

УДК 591.584/598.413

©1990 г.

И.А. ВОЛОДИН

**ПОВЕДЕНЧЕСКИЙ РЕПЕРТУАР КРАСНОЗОБОЙ КАЗАРКИ
RUFIBRENTA RUFICOLLIS (ANSERINI, ANSERIFORMES)**

1. ДВИГАТЕЛЬНОЕ ПОВЕДЕНИЕ

Репертуар поведенческих актов описан как система неперекрывающихся уровней, построенных по иерархическому принципу. Рассмотрены два уровня — поз и взаимодействий между особями. Приведена структура 6 двигательных поз, на основе которых формируются 11 типов контактов, относящихся к 5 структурно-функциональным классам (взаимодействия агонистические, саморекламирования, половые, дистантной акустической связи и триумфальная церемония). Репертуар двигательных реакций *Rufibrenta ruficollis* сравнивается с поведением представителей видов рода *Branta*, в основном с *Branta canadensis*.

Краснозобая казарка - редкий, малоизученный, эндемичный для Советского Союза вид птиц, занесенный в Красную Книгу СССР. Несмотря на то что уже в течение многих десятков лет вид содержится и успешно размножается во многих зоологических парках мира (Koibe, 1984), до сих пор нет достаточно полного описания поведения краснозобых казарок (см. Johnsgard, 1965; Cramp, Simmons, 1977). Начав работу по стимуляции размножения этого вида в условиях неволи, мы столкнулись с проблемой описания взаимоотношений в группах казарок, поскольку система социальных связей определяла возможность размножения каждой конкретной птицы. Таким образом, мы подошли к необходимости изучить поведение казарок. В этой статье описан поведенческий репертуар (этограмма) краснозобых казарок — перечень стереотипных выразительных движений и акустических реакций этого вида. Мы придерживались принципа иерархического описания поведения, сформулированного Пановым (1978). Поскольку канадская казарка — один из наиболее изученных в этологическом отношении видов гусеобразных, наши наблюдения проанализированы в сравнении с данными по этому близкому виду, элементы поведенческого репертуара которого подробно рассмотрены в большом числе работ (Collias, Jahn, 1959; Blurton Jones, 1960; Klopman, 1968; Raveling, 1970; Radesater, 1974 и др.). Поведенческий репертуар других видов казарок изучен в гораздо меньшей степени (Johnsgard, 1965; Cramp, Simmons, 1977).

Результаты работы представлены в двух статьях. Предлагаемая посвящена описанию репертуара двигательных реакций краснозобых казарок; следующая будет содержать описание акустических реакций и краткое заключительное обсуждение.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Наблюдения за краснозобыми казарками проводили в Московском зоопарке в процессе работы по стимуляции размножения в весенние сезоны 1985, 1986, 1988 гг. и в течение всего 1987 г. В общей сложности под наблюдением находилось 11 групп краснозобых казарок численностью от 4 до 17 птиц. Общее число

наблюдавшихся птиц—65 особей, большинство из них были привезены с мест гнездования. Все казарки, за исключением трех птенцов, родившихся в зоопарке, были лишены способности летать путем ампутации фаланг пальцев крыла или подрезки первостепенных маховых перьев. Для индивидуального опознания все птицы были помечены цветными ножными кольцами.

Социальную активность регистрировали методами сплошного протоколирования и наблюдения за фокальным животным (Altmann, 1974) с применением системы условных значков. Отмечали все социальные взаимодействия между казарками, формы индивидуальной активности птиц, наличие рядом (в радиусе 1 м) партнеров по группе и перемещения птиц по вольере. Всего за казарками проведено более 750 ч наблюдений.

Акустические сигналы казарок записывали на магнитофон "Репортер-5П" с микрофоном МКЭ-2 преимущественно в течение весенних периодов. Их обработка была произведена на сонографе модели 7800 фирмы "Kay Elemetrics" на кафедре зоологии позвоночных биологического факультета МГУ. Ширина фильтра — 45 Гц, частотный диапазон - до 8 кГц. Автор благодарит сотрудников кафедры В.В. Корбута, А.А. Никольского, Г.Н. Симкина за предоставленную возможность обработки акустического материала. Рисунки поз выполнены по фотографиям сотрудником Московского зоопарка И.С. Сметаниным.

Для анализа поведенческого репертуара мы отдельно рассматривали двигательные и акустические элементы поведения. При этом каждую из этих модальностей изучали на двух уровнях — на уровне поз и отдельных акустических сигналов (II уровень описания поведения) и на уровне взаимодействий и акустических последовательностей (III уровень) (Панов, 1978). Элементарные двигательные акты - единицы I уровня - мы отдельно не рассматривали, но их описание произведено при рассмотрении единиц более высоких уровней.

РЕЗУЛЬТАТЫ

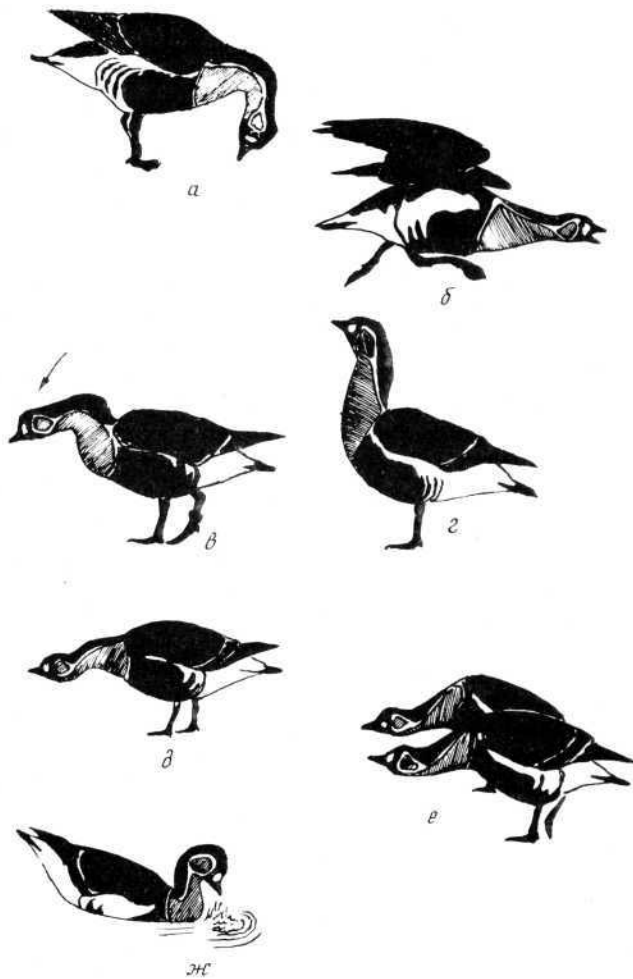
Позы краснозобых казарок (двигательные единицы II уровня)

Поза атакующей птицы (рисунок, б). Шея вытянута вперед, голова и клюв продолжают линию шеи. Изгиб шеи в дистальном отделе чаще всего незначителен и направлен углом вверх (иногда — вниз, если атака началась из горизонтальной позы); он хорошо заметен у птиц в первичной стадии атаки, когда движение в сторону противника только начинается. Для этой позы характерна интенсивная локомоция: бег, который может сопровождаться хлопаньем крыльев. Крылья атакующей птицы немного приподняты и отведены от туловища либо казарка хлопает ими, помогая себе во время бега. Крики отсутствуют.

Поза при клевке (рисунок, в). Проксимальный отдел шеи как бы втянут в плечи, и вся шея резко изогнута углом вверх; дистальный отдел шеи, голова и клюв удерживаются горизонтально либо направлены вниз под углом к земле. Клюв закрыт или немного приоткрыт, крылья — как при спокойном состоянии. Поза при клевке иногда включает в себя перемещение шагом или короткие пробежки.

Вертикальная поза (рисунок, г). Казарка стоит прямо, шея вытянута вертикально вверх или иногда с небольшим наклоном вперед. Гривка из оперения задней стороны шеи (особенно хорошо выраженная у самцов) распушена; голову птица держит горизонтально или немного задирает ее вверх. Крылья и хвост - как в спокойном состоянии. Возможна незначительная локомоция. Почти всегда эта поза сопровождается специфическими криками, которые, наряду с двигательными особенностями, являются ее маркером.

Горизонтальная поза (рисунок, д, е). Рисунок этой позы довольно изменчив. Обычно шея вытянута вперед над землей, голова и клюв продолжают линию шеи. Гривка на шее распушена; хвост может быть немного отогнут вниз,



Позы краснозобых казарок: *a* - поза "шея вниз", *б* ~ поза атакующей птицы, *б* - поза при клевке, *г* - вертикальная поза, *д* - горизонтальная поза, *е* - триумфальная церемония пары птиц в горизонтальных позах, *ж* - предкопуляторное обмакивание головы

крылья сложены. При интенсивных демонстрациях шея птицы изгибается вниз к земле, однако голова и клюв по-прежнему удерживаются вертикально или даже задираются немного вверх. Птица в этой позе обычно медленно передвигается шагом и издает характерные крики, различные у самцов и самок. Если эта поза демонстрируется плывущей птицей, то шея вытянута несколько вверх над поверхностью воды; голова в этом случае часто держится более горизонтально, образуя небольшой угол с направлением шеи.

Поза "шея вниз" (рисунок, *a*). Казарка полностью выпрямляет ноги и изгибает шею вертикально вниз или даже немного под туловище, причем клюв, продолжающий линию шеи, может касаться земли. Гривка распушена, хвост несколько опущен; крылья сложены и слегка приподняты над туловищем. Птица в этой позе выглядит очень напряженной. Замерев на 1-2 с в таком положении, казарка начинает поднимать вверх шею, S-образно изгибая ее и выпячивая вперед свою красную грудь. Одновременно птица резко встряхивает крыльями и хвостом.

том в горизонтальной плоскости, отгибая сложенную шею с распушенной гривой немного назад к спине. Голова и клюв при подъеме шеи прижаты к оперению зоба и после подъема занимают горизонтальное положение. В тот момент, когда птица начинает поднимать вверх шею и голову, часто можно слышать слабое шипение, которое, возможно, является просто интенсивным выдохом.

Предкопуляторное обмакивание головы (рисунок, ж). Эта поза производится казарками на воде либо, очень редко, птицей, стоящей на берегу непосредственно у кромки воды. Некоторыми своими элементами предкопуляторные движения головы напоминают позу "шея вниз". Сидящая на воде птица смещает центр тяжести немного вперед, в результате чего грудь уходит под воду и сильно поднимается хвост, открывая белое подхвостье. Сложенные крылья немного приподняты над туловищем; казарка иногда потряхивает ими, чуть-чуть переваливаясь с боку на бок. Птица S-образно изгибает шею, прижимая к ней нижнюю сторону головы и клюв, и совершает резкие движения опускания-поднимания шеи, при которых некоторое количество воды забрасывается на переднюю часть спины. Поза многократно повторяется. Для этой позы характерно также быстрое малоамплитудное перебирание лапами в воде, за счет которого хвост поднимается еще выше, и казарка немного перемещается задом наперед.

Контакты и взаимодействия краснозобых казарок (двигательные единицы III уровня)

Репертуар единиц III уровня разделен на ряд структурно-функциональных классов. В такие классы мы объединили группы взаимодействий, связанные через ряд переходных структурных форм и используемые в сходных ситуациях.

Однако структуру некоторых взаимодействий краснозобых казарок невозможно описать только с помощью рассмотренных выше поз. В таких случаях мы будем рассматривать элементы поведения, на основе которых эти взаимодействия выделяются из общего континуума. Термином "контакт" мы будем называть кратковременные взаимодействия между животными (например, атака без преследований), а "взаимодействием" — достаточно длительные последовательности контактов, каждый из которых составляет как бы элементарную единицу взаимодействия (например, триумфальная церемония или комплекс полового поведения) (Панов, Зыкова, 1985).

АГОНИСТИЧЕСКИЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ

В эту группу нами отнесены негативные взаимодействия, в конечном счете способствующие увеличению дистанции между контактирующими животными (Панов, Зыкова, 1985). У краснозобых казарок агонистические взаимодействия редко состоят более чем из одного-двух контактов; для этого вида, как и для канадских казарок (Клорман, 1968), не характерно длительное преследование побежденного противника. В связи с этим длительность отдельных агонистических взаимодействий незначительна — от нескольких секунд до полуминуты. Структура взаимодействий идентична для обоих полов, но инициируют их чаще всего самцы.

Агонистические взаимодействия в группах краснозобых казарок встречаются в течение всего года, максимальное число их регистрируется весной во время восстановления старых и образования новых брачных связей, а также последующего разделения территорий между парами.

Атака. Атака чаще всего начинается, когда расстояние между птицами превышает 1 м. Птица-инициатор в атакующей позе ориентируется головой и клювом на противника и быстро движется в его сторону, стремясь ударить его и захватить клювом его оперение. Однако телесный контакт между партнерами наблюдается

редко, поскольку эта демонстрация вызывает моментальное бегство. Вместе с тем мы неоднократно регистрировали незавершенные атаки, когда атакующая птица не добегала 1–2 м до стоящего спокойно объекта атаки, останавливалась и поворачивала прочь.

Клевок. Птица-инициатор в позе клевка делает быстрый выпад сверху в голову, шею или туловище рецепиента (рисунок, в. по стрелке), часто двигаясь в его сторону. Клюв может не соприкоснуться с противником, поскольку последний успевает отскочить или просто находится на значительном расстоянии. Клевки чаще всего отмечаются в плотных группах казарок, к примеру, у кормушки или в зимующей стае.

Угроза. Структура этого взаимодействия весьма изменчива, но некоторые общие черты все же можно выделить. Птица-инициатор начинает слегка изгибать шею в вертикальной плоскости и поворачиваться к рецепиенту либо, если она движется в его сторону, ускоряет свое движение и ориентирует голову и шею в его направлении. Рецепиент отодвигается в сторону и, как правило, сразу же стремится вновь вернуться на прежнее место. Телесного контакта между птицами никогда не возникает.

Испуг. Характерной особенностью таких контактов является отсутствие инициатора. Взаимодействия испуга лишены четких структурных критериев. Мы регистрировали испуг в двух случаях: когда птица-рецепиент вдруг без видимых действий со стороны другой особи уступала ей дорогу или определенное место, отходя в сторону, либо когда она начинала пристально следить за всеми действиями партнера и соответственно изменять свое поведение, стараясь не приблизиться к нему. Взаимодействия испуга, возможно, обусловлены тем, что птица помнит о предыдущих контактах с конкретными особями группы.

Драка. Обычно этому взаимодействию предшествуют лобовая атака двух птиц. Сблизившиеся противники подсакивают вверх, после чего бросаются друг на друга, широко расправив крылья, вытянув шеи и раскрыв клювы. Казарки стараются схватить друг друга за шею как можно ближе к голове и при этом в иступлении бьют противника крыльями. Длительность драк незначительна — не более 3–5 с. Победитель практически не преследует противника. У краснозобых казарок драки характерны только для самцов и возникают при столкновениях птиц на границе их территорий. В отличие от белых гусей (Сыроечковский, 1976), у казарок драки происходят очень редко.

Ритуализованная агрессия. Птица-инициатор в горизонтальной позе движется в сторону противника, направляя на него голову с раскрытым клювом. Отличие от других контактов, в которых используется горизонтальная поза, — обязательное наличие рецепиента агонистического взаимодействия. Иногда взаимодействия ритуализованной агрессии могут перейти в атаку. Демонстрации ритуализованной агрессии обычно производят самцы по отношению к противникам во время образования пары или одновременно самец и самка (партнеры по паре) при исполнении триумфальной церемонии. Реакция рецепиентов ритуализованной агрессии обычно более слабая, чем при прямой агрессии — атаке или клевке.

ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ САМОРЕКЛАМИРОВАНИЯ

Такие взаимодействия в конечном счете приводят к сплочению птиц, образованию персональных отношений в группе, а также обеспечивают поддержание связи между птицами после образования таких отношений. Участники взаимодействий саморекламирания подразделяются на инициатора, производящего демонстрации, и рецепиента, которому они адресованы и который внешне остается абсолютно пассивным. Инициаторами почти исключительно являются самцы.

Длительность взаимодействий саморекламиривания может быть весьма значительна — некоторые серии контактов продолжаются 1—2 мин.

Взаимодействия саморекламиривания встречаются в группах краснозобых казарок в течение всего года, но их максимальное число приходится на раннюю весну, когда происходят образование новых и восстановление старых связей между птицами.

Саморекламиривание в горизонтальной и вертикальной позах. Обычно птица-инициатор попеременно принимает горизонтальную и вертикальную позу, хотя встречаются взаимодействия с использованием лишь какой-либо одной из этих поз. Число поз в серии зависит от ситуации и индивидуальных особенностей птицы-инициатора. Необходимым условием различения взаимодействия саморекламиривания от других, имеющих сходную структуру, является нахождение рядом с демонстрирующей казаркой (на расстоянии не более 1 м) другой птицы, обыкновенно — партнера по паре либо движение в сторону партнера в соответствующих позах. При отсутствии этих признаков мы считали, что демонстрации проводятся без определенной адресации и не включали их в данный класс. Критерий расстояния был выбран нами потому, что ориентация птицы-инициатора по отношению к рецепиенту может быть самой различной, и поначалу трудно определить рецепиента. При саморекламиривании в горизонтальной позе казарки никогда не ориентируют голову непосредственно на рецепиента.

Саморекламиривание в позе "шея вниз". Птица-инициатор (почти всегда — самец) принимает позу "шея вниз", ориентируясь боком к партнеру. Расстояние между казарками обычно не превышает 3—4 м. Рецепиент, как правило, не реагирует на демонстрации партнера. Взаимодействия саморекламиривания в позе "шея вниз" могут следовать сериями или поодиночке. Иногда они встречаются до или после серий горизонтальных и вертикальных поз. Взаимодействия в позе "шея вниз" особенно характерны для начальных стадий образования парных связей между казарками, а впоследствии встречаются в ситуациях меньшей напряженности, чем взаимодействия в горизонтальной и вертикальной позах.

ТРИУМФАЛЬНАЯ ЦЕРЕМОНИЯ

У краснозобых казарок, как и у других видов гусей, взаимодействия триумфальной церемонии играют основополагающую роль в установлении и поддержании парных и родственных связей между птицами. Структура этого взаимодействия сходна у всех видов гусей. Лоренц (Lorenz, 1966), подробно описавший этот тип взаимодействий у серого гуся, выделил две последовательные фазы взаимодействия: роллинг (rolling) - атака самца на реального или мнимого противника, кеклинг (cacling) - совместная демонстрация брачных партнеров с горизонтально опущенными шеями. В парах краснозобых казарок атака всегда начинается от партнера и не сопровождается специфической вокализацией. Во время второй части триумфальной церемонии партнеры по паре стоят или идут в горизонтальных позах (рисунок, е). Ориентация птиц по отношению друг к другу может быть весьма различной, но шея с вытянутым клювом никогда не направлена на партнера по паре. При триумфальных церемониях, чередующихся агрессивными стычками с другими казарками, партнеры часто располагаются параллельно друг другу, головами в сторону соперников. Крики самца и самки в этой фазе триумфальной церемонии складываются в антифональный дуэт. Однако, если триумфальную церемонию исполняли два самца, то мы, за редким исключением, не отмечали антифонального дуэта во время кеклинга, так как каждый из самцов издавал одноударные крики (см. сообщение II), придерживаясь собственного ритма.

У краснозобых казарок возможны отдельные нарушения структуры взаимодействия триумфальной церемонии, особенно в периоды пониженной активности птиц. 1. Может полностью отсутствовать роллинг, а кеклинг наступает сразу

за демонстрациями саморекламиривания одного из партнеров. 2. Во время кеклинга один или оба партнера иногда принимают не горизонтальные, а вертикальные позы (пространственная близость между ними сохраняется); соответственно меняются и издаваемые ими крики. 3. Иногда самка может очень слабо реагировать на позы самца при исполнении кеклинга и подкрикивать ему, не принимая горизонтальной позы, например, во время кормления.

Взаимодействия триумфальной церемонии встречаются в группах краснозобых казарок в течение всего года, но наибольшее их количество приходится на середину весны, когда пары казарок начинают претендовать на определенные участки территории вольеры и стараются защитить их от посягательства других особей.

ПОЛОВОЕ ПОВЕДЕНИЕ

Обычно последовательность действий при копуляции у гусей подразделяют на три связанных между собой взаимодействия: предкопуляторное, собственно копуляцию и посткопуляторное (Johnsgard, 1965). У краснозобой казарки половое поведение также развивается по этой схеме.

Один из партнеров пары, почти всегда — самец, начинает совершать демонстрации предкопуляторного обмакивания головы, ориентируясь боком к самке. Через некоторое время самка также начинает совершать эти демонстрации. Длительность предкопуляторного взаимодействия значительна — оно продолжается не менее полуминуты и с незначительными перерывами может продолжаться до 4–5 мин. Постепенно ритм обмакиваний учащается, партнеры сближаются друг с другом, и самец, захватывая перья на затылке самки в свой клюв, взбирается на нее и изгибает вниз свой хвост, подводя его под хвост самки. Собственно копуляция продолжается от 2–3 до 15 с и совершается только на воде. Позы казарок во время посткопулятивного взаимодействия весьма своеобразны — птицы как бы тянутся под углом вверх на воде; шея, голова и клюв вытянуты вверх в одну линию; крылья полураскрыты. Это взаимодействие сопровождается специфическим посткопуляторным криком, который впоследствии переходит в двухударный. После этого оба партнера долго чистятся на воде.

Предкопуляторное поведение не всегда завершается спариванием птиц. Партнер по паре может просто не реагировать на предкопуляторное обмакивание головы, либо это взаимодействие может быть прервано агрессией извне. Комплекс полового поведения регистрировался нами у краснозобых казарок только в пик репродуктивной активности — с апреля по июнь.

ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ДИСТАНТНОЙ АКУСТИЧЕСКОЙ СВЯЗИ

Структура этих взаимодействий очень проста. Одна из казарок кричит в вертикальной или горизонтальной позе, и другая птица, находящаяся на значительном (более 2 м) расстоянии от нее, отвечает ей двухударным или одноударным криком в соответствующей позе. Мы считали, что птицы вступили в акустическое взаимодействие (т.е. одна простимулировала другую), если реципиент начинал кричать во время или сразу после окончания крика птицы-инициатора (временной промежуток — не более 1 с).

Взаимодействия дистантной акустической связи характерны для партнеров пар, временно разъединенных друг с другом (к примеру, из-за агрессии других птиц), и для самцов, охраняющих территорию пары (переклички самцов-соседей). Один раз летный годовалый самец казарки, внезапно очутившийся на свободе, летал над вольером, в котором сидела стая, и перекликался с ней двухударными криками до тех пор, пока не был водворен обратно. Взаимодействия этого класса встречаются в течение всего года, но их основное число приходится на время наибольшей акустической активности краснозобых казарок — с начала весны до начала лета.

СРАВНЕНИЕ С БЛИЗКИМИ ВИДАМИ

Агонистические взаимодействия

При повышенной напряженности агонистических взаимодействий краснозобых казарок в ряду испуг — угроза — клевок — атака происходит закономерное изменение их структурных особенностей. Эти изменения происходят в сторону все более четкого проявления агрессивных тенденций в поведении атакующей птицы, выражающихся в ориентации шеи и клюва на противника, движении в его сторону, раскрытии крыльев, которые могут быть использованы для ударов. Клопман (Klopman, 1968), рассматривая агрессивные позы различной структуры у канадской казарки, делает вывод о возможности определения величины агрессивной мотивации птиц по выраженности отдельных элементов поз. Вероятно, это справедливо и для краснозобой казарки.

Горизонтальная поза, принимаемая краснозобыми казарками во взаимодействиях ритуализованной агрессии, по-видимому, аналогична позе форвард (*forward-posture*), описанной Джонсхардом (Johnsgard, 1965) для этого вида. Джонсхард отмечает, что демонстрация угрозы краснозобых казарок высоко ритуализована и обычно не ведет к прямой атаке, что согласуется с нашими данными. Поскольку горизонтальная поза используется казарками также во взаимодействиях саморекламиривания и триумфальной церемонии, интересно замечание Равелинга (Raveling, 1970), что компоненты роллинга в агонистических демонстрациях канадской казарки используются как угроза наивысшей интенсивности. Однако краснозобые казарки в основном слабо реагируют на угрозу в горизонтальной позе, особенно если она была адресована парным самцам. В этом случае часто следовала аналогичная ответная демонстрация.

Триумфальная церемония

Общий рисунок этого взаимодействия у краснозобой казарки в целом сходен с таковым у других гусей (Logenz, 1965; Radesater, 1974; Сыроечковский, 1976; Фокин, 1985), однако имеется ряд отличий. Интересно отсутствие специальной позы и вокализации при роллинге у краснозобых казарок — эта часть триумфальной церемонии представлена у них атакой на оппонента, которой может предшествовать взаимодействие ритуализованной угрозы. Требуется объяснений также постоянное чередование горизонтальных и вертикальных поз самца во время длительных взаимодействий триумфальной церемонии у краснозобых казарок. Обычно такое поведение наблюдалось во время конфликтов двух пар казарок из-за территории или корма. С одной стороны, как нам кажется, самец просто физически не может долго находиться в состоянии очень сильного возбуждения, связанного с исполнением одноударных криков в горизонтальной позе, и периодические смены этой позы на вертикальную являются как бы "передышками" для возбужденной птицы. Такое же чередование горизонтальной и вертикальной поз у самцов казарок постоянно наблюдалось нами и во время взаимодействий саморекламиривания. С другой стороны, демонстрация триумфальной церемонии отражает конфликт между сдерживаемой агрессией, страхом и стремлением оставаться рядом с партнером по паре (Logenz, 1965; Radesater, 1974). Поскольку поднятие казаркой шеи вверх, по мнению Клопмана (Klopman, 1968), является генерализованной демонстрацией состояния неуверенности и тревоги, возможно, что чередование вертикальной и горизонтальной поз в триумфальной церемонии является отражением конфликта между двумя состояниями — агрессивностью по отношению к оппоненту (горизонтальная поза) и неуверенностью в своих действиях (вертикальная поза).

Половые взаимодействия

Половое поведение краснозобых казарок в целом сходно с таковым других казарок (Collias, Jahn, 1959), однако Джонсгард (Johnsgard, 1965) отмечает, что предкопуляторная поза этого вида отличается большей выраженностью агрессивных тенденций. Посткопуляторное взаимодействие краснозобых казарок также отличается несколько большим, чем у канадских казарок, поднятием крыльев в "лебединой позе" (Johnsgard, 1965), но, на наш взгляд, все эти различия между видами не очень существенны.

Взаимодействия саморекламирания

Вертикальная и горизонтальная позы, используемые во взаимодействиях этого класса краснозобыми казарками, отмечены в репертуарах и всех видов рода *Branta* (Johnsgard, 1965). Однако исследователи практически не обращали внимания на функциональную парообразовательную роль взаимодействий с использованием этих поз, возможно, из-за отсутствия формальных критериев выделения таких взаимодействий. Используя в качестве критерия дистанцию между птицами или движение партнеров друг к другу, мы смогли преодолеть эту сложность. Вместе с тем надо отметить, что, хотя вертикальная поза встречается у самцов краснозобых казарок преимущественно весной, во время образования парных связей между птицами, мы отмечали ее также при беспокойстве в группах в течение всего года. У канадских казарок аналогичная прямая (upright) поза также появляется либо в ситуациях незначительного испуга, неуверенности в своих действиях в контексте агрессивных взаимодействий (Klopman, 1968; Radesater, 1974), либо при рекламировании самца перед самкой (Cramp, Simmons, 1977).

Третья поза, используемая казарками при взаимодействиях саморекламирания — "шея вниз", уникальна для этого вида; аналогичных поз у других казарок не найдено. По своей структуре эта поза напоминает некоторые элементы предкопуляторного обмакивания головы, поэтому можно предположить, что существует определенная внутренняя связь между комплексами полового поведения и поведения саморекламирания. Другое возможное объяснение — независимое происхождение позы "шея вниз" и предкопуляторной из комплекса комфортного поведения.

Акустическая дистантная связь

Многие исследователи, изучавшие канадских казарок, отмечают "заразительность" громких криков в группах этих птиц (Collias, Jahn, 1959; Фокин, 1985), однако не рассматривают переключки в качестве отдельного взаимодействия. Мы выделили такое поведение краснозобых казарок в отдельный класс потому, что у этого вида акустическая сигнализация — важнейший элемент связи между птицами в группах. По-видимому, акустическая сигнализация заменяет у краснозобых казарок систему дистантной визуальной связи, превосходно развитую у канадской казарки и включающую две характерных позы: качание головой (head-pumping) и кручение головой (head-tossing) (Collias, Jahn, 1959; Raveling, 1970). Блэк и Барроу (Black, Barrow, 1985) отмечают, что использование этих двух поз для консолидации перемещений и деятельности членов семейных групп канадских казарок связано с большей незаметностью их для хищников. Поскольку краснозобые казарки гнездятся в открытых ландшафтах и рядом с водой, на которой они всегда могут укрыться в случае опасности, по нашему мнению, у них нет причин для развития специализированной системы визуальной сигнализации. Наоборот, громкие крики яркоокрашенной, хорошо заметной в вертикальной позе птицы на приближающегося хищника будут играть роль сигнала предупреждения об опасности для соседей по колонии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Панов Е.Н., 1978. Механизмы коммуникации у птиц. М.: Наука, 1-304.
- Панов Е.Н., Зыкова Л.Ю., 1985. Структура популяции и поведение одичавших ослов *Equus asinus* на острове Огурчинский (Каспийское море). 2. Репертуар коммуникативных сигналов и типологизация взаимодействий // Зоол. ж., 64, 6, 906-914.
- Сыроечковский Е.В., 1976. Особенности поведения белых гусей (*Anser caerulescens*) в гнездовой период // Зоол. ж., 55, 10, 1495-1505.
- Фокин С.Ю., 1985. Поведение и акустическая сигнализация гусей и казарок при искусственном разведении // Дичеразведение в охотн. х-ве. М., 108-120.
- Altmann J., 1974. Observational study of behaviour; sampling methods // Behaviour, 49, 227-265.
- Black J.M., Barrow J.H. Jr., 1985. Visual signalling in Canada geese for the coordination of family units // Wildfowl, 36, 35-41.
- Blurton Jones N.G., 1960. Experiments on the causation of threat postures of Canada geese // Wildfowl Trust Ann. Rep., 11, 46-52.
- Collias N.E., Jahn L.R., 1959. Social behavior and breeding success in Canada geese (*Branta canadensis*) confined under semi-natural conditions // Auk, 76, 478-509.
- Cramp S., Simmons K.E.L., 1977. The birds of the western palearctic, 1. Oxford: Univ. Press, 1-722.
- Johnsgard P.A., 1965. Handbook of waterfowl behavior. L.: Constable and Co. Ltd., 1-378.
- Klopman R.B., 1968. The agonistic behavior of the Canada goose (*Branta canadensis canadensis*). 1. Attack behavior // Behaviour, 50, 4, 287-319.
- Kolbe H., 1984. Die Entenvögel der Welt. Leipzig: Neumann Verlag, 1-382.
- Lorenz K., 1965. The triumph ceremony of the Greylag Goose, *Anser anser* L. // L. Phil. Trans. Roy Soc, B251, 772, 477-478. - 1966. On aggression. N.Y.: Bantam Books, 1-306.
- Radesater T., 1974. Form and sequential associations between the triumph ceremony and other behaviour patterns in the Canada goose (*Branta canadensis*) // Ornith. Scand., 5, 87-101.
- Raveling D.G., 1970. Dominance relationships and agonistic behavior of Canada geese in winter // Behaviour, 37, 291-319.

Московский зоопарк

Поступила в редакцию
27 апреля 1989 г.

BEHAVIOR REPERTOIRE OF *RUFIBRENTA* *RUFICOLLIS* (ANSERINI, ANSERIFORMES)

1. LOCOMOTORY BEHAVIOR

L.A. VOLODIN

Zoological Garden of Moscow

Summary

The behavior repertoire is described as a system of non-overlapping levels arranged hierarchically. Two levels are considered, that of postures and that of the interaction between the individuals. A structure of 6 locomotory postures is given which are used to form II contact types referred to 5 structural-functional classes (agonistic, self-advertising, sexual, distant acoustic communication and the triumph ceremony). The locomotory repertoire of *Rufibrenta ruficollis* is compared with the behavior of the *Branta* genus, mainly with *Branta canadensis*.