трактовке темы о степени их филогенетической близости, разработанной на материале моторных компонент поведения. С идей упрощения сигнальных репертуаров в ходе эволюции, казалось бы, плохо согласуется обнаруженный нами факт богатства вокализации у двух молодых северных видов — кликуна и тундрового лебедя. Как было сказано в разделе *Эволюционный и таксономический аспекты* главы 5, особенности их вокализации едва ли стоит рассматривать в качестве некоего эволюционного прогресса. Все результаты нашего исследования с очевидностью показывают, что дивергенция акустического поведения далеко не всегда соответствует, количественно и качественно, степени дивергенции морфологических характеристик и моторики сигнального поведения видов.

7.5. Эпилог

В заключение следует сказать несколько слов по поводу роли сравнительно этологических исследований в попытках выявления генеалогических связей между видами и реконструкции филогенеза. Этому направлению придавали большое значение в середине прошлого века, но затем интерес к нему определенно угас. О сформировавшемся скептическом отношении к возможностям этого направления свидетельствует, в частности, сказанное в работе Б. Лайвези, многократ-

но цитированной выше. Его позицию легко понять, поскольку он концентрирует внимание на самых общих чертах поведения, таких, например, как устойчивая моногамия у гусей и лебедей и длительность сохранения у них связей с потомством. Упоминает он и о таких традиционно сложившихся понятиях, как, скажем, «церемония триумфа» (Livezey, 1996: 434)

Понятно, однако, что мы мало что сможем узнать о степени дивергенции поведения, если сопоставления будут строиться лишь с учетом того, присутствуют ли или отсутствуют в поведенческом репертуаре сравниваемых видов «церемонии триумфа» и им подобные. Понятно, что на этом пути, иллюстрируемом, в частности, классическим трудом П. Джонсгарда, где игнорируются частные детали поведения (см. с. 11–12), существенное продвижение вперед едва ли возможно.

Мы предложили иной подход, основанный на скрупулезном описании всех тонкостей видоспецифического поведения. Самым важным результатом оказалось установление того факта, что черношейный «лебедь» не является видом, принадлежащим подтрибе Cygninae. Мы полагаем, что обоснование этого вывода реальными фактами прямых наблюдений выглядит сегодня гораздо более надежным, чем «точные» данные молекулярных исследований, которые настоятельно требуют дополнительных подтверждений. Об этом говорят и сами авторы такого рода изысканий (см., например, Pointer, Mundy, 2008; об этом см. также Панов, 2011; Panov, 2011).

Гусеобразные оказываются прекрасным объектом для дальнейшего применения и совершенствования предложенного подхода, так что здесь мы видим широкое поле деятельности для всех тех, кто заинтересован в развитии наших знаний об эволюции поведения.

Литература

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. 1993. / IUDZG, IUCN/SSC. Гл.10.

Ежегодный отчет. Информационно-справочный материал о работе Московского зоопарка в 2001 году. 2002. М. 304 с.

Ежегодный отчет. Информационно-справочный материал о работе Московского зоопарка в 2002 году. 2003. М. 240 с.

Ежегодный отчет. Информационно-справочный материал о работе Московского зоопарка в 2003 году. 2004. М. 368 с.

Кищинский А.А., Томкович П.С, Флинт В.Е. 1983. Птицы бассейна Канчалана (Чукотский национальный округ) // Сб. тр. Зоол. музея МГУ. Т.21. С.3–76.

Кузнецов Е.А., Анзигитова Н.В. 2002. Гнездовая численность и летнее распределение лебедя-шипуна в СССР. Обзор // Казарка. Т.8. С.199–233.

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

Литвин К.Е., Гуртовая Е.Н., Сыроечковский Е.В. 1999. Структура популяции малых лебедей в период размножения // Казарка. Т.5. С.185–208.

Минеев Ю.Н. 2003. Гусеобразные птицы восточно-европейских тундр. Екатеринбург. 225 с.

Никитин Е.Н. 1970. Объяснение — функция науки. М.: Наука. 278 с.

Панов Е.Н. 1975. Этология — ее истоки, становление и место в исследовании поведения. М.: Знание. 64 с.

Панов Е.Н. 1978. Механизмы коммуникации у птиц. М.: Наука. 304 с.

Панов Е.Н. 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

Панов Е.Н. 1989. Гибридизация и этологическая изоляция у птиц. М.: Наука. 510 с.

Панов Е.Н. 1993. Границы вида и гибридизация у птиц // Е.Н. Панов, П.С. Томкович (ред.). Проблемы вида и гибридизация у позвоночных. Сб. тр. Зоол. музея МГУ. Т М.: Изд. МГУ..30. С.53–96.

Панов Е.Н. 2005. Судьбы сравнительной этологии // Зоол. журн. Т.84. Вып.1. С.104–124.

Панов Е.Н. 2011. Сравнительная этология и молекулярная генетика как инструменты филогенетических реконструкций (на примере каменок рода *Oenanthe*) // Зоол. журн. Т.90. Вып.4. С.470–482.

Панов Е.Н. 2014. Эволюция диалога. Коммуникация в развитии: от микроорганизмов до человека. М.: Языки славянской культуры. 400 с.

Панов Е.Н., Непомнящих В.А., Рубцов А.С. 2004. Организация песни у камышевки-барсучка, *Acrocephalus schoenobaenus* (Passeriformes, Sylviidae) // Зоол. журн. Т.83. Вып.4. С.464–479.

Панов Е.Н., Непомнящих В.А., Рубцов А.С. 2006. Организация песни у лесного конька (*Anthus trivialis,* Motacillidae) // Зоол. журн. Т.85. Вып.1. С.84–100.

Панов Е.Н., Павлова Е.Ю. 2007*а*. Сравнительная этология лебедей (*Cygnus*, Anseriformes) мировой фауны. 1. Моторные компоненты поведения // Зоол. журн. Т.86. Вып.5. С.600–619.

Панов Е.Н., Павлова Е.Ю. 2007*б*. Сравнительная этология лебедей (*Cygnus*, Anseriformes) мировой фауны. 2. Акустические компоненты поведения // Зоол. журн. Т.86. Вып.5. С.709–738.

Панов Е.Н., Павлова Е.Ю., Непомнящих В.А. 2010. Сигнальное поведение журавлей (стерха — *Sarcogeranus leucogeranus*, даурского — *Grus vipio*, японского — *Grus japonensis*) в свете гипотезы ритуализации // Зоол. журн. Т.89. Вып.8. С.978–1006.

Панов Е.Н., Целлариус А.Ю, Непомнящих В.А. 2004. Моторные координации в поведении ушастой круглоголовки (*Phrynocephalus mystaceus*; Reptilia, Agamidae): сигнальные функции и эндогенные ритмы // Зоол. журн. Т.83. Вып.8. С.971–982.

Сыроечковский Е.В. 2013. Пути адаптации трибы Anserini к обитанию в Арктике. М.: Т-во науч. изданий КМК. 297 с.+ X

Хайнд Р. 1975. Поведение животных. Синтез этологии и сравнительной психологии. М.: Мир. 855 с.

Харвей Д. 1974. Научное объяснение в географии. М.: Прогресс. 502 с.

Шрейдер Ю.А. 1976. Сложные системы и космологические принципы // Системные исследования. Ежегодник 1975. М.: Наука. С.149–171.

Щедровицкий Г.П. 1976. Проблемы построения системной теории сложного популятивного объекта // Системные исследования. Ежегодник 1975. М.: Наука. С.172–214.

Abel B. 1992. Snapping Turtle Attacks on Trumpeter Swan Cygnets in Wisconsin // The Passenger Pigeon. Vol.54. No.3. P.209–213.

Badzinski S.S. 2003. Dominance relations and agonistic behaviour of Tundra Swans (*Cygnus columbianus columbianus*) during fall and spring migration // Can. J. Zool. Vol.81. P.727–733.

Bailey R.O., Batt B.D.J. 1974. Hierarchy of waterfowl feeding with Whistling Swans // Auk. Vol.91. P.488–493.

Bailey T., Bangs E., Berns V. 1980. Back carrying of young by Trumpeter Swans // Wilson Bull. Vol.92. No.3. P.413.

Banko W.E., Schorger A.W.. 1976. Trumpeter swan // R.S. Palmer (ed.). Handbook of North American birds. Vol.2. Waterfowl, part 1. New Haven, Connecticut, USA: Yale Univ. Press. P.5–71

Banks A.N., Wright L.J., Maclean I.M.D., Hann C., Rehfisch M.M. 2008. Review of the Status of Introduced Non-Native waterbird species in the area of

the African-Eurasian waterbird agreement: 2007 update. British Trust for Ornithology,
Bartok N, Michalenko G. 2003. Wye Marsh Trumpeter Swan population: A database analysis. Univ. of Waterloo. 48 pp.
Beekman J.H., Nolet B.A., M. Klaassen 2002. Skipping swans: fuelling rates and wind conditions determine differential use of migratory stopover sites of Bewick's Swans *Cygnus bewickii* // C. Both, T. Piersma (eds.). The avian calendar: exploring biological hurdles in the annual cycle. Proc. 3rd Conf. European Om. Union, Groningen, August 2001. Ardea. Vol.90. No.3, spec. issue. P.437–460.
Black J.M. 1988. Preflight signalling in swans: A mechanism for group cohesion and flock formation // Ethology. Vol.79. P.143–157.
Black M., Gress C., Byers J.W., Jennings E., Ely C. 2010. Behaviour of wintering Tundra Swans *Cygnus columbianus columbianus* at the Eel River delta and Humboldt Bay, California, USA // Wildfowl. Vol.60. P.38–51.
Boiko D., Kampe-Persson H. 2010. Breeding Whooper Swans *Cygnus cygnus* in Latvia, 1973–2009 // Wildfowl. Vol.60. P.168–177.
Bolen E.G., Rylander M.K. 1973. Copulatory behavior in *Dendrocygna* // Southwest. Natur. Vol.18. No.3. P.348–350.
Braithwaite L.W. 1983. Ecological studies of the Black Swan III. Behaviour and social organisation // Australian Wildlife Research. Vol.8. No.1. P.135–146.
Brugger C., Taborsky M. 1994. Male incubation and its effect on reproductive success in the black swan, *Cygnus atratus* // Ethology. Vol.96. P.138–146.
Cawkel E.M, Hamilton J.E. 1961. The birds of the Falkland Islands // Ibis. Vol.103a. No.1. P.1–27.
Coleman A.E., Coleman J.T., Coleman P.A., Minton C.D.T. 2001. A 39 year study of a Mute Swan *Cygnus olor* population in the English Midlands // Ardea. Vol.89, spec. issue. P.123–133.
Coscoroba Swan *Coscoroba coscoroba*. http://www.birdlife.org/datazone/speciesfactsheet.php?id=3728m=1
Cramp S. (ed.). 1980. Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. Oxf. – L. – N.Y.: Oxford Univ. Press. Vol.1. The birds of the Western Palearctic. 772 p.
Delacour J. 1959. The waterfowl of the world. L.: Country Life Limited. 284 p.
Delacour J., Mayr E. 1945. The family Anatidae // Wilson Bull. Vol.57. P.l–55.
De Vos A. 1964. Observations on the behaviour of captive Trumpeter Swans during the breeding season // Ardea. Vol.52. P.166–189.
DNR - Mute Swans - Invading Michigan's Waters. 153-103 http://www.michigan. gov/dnr/0,4570,770_12145_59132_59333-263418--,00.html
Donne-Goussé C., Laudet V., Hänni C. 2002. A molecular phylogeny of anseriformes based on mitochondrial DNA analysis // Mol. Phylogenet. Evol. Vol.23. P.339–356.
Draft international single species action plan for the north-westEuropean population jf the Bewick's Swan *Cygnus columbianus bewickii* 2012–2022. 7th Meeting of the Aewa Standing 26–27 Nov2011, Bergen, Norway. http://www.unep-ewa.org/meetings/en/stc_meetings/stc7docs/pdf/stc7_12_draft_ssap_bewicks_swan

Eichholz M.W., Varner D. 2008. Winter ecology of Trumpeter Swans in southern Illinois. Final Reports, Cooperative Wildlife Res. Lab. 10 pp.

Einarsson O., Rees E.C. 2001 (2002). Occupancy and turnover of Whooper Swans on territories in Northern Iceland: Results of a long-term study // Waterbirds: The International Journal of Waterbird Biology 25. Special Publication 1: Proceedings of the Fourth International Swan Symposium European exotic and introduced birds. P.202–210.

http://www.hows.org.uk/inter/birds/exotics/ebirds.htm

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

Evans M.E., Sladen W.J.L. 1980. A comparative analysis on the bill markings of Whistling and Bewicks swans and out-of-range occurrences of the two taxa // Auk. Vol.97. P.697–703.

Eyton T.C. 1838. A monograph on the Anatidae or duck tribe. London: Longman, Orme, Brown, Green, Longman

Ferns P.N., Reed J.P., Gregg E.D., O'Hara C., Lang A. Sinkowski G.R. 2005. Bill knob size and reproductive effort in Common Shelducks *Tadorna tadorna* // Wildfowl. Vol.55. P.49–60.

Fitch W.T. 1999. Acoustic exaggeration of size in birds via tracheal elongation: comparative and theoretical analyses // J. Zool. Lond. Vol.248. P.31–48.

Freuchen P., Salomonsen F., 1958. The Arctic year. New York: Putnam. 440 p.

Gayet G., Guillemain M., Mesl ard F., Fritz H., Vaux V., Broyer J. 2011. Are Mute Swans (*Cygnus olor*) really limiting fishpond use by waterbirds in the Dombes, Eastern France? // J. Ornithol. Vol.152. P.45–53.

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

Gritman R.B., Jensen W.I. 1965. Avian Cholera in A Trumpeter Swan (*Olor buccinator*) // Bull. Wildlife Disease Assoc. Vol.1. P.54–55.

Hämäläinen L. 2010. Stopover duration and field site selection by whooper swan (*Cygnus cygnus*) at Lake Tysslingen, Sweden. Master Thesis in Wildlife Ecology Swedish University of Agricultural Sciences. 24 pp.

Hamling E. 2012. Michigan takes aim at mute swans; 13,500 to be eliminated. Great Lakes Echo Apr 23. http://greatlakesecho.org/2012/04/23/13500-mute-swans-to-be-eliminated-in-michigan/

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

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

Horrocks N., Perrins C., Charmantier A. 2009. Seasonal changes in male and female bill knob size in the mute swan *Cygnus olor* // J. Avian Biol. Vol.40. P.511–519.

Hoyo J. del., Elliot A., Sargatal J. (eds.). 1992. Handbook of the birds of the world. Lynx Editions. Vol.1. 696 p.

Huxley J. 1938. Threat and warning colouration with a general discussion of the biological function of colour // Proc. VIII Int. Ornithological Congress, Oxford 1934. P.430–455.

International Zoo Yearbook. 1972.
Johnsgard P. 1965. Handbook of waterfowl behaviour. L.: Cornell Univ. Press, Constable Co., Ltd. 378 p.
Johnsgard P.A. 1974. The taxonomy and relationships of the northern swans // Wildfowl. Vol.25. P.155–161.
Klaassen R.H.G., Nolet B.A., and Bankert D. 2006. Movement of foraging Tundra Swans explained by spatial pattern in cryptic food densities // Ecology. Vol.87. No.9. P.2244–2254.
Kraaijeveld D K., Carew P.J., Billing T., Adcock G.J., Mulder R.A. 2004. Extra-pair paternity does not result in differential sexual selection in the mutually ornamented black swan (*Cygnus atratus*) // Molecular Ecology. Vol.13. P.1625–1633.
Kraaijeveld K., Mulder R.A. 2002. The function of triumph ceremonies in the Black Swan // Behaviour. Vol.139. P.45–54.
LaMontagne J.M., Jackson L.J., Barclay R.M.R. 2003. Characteristics of ponds used by trumpeter swans in a spring migration stopover area // Can. J. Zool. Vol.81. No.11. P.1791–1798.
Limpert R.J., Earnst S.L. 1994. Tundra Swan // The birds of North America. No.89. P.1–19.
Livezey B.C. 1996. A phylogenrtic analysis of geese and swans (Anseriforemes: Anserinae)? Including selected fossil species // Syst. Biol. Vol.45. No.4. P.415–450.
Lorenz K. 1941. Verglieshende Bewegungsstudien an Anatinen // J. Ornithol. Bd.89 (Suppl.). S.194–294.
Lorenz K. 1951–1953. Comparative studies on the behaviour of the Anatinae // Avic. Mag. Vol.57. P.157–182; Vol.58. P.8–17, 61–72, 86–94, 172–184; Vol.59. P.24–34, 80–91.
McCarthy E.M. 2006. Handbook of avian hybrids of the world. Oxford Univ. Press. 583 p.
McKinney F. 1992. Courtship, pair formation, and signal systems // B.D.J. Batt, A.D. Afton, M.G. Anderson, C.D. Ankney, D.H. Johnson, A. Kadlec, G.L. Krapu (eds.). Ecology and management of breeding waterfowl. University of Minnesota Press, Minneapolis. P.214–250.
Moynihan M. 1970. Control, suppression, decay, disappearance and replacement of displays // J. Theor. Biol. Vol.29. P.85–112.
Nauertz S.T. 1992. Peck-order formation in decoy-reared Trumpeter Swans // The passenger Pigeon. Vol.54. No.3. P.203–207.
Nelson C.H. 1976*a*. A key to downy cygnets with analysis of plumage characters // Wilson Bull. Vol.88. No.1. P.4–14.
Nelson C.H. 1976*б*. The color phases of downy Mute Swans // Wilson Bull. Vol.88. No.1. P.1–3.
Newth J., Colhoun K., Einarsson O., Hesketh R., McCelwaine G.,Thorstensen S., Petersen A., Wells J., Rees E. 2007. Winter distribution of Whooper Swans *Cygnus cygnus* ringed in four geographically discrete regions in Iceland between 1988 and 2006: an update // Wildfowl. Vol.57. P.98–119.

Northcote E.M 1988. An extinct "swan-goose" from the pleistocene of Malta // Palaeontology. Vol.31. No.3. P.725–740.

Nuñez M.A., Logares R. 2012. Black Swans in ecology and evolution: The importance of improbable but highly influential events // Ideas in Ecology and Evolution. Vol.5. P.16–21.

Ohio Division of Wildlife. Life History Notes. Trumpeter Swan. http://www.dnr.state.oh.us/Portals/9/pdf/pub381.pdf

Oyler-McCance S.J., Ransler F.ABerkman., L.K., Quinn T.W. 2007. A rangewide population genetic study of trumpeter swans // Conserv. Genet. Vol.8. P.1339–1353.

Pacific flyway management plan for the western population of Tundra Swan. http://pacificflyway.gov/Documents/Wts_plan.pdf

Panov E.N. 2011. Comparative ethology and molecular genetics as tools for phylogenetic reconstruction: the example of the genus *Oenanthe* // Biol. Bull. Vol.38. No.8. P.809–820.

Perrins C.M., McCleery R.H. 1997. Pairing behaviour in a colony of mute swans *Cygnus olor* // Wildfowl. Vol.47. P.31–41.

Petrie S.A, Francis C.M. 2003. Rapid increase in the lower Great Lakes population of feral mute swans: a review and a recommendation // Wildlife Society Bulletin. Vol.31. No.2. P.407–416.

Petrie S.A., Wilcox K.L. 2003. Migration chronology of Eastern-Population Tundra Swans // Can. J. Zool. Vol.81. P.861–870.

Phillips J.C. 1928. Another "swoose" or swan x goose hybrid // Auk. Vol.45. P.39–40.

Pointer M.A., Mundy N.I. 2008. Testing whether macroevolution follows microevolution: Are colour differences among swans (*Cygnus*) attributable to variation at the *MC1R* locus? // BMC Evolutionary Biology. 8:249 7 pp.

Price A.L. 1994. Swans of the World: In Nature, History, Myth & Art. Council Oak Books. 195 pp.

Quintana R.D., Cirelli V., Ordeira J.L. 2000. Abundance and spatial distribution of bird populations at Cierva Point, Antarctic Peninsula // Marine Ornithology. Vol.28. P.21–27.

Rees E.C. 2006. Bewick's Swan., London: T & A.D. Poyser.

Rees E.C., Belousova A.V. 2006. Long-term study of Bewick's Swans *Cygnus columbianus bewickii* nesting in the Nenetskiy State Nature Reserve, Russia: preliminary results and perspectives // G.C. Boere, C.A. Galbraith, D.A. Stroud (eds.). Waterbirds around the world. The Stationery Office. Edinburgh. UK. P.155–156.

Robertson G.J, Cooke F. 1999. Winter philopatry in migratory waterfowl // Auk. Vol.116. No.1. P.20–34.

Schlatter R.P., Navarro R.A., Corti P. 2001 (2002). Effects of El Niño Southern Oscillation on Numbers of Black-Necked Swans at Río Cruces Sanctuary, Chile // Waterbirds: The International Journal of Waterbird Biology 25, Spec. Publ 1. Proceedings of the Fourth International Swan Symposium. P.114–122.

Scott D.K 1980. Functional aspects of the pair bond in winter in Bewick's Swans (*Cygnus columbianus bewickii*) // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol.7. P.323–327.

Scott D.K. 1984. Winter territoriality of Mute Swans *Cygnus olor* // Ibis. Vol.126. No.2. P.168–176.

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

Silva-García C.M., Brewer G.L. 2007. Breeding behavior of the Coscoroba Swan (*Coscoroba coscoroba*) in El Wali Wetland, Central Chile // Ornithol. Neotropical. Vol.18. P.573–585.

Sladen W.J.L, Kistchinski A.A. 1976. US/USSR cooperation in waterfowl migration studies, 1974–1976 // G.V.T. Matthews, Yu.A Isakov (eds.). Proc. Symp. Mapping Waterfowl Distrib. Migrat. and Habit. Intern. Waterfowl Res. Bureau XXII Annu. Execut. Board Meet., Alusta, Crimea, USSR, 16–22 Nov. P.337–352.

Sladen W.L., Shire G., Cannif R. 2001. Hybridization in the northern swans. Fourth Intern. Swan Symposium. Eighteenth Trumpeter Swan Society Conference. Warrenton, Virginia, USA.

St John J., Cotter J.P., Quinn T.W. 2005. A recent chicken repeat 1 retrotransposition confirms the Coscoroba-Cape Barren goose clade // Mol. Phylogenet. Evol. Vol.37. P.83–90.

Taleb N.N. 2007. The Black Swan: The Impact of the Highly Improbable. 1st edition. Random House, London.

Stickney A.A., Anderson B.A., Ritchie R.J., King J.G. 2002. Spatial distribution, habitat haracteristics and nest-ite selection by Tundra Swans on the Central Arctic Coastal Plain, Northern Alaska // Waterbirds: The Int. J. Waterbird Biol. 25. Special Publication 1: Proceedings of the Fourth International Swan Symposium, 2001. P.227–235.

Tatu K.S. 2006. An Assessment of Impacts of Mute Swans (*Cygnus olor*) on Submerged Aquatic Vegetation (SAV) in Chesapeake Bay, Maryland. Ph.D. Dissert. Division of Forestry and Natural Resources. Morgantown, West Virginia.

Travsky A., Beauvais G.P. 2004. Species assessmeent for the Trumpeter Swan (*Cygnus buccinator*) in Wyoming. United States Department of the Interior Bureau of Land Management Wyoming State Office Cheyenne, Wyoming 29 pp.

http://www.blm.gov/pgdata/etc/medialib/blm/wy/wildlife/animal-assessmnts. Par.56489. File.dat/TrumpeterSwan.pdf

Trumpeter Swan – Wisconsin All-Bird Conservation Plan. www.wisconsinbirds.org/plan/species/trus.htm

Varner D.M., Eichholz M.W. 2012. Annual and seasonal survival of Trumpeter Swans in the Upper Midwest // J. Wildlife Manag. Vol.76. P.1. P.129–135.

Wilk R.J. 1988. Distribution, abundance, population structure and productivity of Tundra Swans in Bristol Bay, Alaska // Arctic. Vol.41. No.4. P.288–292.

Wilk R.J. 1993. Observations on sympatric tundra, *Cygnus columbianus*, and trumpeter swans, *C. buccinator*, in north-central Alaska, 1989–1991 // Can. Field-natur. Vol.107. No.1. P.64–68.

Wilson E.O. 1976. Animal communication // Progress in psychobiology. Reading from Scientific American. San Francisco: W.H. Freeman and Co. P.325–332.

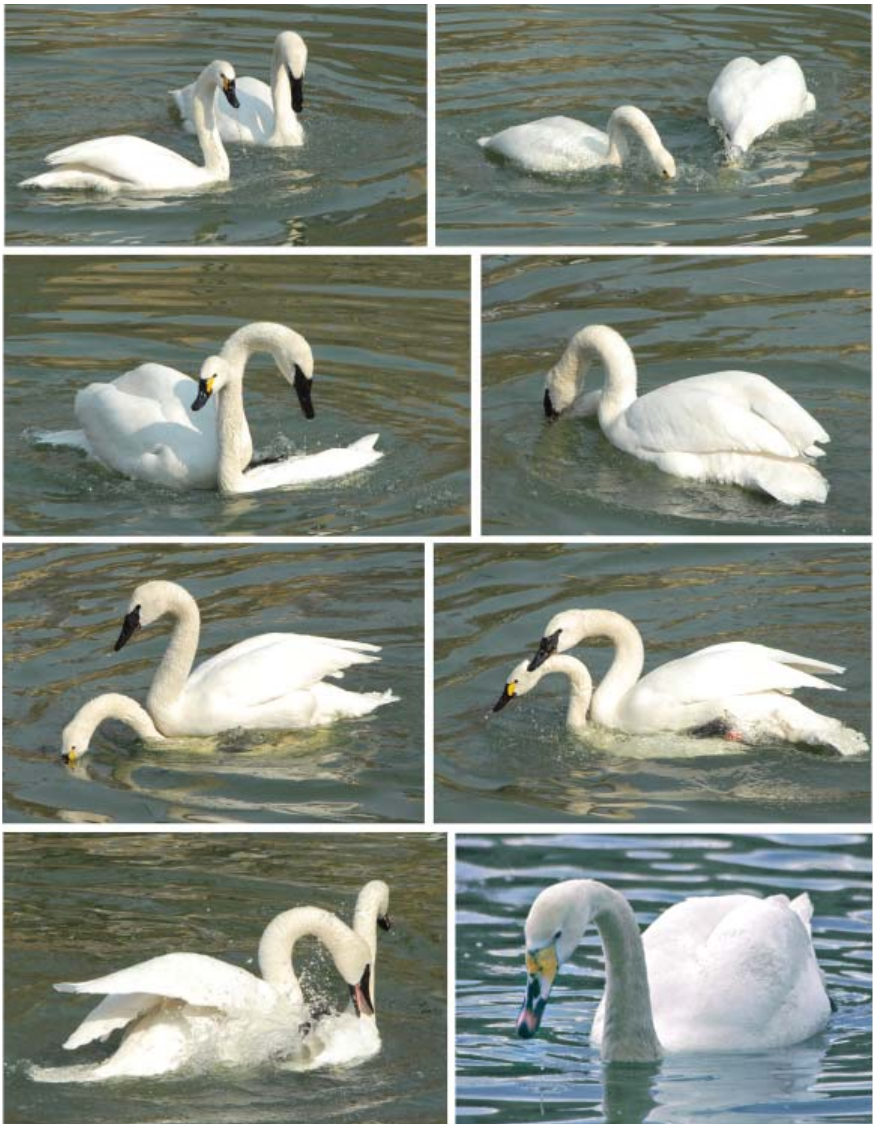
Worthy T.H., Holdaway R.N., Sorensen M.D., Cooper A.C. 1997. Description of the first complete skeleton of the extinct New Zealand goose *Cnemiornis culcitruns* (Aves: Anatidae), and a reassessment of the relationships of *Cnemiornis* // J. Zool., Lond. Vol.243. P.695–723.

Вкладка 1. Обстановка в местах сбора данных. Вверху — большой пруд Московского зоопарка. Внизу — главный водоем в заповеднике Аскания-Нова.

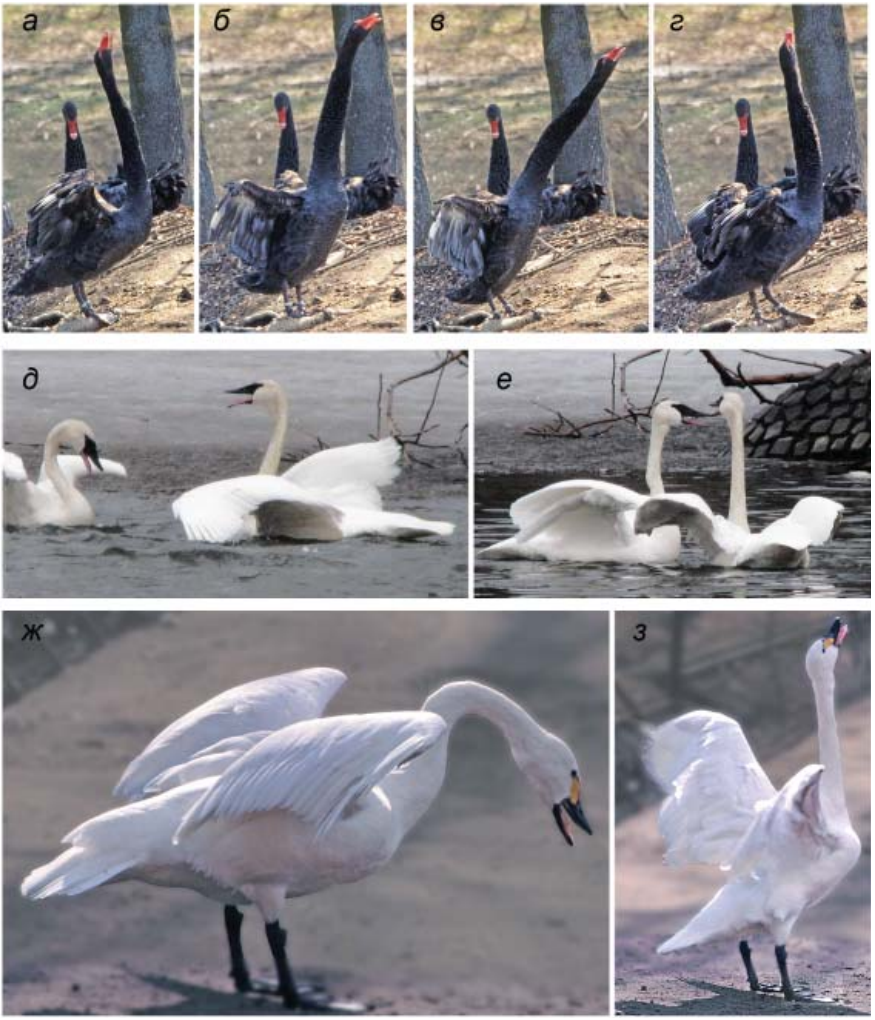
Вкладка 2. Разнообразие внешнего облика лебедей. *а* — черношейный лебедь *Cygnus melanocoryphus*; *б* — черный лебедь *C. atratus*; *в* — шипун *C. olor*; *г* — евразийский тундровый лебедь *C. columbianus bewicki*; *д* — то же, на заднем плане американский тундровый лебедь *C. c. columbianus*; *е* — кликун *C. cygnus*; *ж* — кликун первогодок; *з, и* — трубач *C. buccinator*. Фото авторов.

Вкладка 3. Вверху — пара трубачей с подрастающими птенцами. Внизу — церемония приветствия у шипунов с участием взрослой птицы и особи на втором году жизни (справа). Фото авторов.

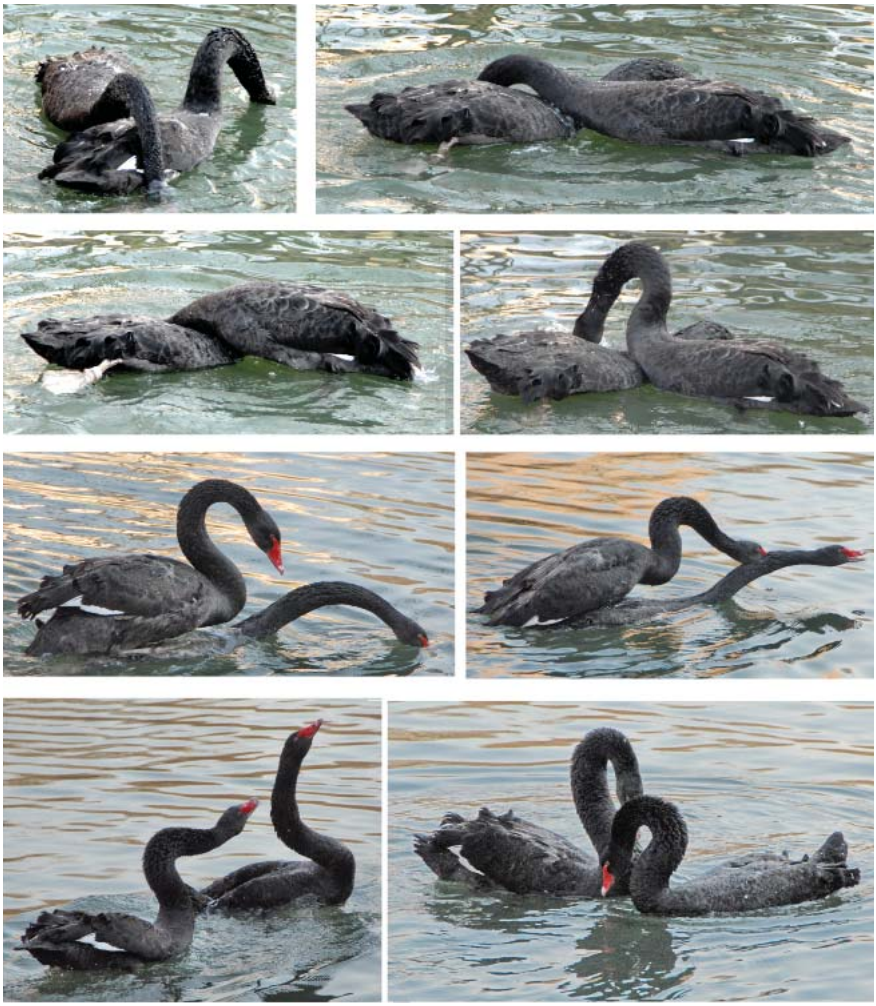
Вкладка 4. Межвидовой антагонизм. *а* — шипун пытается третировать тундровых лебедей (питомник Московского зоопарка); *б* — взаимные угрозы самцов шипуна и черного лебедя (Аскания-Нова); *в* — угрожающая поза черного лебедя (там же); *г* — самец шипун избивает черного лебедя (там же). Фото авторов.



Вкладка 5. Попытка копуляции самца трубача с американским тундровым лебедем (фото В. Романовского). Справа внизу — гибрид шипуна и кликуна Фото авторов.



Вкладка 6. Моторика при дуэтной вокализации (так называемая «церемония триумфа»). Исполнение ее в одиночку самцом черного лебедя (*а—г*), самка сидит на гнезде) и тундровым лебедем (*ж*, *з*). В позициях *д* и *е* показано взаимодействие с дуэтной вокализацией у пары трубачей. Фото авторов.



Вкладка 7. Поведение при спаривании у черного лебедя. Фото В. Романовского

Вкладка 8. Вверху — эластичная структура в основании надклювья у черношейного лебедя: *а—г* — преобразование тканей в этой области в ходе постнатального онтогенеза; *д* — отсутствие резко выраженного полового диморфизма по этому признаку; *е* — общий вид образования (все фотографии с сайта «*black necked swan pictures*». Внизу — коскороба: общий вид (*ж*) и самец со строительным материалом для гнезда (*з*). Фото авторов.