

УДК 598.413

**УСТАНОВЛЕНИЕ И ПОДДЕРЖАНИЕ СОЦИАЛЬНЫХ СВЯЗЕЙ
В ГРУППАХ КРАСНОЗОБЫХ КАЗАРОК В УСЛОВИЯХ НЕВОЛИ**

И. А. Володин

У многих моногамных видов птиц, не имеющих полового диморфизма, отмечаются нарушения в образовании пар, особенно в условиях неволи. У гусеобразных и чайковых в сезон размножения часто регистрируют образование «пар» из однополых птиц (Lorenz, 1966; Fabri-

cius, 1981; Hunt et al., 1984) либо группировок большого состава с преобладанием как самцов, так и самок (Lorenz, 1966; Fabricius, 1981; Fabricius, Boud, 1985). Поскольку аномалии в репродуктивном поведении могут снижать репродуктивный успех вида в целом, мы предприняли изучение таких группировок у краснозобых казарок (*Rufibrenla ruficollis* Pall.) в рамках работы по их разведению в неволе. Основное внимание мы уделяли причинам возникновения союзов между птицами и поведенческим механизмам, лежащим в основе образования и функционирования таких объединений.

Методика

Наблюдения за двумя группами краснозобых казарок проводили с 1 апреля по 30 июня 1985 г. в Московском зоопарке. Все казарки были половозрелыми, не имеющими опыта размножения в неволе. Часть птиц была отловлена летом 1983 г. на л-ове Таймыр, другие были потомками размножившихся в неволе казарок. Для индивидуального опознания все птицы были помечены наборами цветных ножных колец.

До 7 марта все казарки содержались общей стаей, затем они были разделены на две группы. Группа 1—5 самцов, 4 самки (одна из них подсажена во время наблюдений) — содержалась в вольере площадью 400 м² с водоемом около 40 м². Группа 2—10 самцов, 3 самки (1 самец и 2 самки подсажены во время наблюдений) — содержалась в вольере площадью 2000 м² с водоемом 1300—1400 м², совместно с другими водоплавающими.

Всего было проведено 77 ч наблюдений за первой группой и 87 ч за второй. Для регистрации взаимоотношений между птицами применяли методы сплошного протоколирования и наблюдения за «фокальным» животным (Altman, 1974). Весь 3-месячный период наблюдений был разделен на 13 равных недельных интервалов.

Репертуар демонстраций, используемых при коммуникации между краснозобыми казарками, в целом сходен с описанным для канадских казарок (Кюрман, 1968; Radésáter, 1974). Детальному описанию поз и взаимодействий будет посвящена отдельная статья.

Социальную активность отдельных птиц в группах казарок мы оценивали по числу взаимодействий, инициированных ими за определенный промежуток времени. Поскольку мы объединяли вместе совершенно различные взаимодействия (от агонистических до триумфальной церемонии и половых), получаемая величина была названа суммарной социальной активностью особи. Длительность взаимодействий между краснозобыми казарками довольно значительна, поэтому у нас практически не возникало сложностей в определении инициатора взаимодействий, и ошибка применяемого показателя была минимальной.

Пространственные взаимоотношения между казарками мы описывали, вычисляя долю времени, проведенного птицами на расстоянии <1 м друг от друга. Этот показатель назван нами коэффициентом пространственной близости, выражен он в процентах. Небольшие группы казарок (2—3 особи), поведенческие и территориальные связи между членами которых были прочнее, чем между птицами этих групп и остальными особями этого вида, мы будем далее называть альянсами. Условно мы подразделили альянсы на парные (разнополые пары казарок) и аномальные (тройки птиц и самцовые пары).

Для определения корреляции между изменениями социальной активности отдельных птиц использовали коэффициент попарной корреляции Спирмана (Рокицкий, 1973).

Результаты

В процессе работы в обеих группах казарок мы отметили образование 8 альянсов. В группе 1 сформировались две нормальные пары, одна самцовая и одна тройка, состоящая из самца и двух самок (альянсы 1, 2, 4 и 6 соответственно). В группе 2 мы наблюдали лишь одну нормальную пару, одну самцовую и две тройки, каждая из которых включала двух самцов и одну самку (альянсы 3, 5, 7 и 8), еще три самца не входили ни в одну группировку. Все альянсы краснозобых казарок существовали до конца периода наблюдений, совпавшего с началом линьки.

Механизм установления связи между партнерами в альянсах был сходным во всех случаях и основывался на постепенном вовлечении в исполнение демонстраций триумфальной церемонии всех членов будущей группировки (о структуре и функциях демонстрации триумфальной церемонии у гусей см. Lorenz, 1966; Radesäter, 1974). Исключение составляли самцовые пары: в них демонстрации триумфальной церемонии даже после установления связи между птицами почти всегда производил лишь один (активный) самец.

Одна из троек краснозобых казарок (альянс 8) была сформирована из 3 сибсов — 2 самцов и 1 самки, причем социальная и территориальная связи между самцами были более прочными, чем между каждым из них и самкой. Другая тройка такого же состава возникла на основе разнополой пары казарок, в которую в самом начале сезона наблюдений сумел встроиться второй самец (альянс 7). Последняя тройка казарок из 1 самца и 2 самок (альянс 6) также сначала существовала как пара, в которую на второй неделе наблюдений встроилась вторая, крайне агрессивная самка, которая стала активно отгонять первую самку от самца. Что касается самцовых пар, то все они возникали по инициативе одного из самцов (более активного), и сильное различие активности партнеров сохранялось до конца наблюдений.

Таблица 1

Поведенческая активность краснозобых казарок до и после образования субгруппировок (контактов/ч)

№ субгруппировки	Пол	Поведенческая активность	
		до	после
1	♂♂	3,47	30,64
		X	18,23
2	♂♂	9,64	4,62
		0,67	1,57
3	♂♂	4,58	17,59
		1,37	9,27
4	♂♂	9,21	16,67
		1,16	1,26
5	♂♂	5,31	34,09
		0,35	1,28
6	♂♀	11,64	46,97
		3,12	25,18
7	♂♀	4,10	5,34
		6,76	26,44
8	♂♀	4,05	19,40
		1,59	14,15
	♂♀	3,67	24,98
		0,93	24,43
		1,37	9,27

Таблица 2

Коэффициенты пространственной близости краснозобых казарок в субгруппировках до и после их образования (в %)

субгруппировки	Коэффициент пространственной близости	
	до	после
1	X	76,89
2	32,50	30,11
3	13,75	88,21
4	13,75	74,03
5	0,63	46,50
6*	27,50	38,70
7*	23,33	44,25
8*	61,46	71,20

* Для троек указано среднее значение, рассчитанное по трем возможным парным сочетаниям.

После установления связи между партнерами у казарок резко увеличивались величина социальной активности (табл. 1) и коэффициент пространственной близости партнеров (табл. 2). Социальная активность некоторых птиц увеличилась более чем на порядок, и только для самца из альянса 2 отмечено 2-кратное снижение активности. Это увеличение происходило в основном за счет резкого возрастания числа триумфальных церемоний, производимых птицами в одиночку или совместно. Время, проводимое птицами вблизи друг друга, также увеличилось в

несколько раз, особенно для казарок из разнополых и самцовых пар (за исключением птиц, входящих в альянс 2).

Каким образом птицы выбирали себе партнеров из состава членов группы? Активная роль при образовании группировок всегда принадлежала самцам, поэтому мы решили сопоставить величину общей социальной активности самцов до образования альянсов и последовательность их образования (табл. 3). Как видно, величина активности

Таблица 3

Поведенческая активность краснозобых казарок до образования субгруппировок (контактов/ч) и время образования субгруппировок (в неделях от начала наблюдений)

Группа 1	Номер субгруппировки	6	2	4	1
	Время образования субгруппировки	II	III	V	V
	поведенческая активность	♂♂	11,64 —	9,64 —	9,21 1,16
♀♀		4,10 3,12	0,67 —	— —	X* —
Группа 2	Номер субгруппировки	7	8	3	5
	Время образования субгруппировки	IV	V—VII	VII	IX
	поведенческая активность	♂♂	6,76 4,05	3,67 0,93	4,58
♀♀		1,59	1,37**	1,37*	—

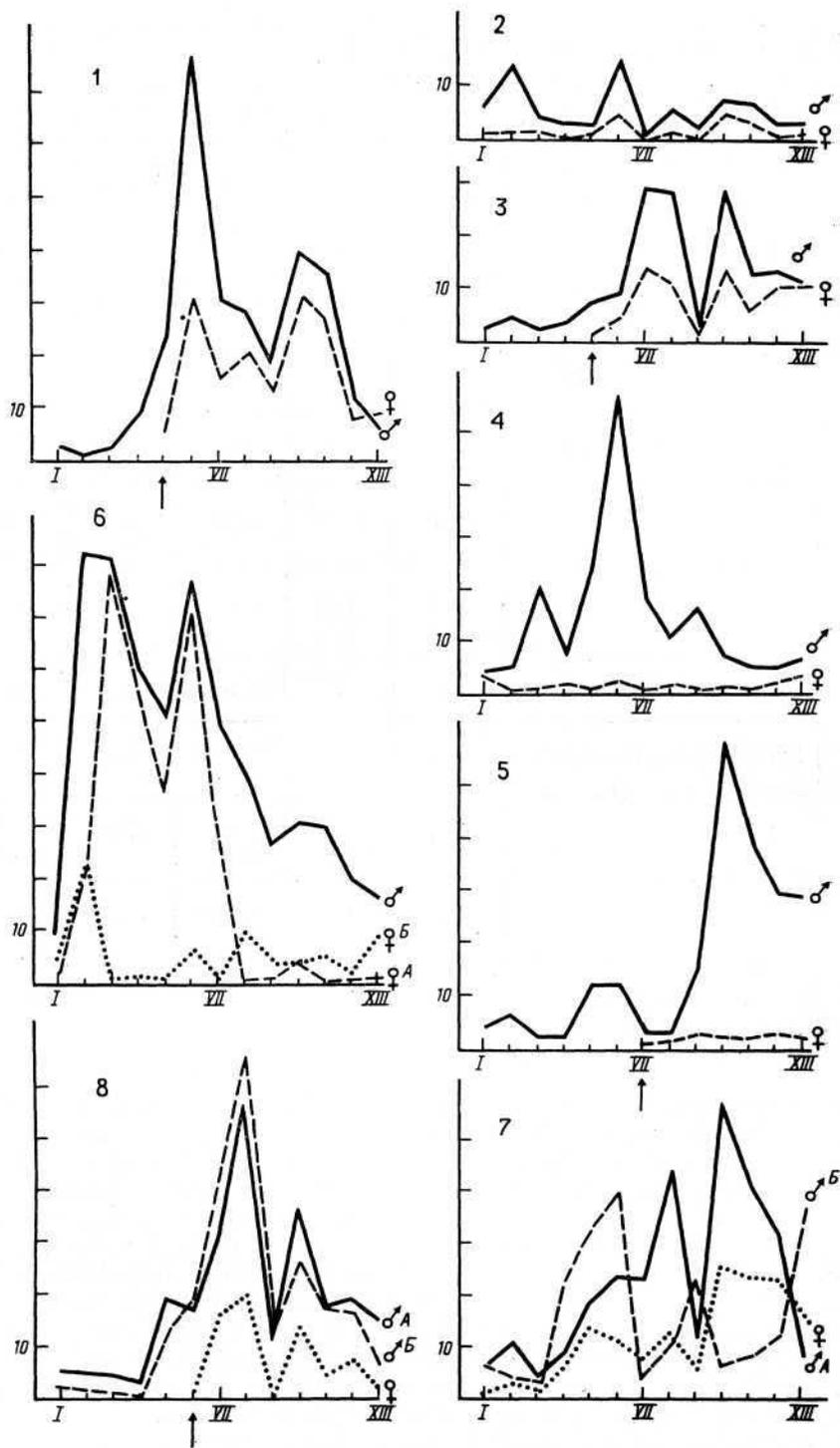
* Птица подсажена на V нед.

** Птица подсажена на VI нед.

*** Птица подсажена на VII нед.

будущих партнеров самцовых пар (альянсы 4 и 5) сильно различалась и до образования этих союзов, причем в обоих случаях активность одного из них (пассивного) была минимальной среди самцов группы. Кроме того, заметно, что в группе 1 время образования альянсов зависело от величины активности будущих партнеров, особенно самцов. Чем выше она была, тем раньше казарки образовывали союз, причем более активные самцы устанавливали связь с более активными самками. В группе 2 зависимость между уровнем социальной активности и временем образования альянсов наблюдалась только среди самок, хотя и в этой группе самый активный самец первым образовал альянс. По-видимому, на время образования остальных союзов повлияло время выпуска в группу птиц, впоследствии вошедших в них.

По величине социальной активности членов каждого альянса можно разделить на активных и пассивных (табл. 1). Самцы всегда были более активны, чем самки, входящие в те же союзы. Однако при сравнении разнополых особей из разных альянсов картина была несколько иной. Так, активность самца из альянса 2 была значительно ниже,



Изменения поведенческой активности партнеров в восьми субгруппировках краснозобых казарок:

на оси абсцисс — время в неделях (с I по XIII); на оси ординат — степень поведенческой активности казарок (контактов/ч); стрелкой отмечены подсадки птиц в группы

чем активность самок из альянсов 1 и 3. Социально пассивные члены группировок являлись как бы центрами поведенческой активности. Кроме этого, как правило, именно пассивные члены альянса определяли ритм и направление его перемещений, т. е. выполняли в нем роль лидера.

Несмотря на наличие в составе некоторых альянсов птиц одного пола, агрессии между ними мы почти не наблюдали, за исключением группировки 6, где между самками существовала постоянная конкуренция за возможность исполнения триумфальной церемонии совместно с самцом, вылившаяся в яркую агрессию одной птицы против другой. Интересно, что симпатии самца были в большей мере направлены на подчиненную самку.

Нормальное половое поведение, завершавшееся спариванием, мы неоднократно наблюдали в альянсах 2, 3, 6 и 7. Переход от предкопуляторных демонстраций к спариванию всегда происходил по инициативе самок. Партнеры группировок 1, 4 и 8 производили лишь предкопуляторные демонстрации.

Графики изменений социальной активности казарок в разных альянсах в течение периода наблюдений представлены на рисунке. В разнополых парах (альянсы 1, 2, 3) после установления связи между партнерами изменения активности самки всегда совпадали с изменениями активности самца, т. е. наблюдалась синхронизация социальной активности партнеров (табл. 4). Синхронизация активности выражалась в основном в совместном исполнении птицами демонстраций триумфальной церемонии, число которых резко возросло после образования союза (табл. 1). В самцовых парах (альянсы 4 и 5), напротив, не наблюдалось никакой синхронизации активности между партнерами: активность одного из самцов была практически полностью подавлена. В тройках казарок активность изменялась более сложным образом. В альянсе 6 активность самки А практически совпадала с активностью самца до того, как она была отсажена из группы на два дня на VII нед. наблюдений. Активность самки Б в этот период была подавлена в основном за счет агрессии со стороны самки А. При возвращении самки А в группу ее активность катастрофически упала, несмотря на то, что пространственная близость с самцом и второй самкой сохранилась. В альянсе 7 изменения активности самки были синхронизированы с соответствующими изменениями активности лишь одного самца А; корреляция с самцом Б была недостоверна (табл. 4). После образования этого альянса активность двух самцов изменялась сначала синхронно, но начиная с VII нед. стала изменяться в противофазе (рисунок). Чем это было вызвано, неясно, поскольку агрессивных взаимодействий между самцами мы не наблюдали. В альянсе 8 активность всех трех птиц

Таблица 4

Коэффициенты корреляции изменений поведенческой активности краснозобых казарок в течение всего периода наблюдений

№ subgroupировки	Сравниваемые птицы	Коэффициент корреляции
1	♂ — ♀	0,867*
2	♂ — ♀	0,729*
3	♂ — ♀	0,867*
4	♂ — ♂	-0,363
5	♂ — ♂	0,464
6	♂ — ♀А	0,757*
	♂ — ♀Б	-0,159
	♀А — ♀Б	-0,479
7	♂А — ♀	0,742*
	♂Б — ♀	0,330
	♂А — ♂Б	0,077
8	♂А — ♀	0,952*
	♂Б — ♀	0,810*
	♂А — ♂Б	0,912*

* Достоверная положительная корреляция ($p < 0,05$).

В альянсе 7 изменения активности самки были синхронизированы с соответствующими изменениями активности лишь одного самца А; корреляция с самцом Б была недостоверна (табл. 4). После образования этого альянса активность двух самцов изменялась сначала синхронно, но начиная с VII нед. стала изменяться в противофазе (рисунок). Чем это было вызвано, неясно, поскольку агрессивных взаимодействий между самцами мы не наблюдали. В альянсе 8 активность всех трех птиц

изменялась сходным образом. Видимо, это было связано с наличием прочных родственных связей между членами этого союза. Таким образом, за исключением последнего случая, активность разнополых партнеров во всех альянсах изменялась синхронно, а активность партнеров одного пола изменялась либо в противофазе, либо у одного из них была подавлена.

Обсуждение

Влияние полового состава группы на образование аномальных альянсов у краснозобых казарок

Одна из возможных причин образования аномальных альянсов у птиц — неравное соотношение особей разного пола в группе. Так, M. R. Conover и J. G. L. Hunt (1984) экспериментальным путем на делаверских (*Larus delawarensis*) и калифорнийских (*L. californicus*) чайках установили, что наиболее вероятной причиной появления пар из двух самок у этих видов является нехватка самцов. K. Lorenz (1966) и E. Fabricius (1981) отмечали, что в полувольных условиях гомосексуальные самцовые пары у серых гусей (*Anser anser* L.) часто возникали при избыточном числе половозрелых самцов или являлись следствием затянувшейся связи сибсов. Так, в группе 2 с более чем 3-кратным преобладанием самцов образовалась лишь одна нормальная пара казарок. Три других альянса состояли в общей сложности из пяти активных самцов и всего двух самок. В обеих группах самцовые пары образовывались в последнюю очередь, после того как все самки вошли в состав других альянсов. Таким образом, образование аномальных группировок у краснозобых казарок в большой степени связано с недостатком самок при наличии активных самцов, могущих и желающих образовать пару. Родственные связи между птицами также имеют значение — одна из наших троек состояла из сибсов (альянс 8).

Процесс образования аномальных союзов

Процесс образования самцовых пар и троек у серого гуся подробно рассмотрен в работе K. Lorenz (1966). По мнению этого исследователя, связь на основе совместного исполнения триумфальной церемонии может возникнуть между двумя гусаками вследствие ошибки в опознании пола из-за отсутствия полового диморфизма. Оба партнера такой самцовой пары проявляют сходное поведение, совместно исполняют триумфальную церемонию. Образование троек из двух самцов и одной самки у серых гусей происходит путем очень постепенного, ненавязчивого вовлечения самки в триумфальные демонстрации самцов (Lorenz, 1966). J. G. L. Hunt с соавторами (1984), посвятивший специальную работу сравнительному изучению поведения партнеров в парах самец — самка и самка — самка у западных чаек (*Larus occidentalis*), также не смог найти достоверных различий в поведении партнеров гомосексуальных пар. Однако E. Fabricius (1981) отмечает, что у содержащихся в полувольных условиях серых гусей в самцовых парах один самец играл роль самца, а другой был пассивен. Последовательность поз и движений при образовании гомосексуальных пар была аналогична таковой при образовании разнополых пар.

У краснозобых казарок поведение самцов — членов самцовых пар — сильно различалось; активность одного всегда преобладала над

активностью второго в несколько десятков раз (табл. 1). Мы крайне редко регистрировали совместное исполнение демонстрации триумфальной церемонии обоими самцами. Все тройки краснозобых казарок возникали на основе нормальных разнополых пар, как было описано выше, а не пар из двух самцов (Logenz, 1966). Вместе с тем одна из наших троек, образованная самцами (8), была очень похожа на тройки, описанные Logenz. Вероятно, такие различия в данных, касающихся процесса образования группировок, объясняются родственными связями между птицами, которые не всегда принимаются во внимание исследователями.

Влияние активности казарок на образование связи между партнерами

Сравнение величин социальной активности будущих партнеров до образования альянсов и последовательность их образования (табл. 3) привело нас к ряду заключений. По нашему мнению, на выбор активным самцом партнера или партнеров влияет наличие самок и активность, проявляемая каждой из них. Активные самцы могут каким-то образом оценивать социальную активность самок и вследствие этого образовывать пары с определенными птицами. В подтверждение этой гипотезы можно привести тот факт, что пассивные самцы в самцовых парах до их образования имели очень низкий уровень социальной активности, и, поскольку у краснозобых казарок нет полового диморфизма, могли быть ошибочно приняты за самок своими будущими партнерами.

С другой стороны, связь между активностью самцов и последовательностью образования альянсов в группах краснозобых казарок (табл. 3) можно объяснить тем, что на начальных этапах существования группы социальная активность самца довольно четко определяет его положение в системе взаимоотношений с другими особями, т. е. чем выше активность самца, тем более высокий иерархический ранг он занимает. Высокоранговые самцы имеют больше возможностей первыми образовать пару, поскольку они могут активно пресекать попытки ухаживания у других самцов группы.

Влияние активности казарок на поддержание связи между партнерами

После образования альянсов время, проводимое партнерами вблизи друг друга, значительно увеличивается (табл. 2) и, по-видимому, казарки становятся более чувствительными к социальному влиянию, исходящему от партнера. Влияние это может быть как стимулирующим, так и подавляющим социальную активность партнеров, в зависимости от пола входящих в группировку птиц. Нам кажется, что именно этим можно объяснить факты синхронизации социальной активности разнополых партнеров и подавления активности партнеров одного пола, наблюдаемые в альянсах краснозобых казарок (рисунок; табл. 4). Мы не можем сказать, какой механизм лежит в основе стимулирования — подавления активности у этого вида, но можно предположить, что он основан на психофизиологических процессах стимуляции и подавления «подобного подобным» (Гольцман, 1983).

В аспекте взаимовлияния партнеров друг на друга интересен единственный наблюдавшийся нами факт снижения социальной активности самца после образования пары (альянс 2; табл. 1). В начале периода

наблюдений активность, проявляемая этим самцом, была второй по величине среди самцов группы 1, и он быстро образовал пару с самкой (табл. 3). Активность самки перед образованием пары была очень низкой. После образования пары ее активность несколько возросла, а активность самца упала в два раза; он стал самым низкоранговым самцом в группе 1 после пассивного самца из самцовой пары. По-видимому, это было вызвано крайне слабой активностью самки при исполнении демонстраций триумфальной церемонии. Самка очень редко присоединялась к этим демонстрациям самца, в результате чего его активность быстро затухла. На наш взгляд, это было следствием слабой чувствительности самки к социальной стимуляции, исходящей от партнера. Пространственная связь между партнерами этой пары тоже была выражена слабо (табл. 2). Несмотря на это, активность птиц изменялась синхронно (рисунок), и пара нормально просуществовала до начала линьки.

Поскольку все поведение, предшествующее размножению, можно представить как процесс все более углубляющейся синхронизации поведения двух особей, обнаруженное нами у краснозобых казарок явление синхронизации активности самца и самки в альянсах может свидетельствовать о нормальном развитии поведения, предшествующего размножению. Это подтверждает и факт нормального протекания полового поведения в двух разнополых парах и двух тройках краснозобых казарок.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гольцман М. Е. 1983. Принцип стимуляции «подобного—подобным» и его роль в регуляции поведения // Мат-лы 3-й Всесоюз. конф. по поведению животных. Т. 2. Поведение животных в сообществах. М. Рокицкий П. Ф. 1973. Биологическая статистика. Минск. Altmann J. 1974. Observational study of behaviour: sampling methods//Behaviour. N 49. Conover M. R., Hunt J. G. L. 1984. Experimental evidence that female — female pairs in gull result from a shortage of breeding males//Condor. Vol. 86, N 4. Fabricius E. 1981. Homosexualitet hos gragashanar *Anser anser*//Var. fagelvärld. Vol. 40, N 6. Fabricius E., Boud H. 1985. A case of bigami in the Canada goose // Wildfowl. N 36. Hunt J. G. L. et al. 1984. Comparative behaviour of male — female pairs among Western gulls prior to egg-laying//Condor. Vol. 86, N 2. Klopman R. B. 1968. The agonistic behaviour of the Canada goose (*Branta canadensis canadensis*). I. Attack behaviour//Behaviour. Vol. 30, N 4. Lorenz K. 1966. On aggression. N. Y. Radesäter T. 1974. Form and sequential associations between the triumph ceremony and other behaviour patterns in the Canada goose (*Branta canadensis*) // L. Ornis Scand. N 5.

Поступила в редакцию
02.03.88

SETTING UP AND MAINTAINING SOCIAL RELATIONS WITHIN GROUPS OF READ-BREASTED GEESE (*RUFIBRENTA RUFICOLLIS*

PALL.) IN CAPTIVITY

I. A. Volodin

Summary

The motives and mechanisms of setting up the alliances — i. e. small groups of birds with more close social and territorial relations, than between members of the group and other individuals of the genus (were studied in two groups of read-breasted geese (*Rufibrenta ruficollis* Pall.) in captivity. The deficiency of females was shown to result in setting up pairs and triplets of males. Fluctuations of social activity in different sexes were found to be synchronised within alliances, being in antiphase or depressed in one of them in case of the same sexes. Synchronisation of males and females activities, is assumed to be an evidence of normal breeding behavior.