

ISSN 0869-4362

**Русский
орнитологический
журнал**

**2011
XX**



**ЭКСПРЕСС-ВЫПУСК
653
EXPRESS-ISSUE**

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology

Издаётся с 1992 года

Т о м Х Х

Экспресс-выпуск • Express-issue

2011 № 653

СОДЕРЖАНИЕ

867-891 Дуэтирование и его возможные функции
у сов Strigidae России и сопредельных
территорий. Ю. Б. ПУКИНСКИЙ,
М. В. ПУКИНСКАЯ

Редактор и издатель А.В.Бардин
Кафедра зоологии позвоночных
Биолого-почвенный факультет
Санкт-Петербургский университет
Россия 199034 Санкт-Петербург

The Russian Journal of Ornithology
Published from 1992

Volume XX
Express-issue

2011 № 653

CONTENTS

867-891 Duetting and its possible functions in owls
Strigidae of Russia and adjacent areas.
Yu. B. PUKINSKY,
M. V. PUKINSKAYA

A.V.Bardin, Editor and Publisher
Department of Vertebrate Zoology
S.Petersburg University
S.Petersburg 199034 Russia

Дуэтирование и его возможные функции у сов *Strigidae* России и сопредельных территорий

Ю.Б.Пукинский, М.В.Пукинская

Юрий Болеславович Пукинский, Мария Витальевна Пукинская. Кафедра зоологии позвоночных, биолого-почвенный факультет, Санкт-Петербургский университет, Университетская набережная, 7/9, Санкт-Петербург, 199034, Россия

Поступила в редакцию 22 апреля 1994

Термином «дуэтирование» обычно обозначается ритуализированная совместная вокализация брачных партнёров (Мальчевский, Пукинский 1977). При этом имеется в виду, что степень упорядоченности голосов птиц может сильно различаться – от случайным образом слагающихся в последовательности звуков до точных, стереотипных «пароспецифичных» песен. При более узком определении (Thorpe 1975; Farabaugh 1982; и др.) пение пары называют дуэтом лишь в тех случаях, когда оно чётко согласовано на основе «рефлекса ответа на предшествующий крик партнёра» (Payne 1971).

К основным факторам, способствующим возникновению дуэтов у птиц, относят ограниченность возможностей зрительного контакта, оседлость в течение года, тропическое распространение, моногамию и постоянство пар. Соответственно, под функциями дуэтного пения подразумеваются поддержание контакта между членами пары, территориальность, установление пары и укрепление связи между партнёрами (Hooker, Hooker 1969; Thorpe 1973, 1975; и др.).

Дуэтное пение встречается более чем у 200 видов неворобьиных и воробьиных птиц (Farabaugh 1982) и не связано с их систематическим положением.

В настоящей статье мы предприняли попытку проанализировать это явление у сов, основываясь на видах, обитающих в России и на сопредельных территориях. Исходным материалом послужили звукозаписи голосов и наблюдения за поведением 14 видов: уссурийской совки *Otus sunia*, сплюшки *Otus scops*, буланой совки *Otus brucei*, филина *Bubo bubo*, рыбного филина *Ketupa blakistoni*, ястребиной совы *Surnia ulula*, воробьиного сычика *Glaucidium passerinum*, иглоногой совы *Ninox scutulata*, бородатой неясыти *Strix nebulosa*, серой неясыти *Strix aluco*, длиннохвостой неясыти *Strix uralensis*, ушастой совы *Asio otus*, болотной совы *Asio flammeus* и мохноногого сыча *Aegolius funereus*, – полученные в разные годы преимущественно в природе в европейской части России и на Дальнем Востоке, а также в Узбекистане.

Особенности вокализации сов

Если не рассматривать сипух Tytonidae, призывные крики настоящих сов Strigidae, обитающих в России, как правило тональные, слабо модулирующие по частоте, низкие (редко превышающие 1 кГц). Крики эти состоят из 1-3 последовательно включаемых в посылку различных звуковых импульсов; обычны также и трели, составленные из одинаковых простых звуков, более или менее стереотипные по длительности и числу слогов. У вида в одной местности редко бывает два равнозначных типа «песни», а как правило – один.

В целом дистанционная вокализация в группе сов производит впечатление однообразия. Это тем более удивительно для птиц, у которых голосовая связь имеет первостепенное значение. По-видимому, благоприятные условия во время вокализации – минимум ветра и других помех, отсутствие хора птиц – позволяют совам довольствоваться низкими, сравнительно простыми «песнями», менее энергоёмкими и одновременно далеко распространяющимися. Примечательно, что «совиное» звучание имеют и песни птиц, вторично перешедших к ночному пению или образу жизни – например, пёстро́го дрозда *Zoothera dauma* или совиного попугая *Strigops habroptilus*. Отмеченное выше однообразие вокализации сов не относится, однако, к сигналам ближнего действия, репертуар которых, особенно у сугубо ночных видов, по оценкам некоторых авторов приближается к 20, например, у сипухи *Tyto alba* (Bunn 1974), серой неясыти (Southern 1970), домового сыча *Athene noctua* (Ехо, Scherzinger 1989), а сложность структуры их свидетельствует о высоких голосовых возможностях сов.

Поют у сов преимущественно самцы. Пение состоит в ритмичном повторении призывного крика или трели продолжительное время – до получаса и более подряд, в начале и конце ночи, а в разгар тока с небольшими перерывами всю ночь, иногда и днём. Собственно демонстративное пение от переклички, тревоги и т.п. отличает ритмичность, настойчивость и длительность подачи голоса. «Песню», близкую по звучанию с таковой самца, имеют в своём репертуаре и самки многих видов. Однако из наблюдавшихся нами сов лишь самки ушастой совы пели почти столь же часто, как и самцы. Во время ритуализированной парной вокализации «песню» исполняют либо оба партнёра, либо только самец. Самка нередко пользуется при этом инфантильным «выпрашивающим» криком, даже если «песня» в её репертуаре и есть.

Пение пары, которое является предметом обсуждения, в том числе дуэтное, у сов происходит во время тока у гнезда, при непосредственной близости партнёров, часто на виду друг у друга. Это отнюдь не дистанционная связь, а прежде всего семейный ритуал. Степень упорядоченности, стереотипности такого пения у видов показывает, на-

сколько оно ритуализировано, а уровень согласованности отражает глубину взаимной связи птиц в процессе вокализации.

Обзор парной вокализации сов

Род совки *Otus*

Пение уссурийской совки *Otus sunia*, наблюдавшейся нами в Уссурийском крае, представляет собой ритмичное повторение тройного «*уть-то-та*», длящегося 1.3 с, или двойного «*то-та*» (0.8 с), очень своеобразного и мелодичного гармонического крика, сходного у самца и самки. Диапазон его наиболее энергоёмкой части – 1.1-1.2 кГц. Ритм пения также приблизительно одинаков у обоих полов и составляет 1 крик в 2-3, чаще в 2.4 с.

Сплюшка *Otus scops*, по наблюдениям в Узбекистане и в Белгородской области, столь же ритмично исполняет как бы упрощенный вариант крика уссурийской совки – «*та*» (или «*сплю*»), причём вблизи слышно ещё очень слабое начальное «*уть*». Сравнительно с уссурийской совкой голос сплюшки выше: в Узбекистане, например, наибольшая нагрузка приходится на частоты в области 1.3-1.4 кГц. Половые различия в высоте голоса, по нашим данным, нечёткие, хотя по другим сведениям голос самки выше (Norpe 1973; Mikkola 1983) или ниже (Roberts, King 1986). Крик самки менее мелодичен, более хриплый и протяжный (0.25 с у самца и 0.3 с у самки). Частота исполнения криков у обоих полов сходная и составляет 1 звук в 2-3 с.

Пение буланой совки *Otus brucei* много проще и не столь музыкально, как у первых двух видов. У самца это ритмичное и очень точное по времени повторение простых односложных низких и глухих криков «*ух*», с частотой 0.5 кГц (слабые обертоны улавливаются только вблизи) и длительностью 0.15 с. Ритм исполнения – 1 звук в 0.6-1.0 с. Крик самки более хриплый и высокий, из двух составляющих – в области 0.7 кГц (наиболее энергоёмкая) и 1.4 кГц; длится обычно 0.2 с. По сравнению с самцом, самка буланой совки поёт в замедленном темпе – 1 крик в 1.0-1.5 с.

Характерной для пения всех трёх упомянутых совок, как сольного, так и парного, является стабильность выбранного ритма, особенно у самцов. У одной и той же птицы в разных песенных последовательностях, длящихся до 3-5 мин, скорость исполнения криков может отличаться в полтора раза, но на протяжении одного звукового ряда варьирует слабо.

На слух пение пары совок воспринимается как согласованное или, по крайней мере, упорядоченное. Анализ наблюдений и хронометража звуковых рядов показывает следующее. У буланой совки пение пары (рис. 1, А) представляет собой результат наложения двух разных рит-

мических звуковых последовательностей. Каждый из партнёров поёт в своём независимом ритме (рис. 1, Б), постоянство которого обуславливает некоторую упорядоченность совместной вокализации. Так, в приведённом на рисунке 1 (А) типичном примере соотношение криков партнёров 5:3, поэтому два крика самки чередуются с криками самца, а каждый третий накладывается на его пятый крик, и т.д. Начинает парное пение почти всегда самец, а самка подключается в любой момент – антифонально или в унисон.

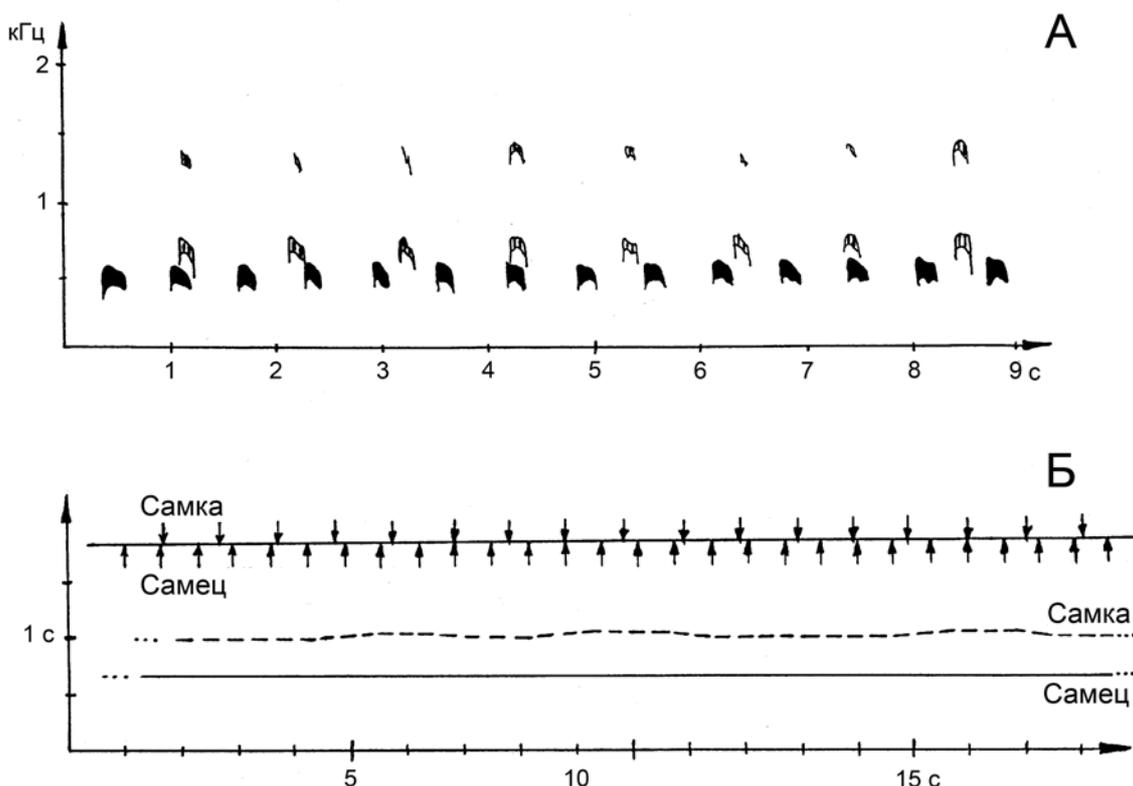


Рис. 1. А – парное пение буланой совы *Otus brucei*.

Здесь и далее крики самца изображены чёрным, крики самки – штриховкой.

Б – график, характеризующий ритм пения партнёров при совместной вокализации.

Здесь и далее по горизонтали – время, по вертикали – промежуток времени от начала одного крика до начала следующего. Кривая изменения ритма пения самца обозначена сплошной линией, самки – пунктиром. Стрелки отмечают моменты начала отдельных криков.

Окрестности Самарканда, 1987 год.

Парное пение буланных сов мы отмечали только ранней весной, в период образования пары и до окончания кладки. Оно продолжалось обычно не более 5 мин и предшествовало спариванию или (чаще) передаче пищи. При этом самец, подлетев с кормом, усаживался на ветку в 5-10 м от гнездовой ниши и начинал ритмично кричать. Самка, находившаяся поблизости, подлетала и присоединялась к вокализации. Несколько минут птицы усердно пели, сидя в 3-7 м одна от другой. Затем самка, не умолкая, начинала постепенно подбираться к самцу и, наконец, оказавшись рядом, отнимала у него принесённый корм. Самец в тот же момент резко взлетал с громким щелчком и исчезал.

Процедура эта повторялась во всех деталях раз за разом, причём было заметно, что самец побаивается самку, особенно в первые дни после образования пары – подлетает к ней нерешительно, а при её внезапном появлении иногда буквально шарахается в сторону.

Парная вокализация у буланых совок была наиболее частой с вечера, ночью реже, и перед рассветом – небольшой подъём. С началом насиживания она стала редкой, а с окончанием кладки прекратилась. Теперь самец, принеся добычу, издавал всего несколько криков, на которые самка, ответив, обычно вылетала за кормом и тут же возвращалась в гнездо.

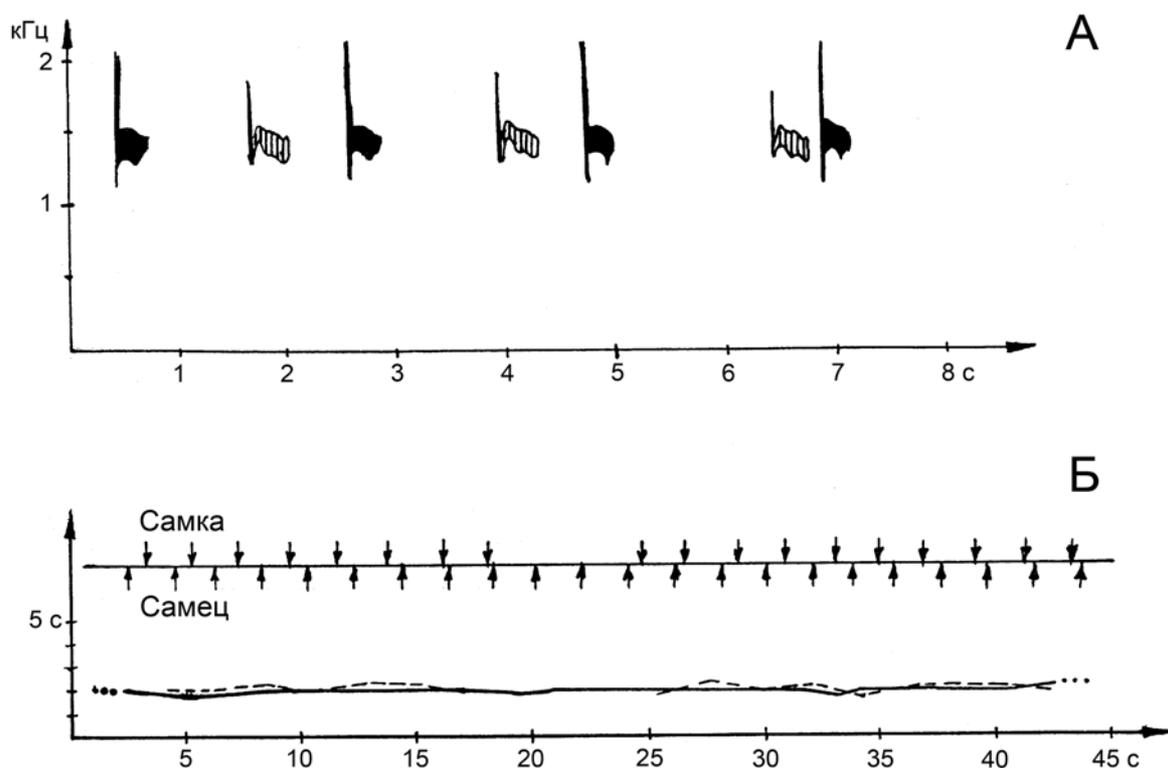


Рис. 2. А – факультативный дуэт сплюшки *Otus scops*.
 Б – график, характеризующий ритм пения партнёров при совместной вокализации.
 Окрестности Самарканда, 1987 год.

У сплюшки во время пения пары (рис. 2, А), которое нам доводилось слышать, звуки обеими птицами издавались в схожем ритме. Однако самка исполняла крики чуть реже и не столь равномерно, как самец. За счёт этого она всё больше отставала от партии партнёра, пока крики не накладывались. Нередко в таких случаях самка замолкала на короткое время, а затем антифональная вокализация вновь возобновлялась (рис. 2, Б). Начиная петь самец, а самка подключалась в промежутке между его криками, то есть правильность чередования голосов задавалась первым антифональным ответом. И хотя мы пришли к выводу, что сплюшки не согласовывают каждый крик с криком партнёра, они избегают наложения голосов, то есть тенденция к упо-

рядоченному дуэтному пению у них имеется. Поэтому, учитывая сходство ритма пения самца и самки, в каких-либо частях ареала (пример такого рода – домовый крапивник *Troglodytes aedon* – Farabaugh 1982), а скорее отдельные пары, могут обладать правильным антифональным дуэтом, что подтверждают, в частности, наблюдения Л.Кенига (Koenig 1973).

Пение пары сплюшек имело место неподалёку от гнезда в период до начала насиживания, но возникало значительно реже, чем у буланной совки, и обычно не было непосредственно связано с передачей корма. Поющие птицы располагались в 30-40 м одна от другой. Голос самца (например, в разреженном лесу под Самаркандом) был слышен за километр, а самки – всего за 150 м, хотя в одиночку она может петь и громко (Mikkola 1983).

Парное пение уссурийских совок, несмотря на их высокую численность в пойме реки Бикин, нам приходилось слышать нечасто. Голоса птиц не были согласованы во времени, хотя и чередовались. Повидимому, этим птицам несвойственно приспособлять ритм пения. По крайней мере, если два поющих самца оказываются поблизости, то один из них чаще меняет тональность песни, а не её ритм.

Уссурийские совки поют вблизи дупла, сидя высоко в кроне одного и того же или соседних деревьев, поэтому выяснить «контекст» нам не удалось. Как и у других совок, парное пение практически прекращается с началом насиживания, когда самка уссурийской совки уже почти не покидает гнезда.

Род филины *Bubo*

Песня обыкновенного филина *Bubo bubo* – ритмичное повторение мощного двусложного и низкого (диапазон наиболее энергоёмкой части 0.2-0.4 кГц) «хуу», с ударением на первое «у». Призыв самки не так очевидно двусложный, как у самца, и выше (0.4-0.5 кГц). При возбуждении самка легко переходит на хриплый широкополосный (0.3-3.5 кГц) «выпрашивающий» крик, по структуре близкий к штенцовому. Длительность звука у обеих птиц около 0.7 с, а частота подачи обычно составляет 1 крик в 5-10 с.

Правильность чередования голосов филинов при совместном пении (рис. 3, А) «держится» на ритме (Cramp 1985), а поскольку он непостоянен, то птицы нередко сбиваются и нарушают порядок исполнения. В то же время мы часто наблюдали, что при замедлении пения одним из партнёров другой тоже задерживал крик, как бы дожидаясь ответа (рис. 3, Б). Поэтому пение пары филинов можно назвать факкультативным дуэтом.

Пара филинов поёт вблизи гнезда, наиболее часто и регулярно в период тока, реже и позднее, в течение всего гнездового периода. Сов-

местное пение предшествует спариванию, передаче корма, возникает при беспокойстве, однако исполняется и безотносительно к этим ситуациям. Иногда, особенно в разгар тока, филины поют и днём, однако слаженность криков не зависит от того, видят ли птицы друг друга или нет.

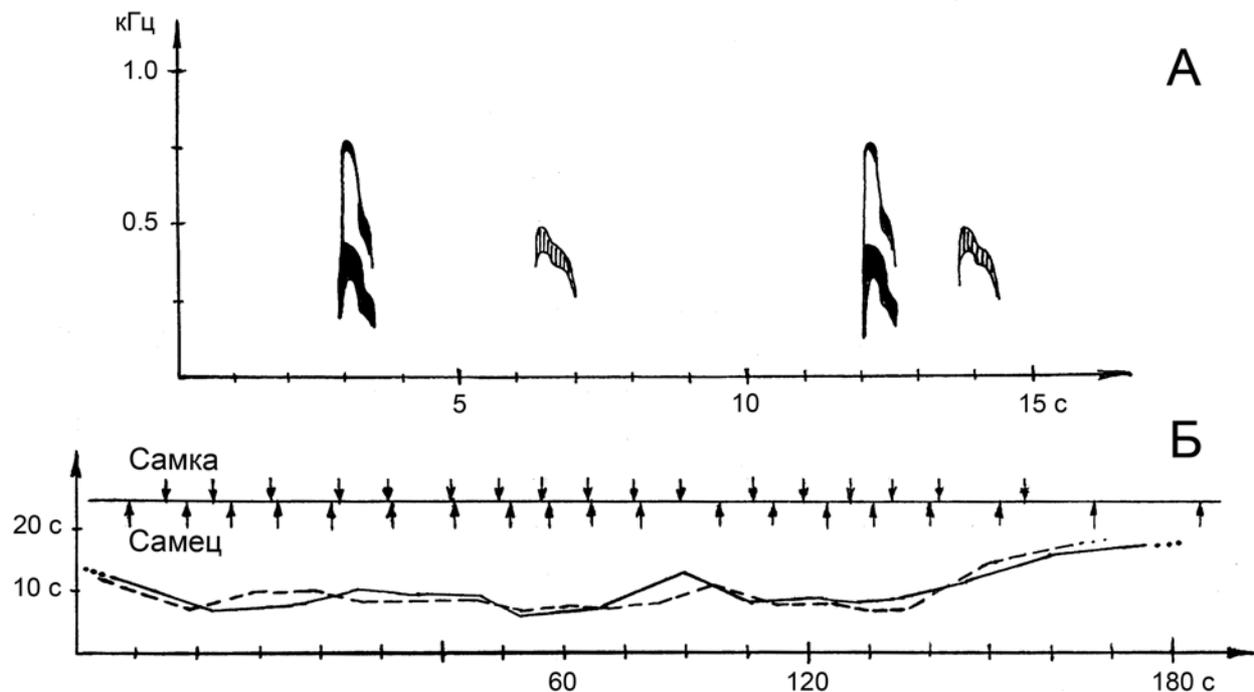


Рис. 3. А – факультативный дуэт филина *Vubo bubo*. Б – график изменения ритма пения партнёров. Узбекистан, окрестности Бухары, 1988 год.

Факультативный дуэт имеется также у виргинского филина *Vubo virginianus*. С помощью статистического анализа удалось показать, что у этого вида при совместном пении партнёров 89% криков самца укладываются в первую четверть паузы между криками самки. Причём такая упорядоченность – результат усилий только самца, самка свои крики не согласовывает (Emlen 1973).

Род рыбные филины *Ketupa*

Пение самца рыбного филина *Ketupa blakistoni* – это повторяющийся мощный, слышимый в пойменном многоярусном лесу за 1.5 км, двойной крик, который можно передать как «хуу-гуууу», с несущей частотой 0.15-0.25 кГц и общей длительностью 2.5-3 с. У самки крик двойной («хыы-гыыы») или тройной, более низкий и продолжительный (до 4 с). Ритм у обеих птиц – 1 крик в 5-20, чаще в 5-10 с как при одиночном, так и при совместном пении, причём в последнем случае самка обычно исполняет двойные крики.

Ритуализированная совместная вокализация партнёров (рис. 4, А) представляет собой точно согласованный во времени дуэт (Пукинский

1974). Начинается он, как правило, голосом самца: через 0.3 с присоединяется самка, так что первые звуки исполняются антифонально, а вторые частично накладываются. Время ответа (от начала крика самца до начала крика самки) варьирует от 0.2 до 0.4 с (чаще 0.3 с) и не зависит от интервалов между последовательными дуэтами, общий ритм которых может изменяться в 3-4 раза на протяжении одной звуковой последовательности (рис. 4, Б). Ясно, что у этих птиц дуэт основан на «рефлексе ответа», причём на согласовании во времени не только каждого крика, но и каждой его части. В результате образуется как бы новый видоспецифический мотив.

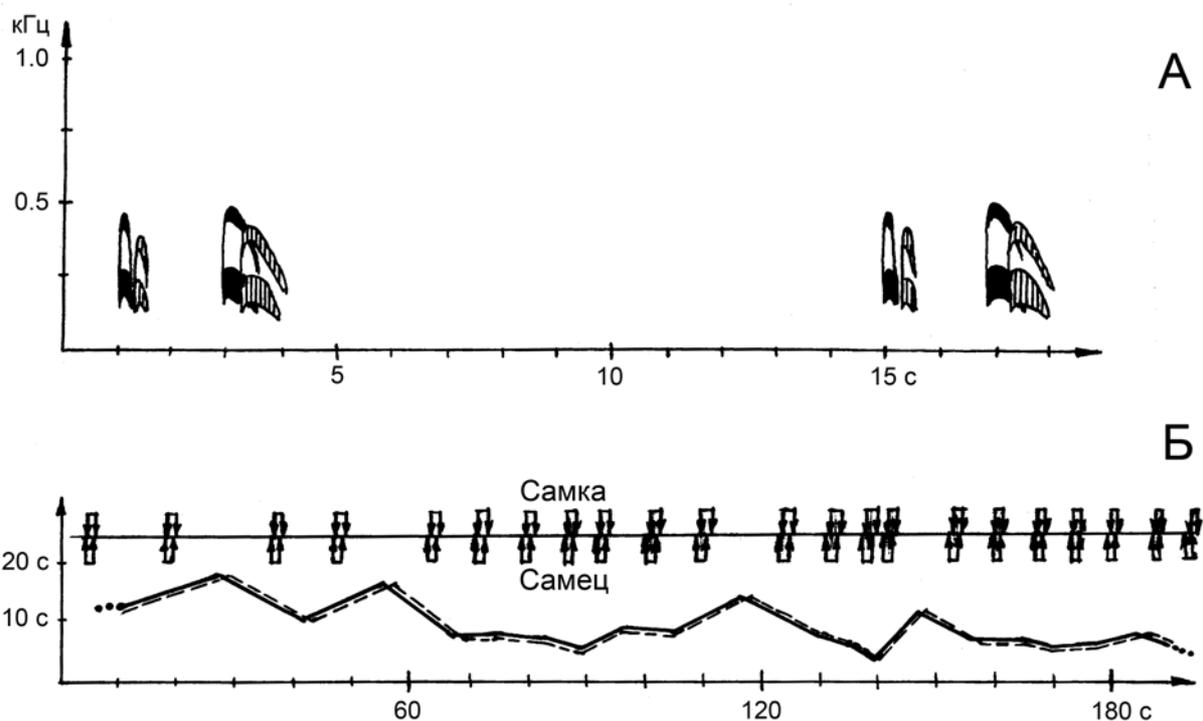


Рис. 4. А – дуэт рыбного филина *Ketupa blakistoni*. Б – график изменения ритма пения партнёров. Уссурийский край, река Бикин, 1971 год.

Изредка нами отмечались случаи, когда «запевалой» оказывалась самка. Дуэт при этом перестраивался (1-й и 3-й звуки принадлежали самке, а 2-й и 4-й самцу), но оставался слаженным. То есть навык правильного исполнения своей партии относительно голоса партнёра имеется у обеих птиц.

В разгар тока, который в Приморье, на реке Бикин, приходится на февраль-март, дуэт рыбного филина раздаётся почти в любое время суток. Наиболее активно пение птиц всё же вечером и утром, когда оно иногда длится часами. В апреле-мае рыбные филины обычно ограничиваются пением в вечерних сумерках.

Размножающиеся особи исполняют свой дуэт у гнезда, сидя неподалёку друг от друга, часто на одном суку. Вечерним пением ежедневно начинается их активность. Поющий рыбный филин, в такт звукам,

слегка приседает и сутулится, немного приоткрыв клюв. Во время второй, наиболее мощной части крика, на вздувшемся горле птицы перья топорщатся, открывая белёдые основания (что характерно и для пения филинов рода *Bubo*). Яркое мерцание этого светлого знака хорошо заметно в сумерках. Однако поющие рыбные филины сидят боком, а иногда и спиной один к другому, так что для согласования уже сложившегося дуэта зрительные ориентиры не требуются. Дуэтирование длится обычно около 15 мин, после чего самка переходит на «выпрашивающий» сигнал (протяжный, до 2.5 с, и высокий – от 2 до 4 кГц, свист), а затем оба улетают на охоту. Вечернее пение наиболее регулярно: на Бикине пара рыбных филинов пела в 18 ч почти каждые сутки, по крайней мере, до вылета птенцов.

Рыбные филины выделяются среди других сов продолжительностью связи молодых птиц со взрослыми. Так, даже в мае размножающаяся пара кормила не только гнездовых птенцов, но и прошлогодний выводок, периодически наведывавшийся к гнезду. Поздний переход к самостоятельному питанию приводит к тому, что молодые рыбные филины впервые приступают к размножению лишь на третьем году жизни (Пукинский 1973).

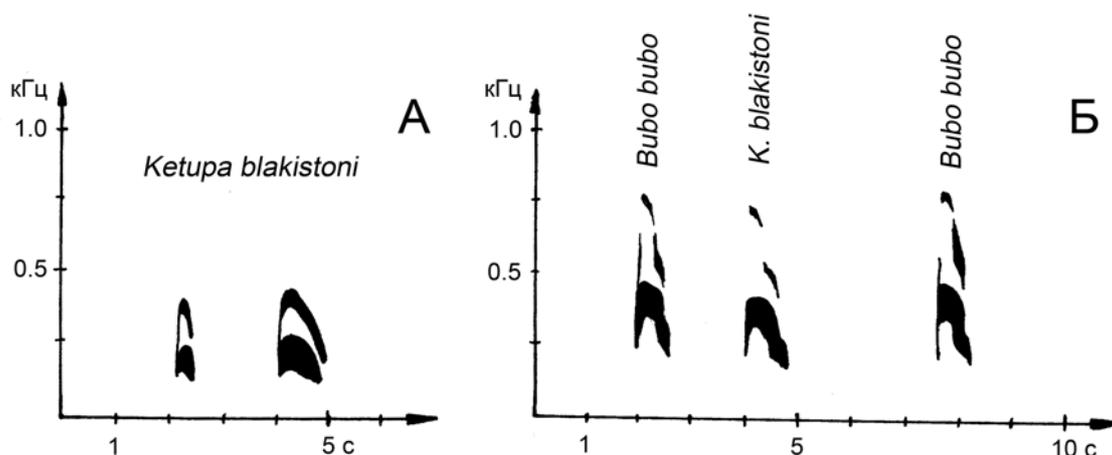


Рис. 5. Голосовая имитация у рыбного филина *Ketupa blakistoni*.
Б – подражание голосу обыкновенного филина *Bubo bubo* при совместной с ним вокализации.
Ленинградский зоопарк, 1989 год.

По наблюдениям У.Торпа (Thorpe 1975), выработка слаженного дуэта требует научения, а поддержание его – постоянной тренировки. По-видимому, так обстоит дело и у рыбного филина. Молодые птицы (вероятно, одного выводка) впервые начинают петь дуэтом в мае второго года жизни, когда держатся ещё на гнездовом участке родителей. Их пение более слабое, сбивчивое, менее активное и не приурочено к определённому месту. Оно продолжается по крайней мере до осени. Расселение молодых птиц и разбивка на пары происходит, видимо, в конце зимы. В марте все филины поют уже слаженно.

Способность же к научению у этих птиц имеется. Так, рыбный филин, по-видимому, самка, птенцом попавшая в Ленинградский зоопарк и содержавшаяся в обществе других сов, переняла голос обыкновенного филина. Её крик (рис. 5) стал двусложным вместо двойного, выше, с ударением на первой части и т.д. Свойственной виду осталась лишь сила голоса, намного превосходящая «модель». Никакого дуэта с соседями эта особь, однако, не выработала – её крики чередовались с голосами обыкновенных филинов незакономерно. Из нескольких видов сов (полярной, неясытей и др.) птица выбрала для подражания именно филина – голосом, размером и обликом больше других напоминающего рыбного филина. Тем не менее, это единственный пример подражания, известный нам у сов.

Слаженным дуэтом обладает и родственный вид – бурый рыбный филин *Ketupa zeylonensis*, у которого двойной крик самца и тройной крик самки издаются в «такой точной последовательности, что создается полное впечатление, будто песню из пяти нот исполняет одна птица» (Harrison 1973).

Род полярная сова *Nyctea*

Основой тока полярной совы *Nyctea scandiaca* являются демонстративные полёты самца «с мышкой», совершаемые молча. Вокализацией сопровождается ритуализированное кормление. Самец при этом исполняет «песню» (низкое уханье), а самка – резкий свист (инфантильный сигнал). Судя по описаниям (Watson 1957; Portenko 1972; Taylor 1973; и др.), голоса птиц во время совместной вокализации не упорядочены. Собственными наблюдениями за токованием этой совы мы не располагаем.

Род ястребиная сова *Surnia*

Песня самца ястребиной совы *Surnia ulula* – это время от времени подаваемая монотонная трель «у-лю-лю-лю-лю-...» высотой около 1 кГц, состоящая из одинаковых коротких звуков, исполняемых со скоростью 15-17 импульсов в секунду. По наблюдениям в неволе, трель включает обычно 90-100 импульсов и длится 6.0-6.5 с. К концу она иногда понижается и, как правило, постепенно усиливается. Песня самца довольно слабая и слышна лишь за 500 м. Сходную трель, хотя более короткую и менее стабильную по ритму и высоте, изредка издаёт и самка (Stamp 1985). Более обычная звуковая реакция самки – протяжное хрипкое взвизгивание «вишиишии», с ударением на конце, слышное за 200 м. Этот широкополосный крик (1-7 кГц) длительностью примерно в 1 с часто издаётся птицей при возбуждении.

В период тока самец, помимо песни, исполняет демонстративные полёты – между деревьями, с хлопаньем крыльями (Mikkola 1983), а

также над лесом, наподобие перепелятника *Accipiter nisus*. В полёте он иногда издаёт и другую трель, по звучанию похожую на крик зелёного дятла *Picus viridis*. Самка при токовании самца изредка взвизгивает, сидя на присаде в районе дупла. И если звуковые реакции самца во время тока можно назвать пением, то беспокойные крики самки – едва ли. Совместная вокализация партнёров у этого вида, токующего как правило при свете, не только не согласована, но и не упорядочена, иными словами, степень ритуализированности её не достигает уровня парного пения.

Род воробьиные сычики *Glaucidium*

Воробьиный сычик *Glaucidium passerinum*, активность которого, как известно, в значительной мере дневная, тем не менее обладает весьма разнообразным звуковым репертуаром. От него можно услышать множество вариантов свистов, нередко сгруппированных в определённой последовательности. Однако сигналы дальнего действия у этого вида более стереотипны.

Песня самца – слабо модулирующий свист высотой около 1.5 кГц и длительностью 0.25 с, монотонно повторяемый с интервалами в 1.5-3 с. При усилении возбуждения он сопровождается ещё 2-5 совсем короткими поспешными свистами. В разреженном лесу в хорошую погоду голос самца слышен за 1 км. Песня самки сходна, хотя звучит резче, чаще сопровождается короткими отбивками и подаётся реже. В целом самки поют мало, хотя изредка и они могут свистеть до часу подряд (Schönn 1980). Более обычный голос самки – высокий (по данным того же автора – до 4-5 кГц, длящийся 0.6-0.7 с) «выпрашивающий» сигнал, сходный со свистом слётка.

Пение самцов воробьиного сычика под Петербургом становится регулярным уже с середины марта; самки начинают подавать голос в конце этого месяца. В это время на гнездовом участке сычиков в сумерках можно услышать переключку птиц. В сильные оттепели мы отмечали её даже в конце февраля. По наблюдениям З.Шенна, она свойственна стадии тока, называемой им «фазой начального образования пары вдали от дупла» (Schönn 1976). Территориально вокализация птиц в этот период приурочена не к гнезду, а к гнездовому участку, и представляет собой просто дистанционную звуковую связь. Сычики, перемещаясь, переключаются, находясь на удалении один от другого. Сблизившись, они переходят на недистанционные свисты, более тихие, беспорядочные и разнообразные. Позднее эти совы токут уже почти исключительно у дупла. С вечера самец песней призывает сюда самку. После её появления начинается демонстрация дупла, кормление, спаривание. Эти действия сопровождаются различными возбуждёнными, не упорядоченными свистами. Ритуализированное же

парное пение, на наш взгляд, этим птицам не свойственно. Для воробьиных сычи́ков характерен также «осенний ток» – в сентябре-октябре. В это время вновь можно услышать переключку птиц, по-видимому, старых (Пукинский 1977).

Род иглоногие совы *Ninox*

Дистанционный призыв самца иглоногой совы *Ninox scutulata* – двойной крик «ух-ух» частотой 0.8 кГц и общей длительностью 0.7 с, исполняется со скоростью примерно 50 криков в минуту. Слышно его за 1 км. Аналогичный голос самки ниже (0.6-0.7 кГц), тише, длится 1 с и подаётся в более медленном ритме. В Приморье пение самцов начинается с мая. Самец поёт около получаса на вершине крупного дерева, затем, перелетев 200-300 м, меняет место и вновь подаёт голос. Так он облетает по кругу гнездовой участок (Пукинский 1977). После прилёта самки (вторая половина мая) центром тока становится гнездовое дупло, возле которого и происходит парное пение.

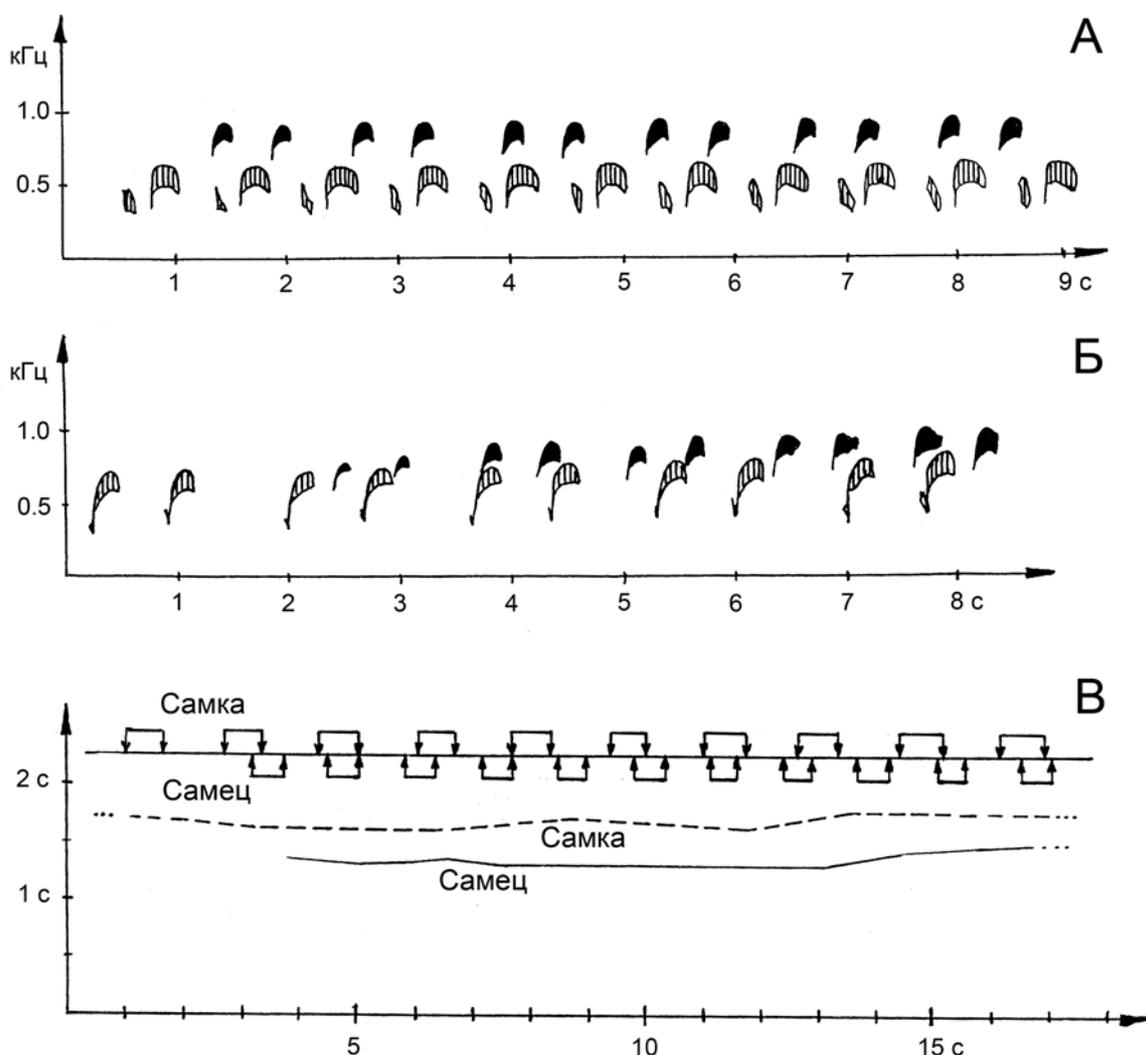


Рис. 6. А, Б – парное пение иглоногой совы *Ninox scutulata*. В – график ритма пения партнёров. Уссурийский край, река Бикин, 1975 год.

Парное пение иглоногих сов исполняется в глубоких сумерках. Инициатором его выступает самка. Сидя на ветке вблизи дупла, держа тело горизонтально, она начинает равномерно издавать воркующие низкие (0.5 кГц) звуки «*буу-буу-буу-...*», постепенно усиливающиеся и учащающиеся. Это продолжается до 2 мин, после чего, встав, самка переходит на более высокие двойные крики. В этот момент или ещё во время «запевки» к вокализации присоединяется находящийся тут же самец (рис. 6, А, Б). Ритм пения у каждого из партнёров свой и крики они не согласовывают (рис. 6, В). Пение иглоногих сов продолжается обычно 10-15 мин.

Парное пение иглоногих сов – это ритуал, который предшествует передаче корма, спариванию, демонстрации дупла, но прямо с этими действиями не связан и может исполняться независимо от них. За несколько дней до откладки яиц церемония упрощается – самка больше не воркует, обе птицы при совместном пении исполняют только двойные крики. С началом насиживания парное пение в основном прекращается, хотя иногда может возобновляться и позднее.

Род домовые сычи *Athene*

Песня самца домового сыча *Athene noctua* – слабо модулирующий крик «*уоооо*», обычно из двух частотных составляющих, наиболее энергоёмкая из которых высотой в 1 кГц (в Узбекистане), длящийся 0.6-0.7 с и повторяющийся через 5-7 с. Песня самки схожа, короче, с более широким диапазоном частот за счёт выраженных обертонов.

К сожалению, мы не располагаем личными наблюдениями за совместным пением этих сов. Судя по описаниям, наиболее подробное из которых приводится в статье К.М.Эксо и В.Шерцингера (Exo, Scherzinger 1989), сычи поют в сходном и довольно стабильном ритме. Наиболее типичная последовательность криков при этом:

♂ – ♀ – – – ♂ – ♀ – – – ♂ – ♀... и т.д.

Упоминается также о том, что такое пение между соседними парами может длиться до часа. Похоже, что у этого вида имеет место факультативный дуэт.

Род неясыти *Strix*

Токующий самец бородатой неясыти *Strix nebulosa* издаёт низкие (0.25-0.5 кГц) глухие неторопливые трели, состоящие из 9-14 (под Петербургом), чаще 12 равномерно подаваемых одинаковых звуков, длящихся 0.3 с каждый. Такие песни, общей продолжительностью 6.5-10 с, следуют с интервалами в 20-40 с. Слышно их в лесу обычно не далее, чем за 0.5 км. Аналогичные звуки самки грубее, резче, подаются более короткими сериями и реже. Чаще самка издаёт негромкое сдвоенное, несколько хрипловатое уханье, похожее на выпрашивающий сигнал

птенца или слётка. Помимо песни, самец молча исполняет токовый волнообразный полёт низко над лесом.

Хотя бородатая неясыть – одна из наиболее «дневных» сов, поёт она обычно в сумерках или в темноте. При ухаживании перед спариванием можно услышать от этих, в целом молчаливых, сов песню самца, выкрики самки, неторопливое воркование, короткое уханье и другие тихие звуки. Во время ухаживательного кормления голос – выпрашивающий инфантильный крик – подаёт в основном самка. Самец обычно молча её поджидает. Вокализация партнёров при контактах у гнезда не согласована и не упорядочена. Ритуализированное парное пение, а тем более дуэт, по нашим наблюдениям, этому виду несвойственны.

Дистанционный призыв самца серой неясыти *Strix aluco* – стереотипный, своеобразный и довольно сложный (для совы) тройной крик высотой обычно 0.7-0.9 кГц, с выраженной индивидуальной (Southern 1970; Hiron 1985; Galeotti, Pavan 1991) и географической изменчивостью. Удачная транскрипция этой «песни» – «*tooo ----- whit-tuwoooo*» (Macfarlane 1977). Первый звук длится 0.5-0.7 с; примерно через 5 с следует более тихий и короткий (0.1 с) второй и, после полсекундной паузы – громкий, протяжный (0.7-1 с) вибрирующий третий звук. В целом песня длится 6-8 с и исполняется обычно с интервалами в 10-15 с. Аналогичная вокализация самки, по многолетним наблюдениям в Англии, «менее правильно фразирована» (Southern 1970). Для переключки и в качестве призыва нередко используется только часть «песни» – обычно концовка. Разнообразные её варианты, по-видимому эмоциональные, и составляют основной звуковой фон в районе гнезда. Серые неясыти щедрьы на голос, однако «контекст» вокализации этих сугубо ночных птиц зачастую остаётся неясен.

При токовании у гнезда самец издаёт песню или её часть, а самка – обычно контактный крик «*ку-вит*» (с диапазоном от 1 до 4 кГц и ударением в конце), с глубокой частотной модуляцией, похожий на голос слётка. В целом вокализация партнёров не упорядочена, но временами – согласована довольно точно. Это, скорее, не дуэтное пение, а отдельные дуэтные крики (типа журавлиных – *Grus grus*). Такой факкультативный дуэт основывается на правильности ответа (самца или самки) на голос партнёра, а не на ритме криков, который у этих птиц весьма изменчив.

Дуэты можно услышать от серых неясытей почти в любое время года, хотя намного чаще – в начале весны. Как отмечает Х.Соутенрн (Southern 1970), осенью (в октябре-ноябре) голоса этих птиц «наиболее синхронизированы».

Обычный вариант песни самца длиннохвостой неясыти *Strix uralensis* – тройной крик, сходный, но более низкий (0.3-0.5 кГц), чем у серой неясыти, с меньшей разницей в структуре, длительности и силе по-

следовательных импульсов. Его можно передать как «хууу ----- ув-уув», в общей сложности обычно длящееся 5-6 с, где за первым звуком через 4-5 с поспешно произносятся ещё два. Интервалы между криками изменчивы, обычно 8-15 с. Слышно эту песню за 1.5 км, а при хороших условиях – и за 2 км. Аналогичная звуковая реакция самки грубее, более хриплая, издаётся много реже.

При высокой численности длиннохвостых неясытей, собравшиеся вместе 3-4 самца, вдали от своих гнёзд, до получаса кряду могут кричать вместе, сидя на соседних деревьях (Шибнев 1989). Однако слаженности вокализации при этом не отмечается.

Второй вариант песни самца, иногда воспроизводимый также самкой (Cramp 1985) – серия из 6-12, чаще 8-10 низких (0.3-0.5 кГц) звуков, в начале постепенно повышающихся и усиливающихся. Эта трель, слышная до 1.5 км, издали одновременно напоминает таковую мохноногого сыча и болотной совы. Как правило, серии звуков длятся 1.5 с и исполняются с интервалами в 4-8 с. Оба варианта песни длиннохвостой неясыти – синонимы, хотя второй издаётся, видимо, при большем возбуждении, например, вблизи самки. На западе ареала этой неясыти трель обычна (Lundberg 1980); в Белоруссии на её долю приходится около трети всех песен (Тишечкин 1986). В окрестностях Петербурга и на Дальнем Востоке птицы исполняют её реже. Эта трель сравнительно трудно лоцируется – кажется, что поющая сова находится дальше, чем есть на самом деле (Шибнев 1989; наши наблюдения).

Наиболее обиходный крик самки – выпрашивающее хриплое взлаивание, похожее на птенцовое. Издаётся оно в различных ситуациях при возбуждении и слышно за 300 м. Этот широкополосный звук (область наиболее энергоёмких частот 0.3-2.0 кГц) длится обычно 0.3-0.6 с и подаётся неравномерно, с интервалами в 0.3-8 и более секунд.

Парную вокализацию длиннохвостых неясытей (рис. 7, А, Б) можно слышать вблизи их гнезда с весны до осени – в сумерках, ночью, а также при свете. Помимо других ситуаций, она, как правило, предшествует передаче корма. Как указывает А.Лундберг (Lundberg 1976), это важно иметь в виду при учёте этих сов по голосу. Большое количество криков соответствует в первую очередь частоте кормлений самки самцом, т.е. обилию полёвок, а не числу гнездовых пар.

В период тока кормление самки самцом происходит примерно следующим образом. Самец, вернувшийся с добычей к гнезду, начинает ритмично исполнять один из вариантов песни, либо чередует оба варианта. Самка, ответив, то и дело беспокойно перелетает, не переставая взлаивать. Весной это продолжается до 10 мин. Крики учащаются по мере сближения птиц, так что самец переходит уже на какие-то обрывки песни, вроде негромкой последовательности «уув, ув, у, ув, у» и т.д. Наконец, самка выхватывает у него добычу, после чего он улетает,

нередко с высоким (3-4 кГц) резким щелчком. С началом инкубации процедура передачи корма упрощается, однако в обильные полёвками годы, когда самка охотится мало, этот ритуал выполняется и при птенцах. Голоса сов не согласованы во времени (рис. 7, В) и тем менее ритмичны, чем ближе птицы друг к другу. Парным пением эту вокализацию можно назвать лишь с некоторой натяжкой.

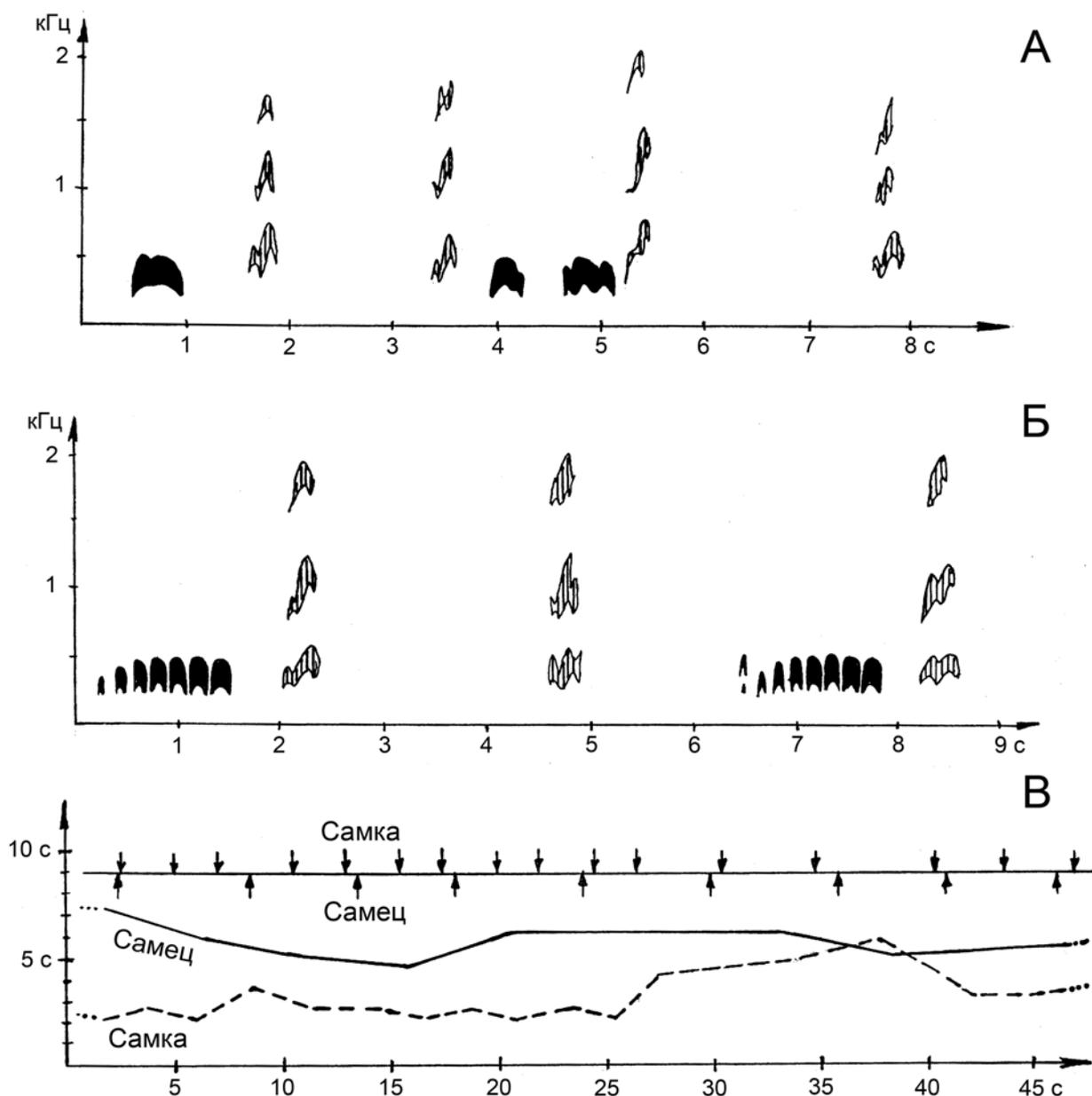


Рис. 7. А, Б – парное пение длиннохвостой неясыти *Strix uralensis*.
В – график изменения ритма пения партнёров. Ленинградская область, 1989 год.

В период тока, а нередко и во время вылета птенцов, можно услышать также переключки пары длиннохвостых неясытей, основанные на тройных криках. Вероятно, именно это имеет в виду А.К.Тишечкин (1986), упоминая об антифональных дуэтах, отмечавшихся им в Белоруссии и особенно часто возникавших в ответ на проигрывание совам

соответствующих звукозаписей. По нашим наблюдениям на Северо-Западе России и на Дальнем Востоке, такое пение слабо ритуализированное и, во всяком случае, не согласованный дуэт.

Род ушастые совы *Asio*

При токовании самец ушастой совы *Asio otus* чередует ритуализированные полёты с вокализацией. Летая, сова периодически хлопает крыльями (сводя их снизу, под брюхом) – до 30 раз в минуту, сериями по 5-6 поспешных хлопков. Поёт самец обычно на присаде, в кроне или на верхушке дерева, ритмично издавая низкие (0.2-0.3 кГц) короткие (0.3 с) звуки с интервалами в 1.5-2 с. Получается размеренное «у-у-у-у-у...», слышное за 500-700 м, а по некоторым данным (Mikkola 1983) – за 1 км. После 2-3 мин пения самец вновь принимается летать над лесом и хлопать крыльями. Изредка он кричит и на лету. Токование начинается в глубоких сумерках и продолжается в темноте.

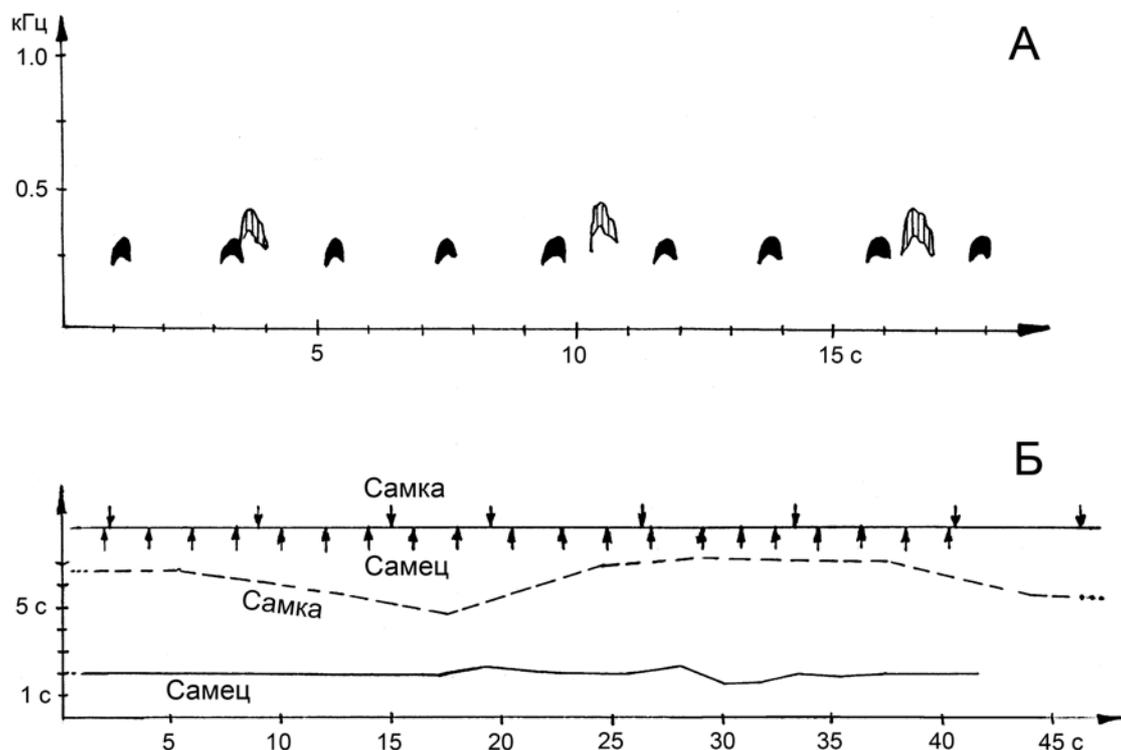


рис. 8. А – парное пение ушастой совы *Asio otus*. Б – график ритма пения партнёров. Ленинградская область, 1988 год.

Аналогичная «песня» самки выше (0.3-0.4 кГц), более хриплая и протяжная (0.5-0.6 с), раздаётся через 4-7 с. Для криков характерны индивидуальные (Stamp 1985) и географические различия в высоте и ритме. У ушастой совы самки поют не менее часто, чем самцы, и несколько громче.

Во время совместной вокализации совы, усевшись неподалёку от гнезда, поочерёдно подают голос. Упорядоченность и правильность

чередования криков (рис. 8, А) базируется на их ритмичности, особенно у самца (рис. 8, Б). Парное пение он прерывает брачными полётами, во время которых самка продолжает равномерно «ныть». Ритуализированное пение мы слышали от ушастых сов только весной. Обычно оно не было связано с передачей корма, хотя иногда и предшествовало ей.

Ток самца болотной совы *Asio flammeus* представляет собой сугубо демонстративный полёт, совершаемый часто при свете, нередко в лучах заходящего солнца, иногда ночью. Птица неторопливо, с глубокими взмахами крыльев летает на высоте 50-300, реже до 500 м над землёй. Время от времени раздаётся глухая «барабанная» трель: «бу-бу-бу-бу-бу-бу-бу-бу». Она состоит из 8-10 (и до 20 – Bergmann, Heib 1982) постепенно усиливающихся, а затем ослабевающих равномерных выкриков, произносимых со скоростью 2.5 в секунду. высота звуков 0.4-0.5 кГц. Песни следуют с интервалами в 1-4 мин. Исполнив 2-4 трели, самец скользит на горизонтально расставленных крыльях 20-70 м, после чего круто пикирует, хлопая крыльями под грудью. Удары сгруппированы в серии по 4-5, длящиеся 1 с. Затем возобновляется неторопливый горизонтальный полёт, наконец он замедляется, раздаётся пение, и т.д. Это напоминает в какой-то мере брачные ритуалы хищных птиц. Изредка самец может петь на присаде в том же ритме (Mikkola 1983).

Самка во время токования самца подаёт с земли хриплые широкополосные (0.3-4.0 кГц) крики, похожие на голос птенца, длящиеся 0.5-1.2 с. Они исполняются неравномерно, по одному или короткими сериями. Парного пения у этого вида мы не наблюдали.

Род мохноногие сычи *Aegolius*

Песня мохноногого сыча *Aegolius funereus* – «у-пу-пу-пу-пу-пу» – очень доносчивая трель высотой 0.7-1.1 кГц, напоминающая крик удода *Upupa epops*. В сплошном лесу её слышно за 1.5 км, а в разреженном – до 3 км. Песня состоит из одинаковых звуков, издаваемых по 5-6 в секунду, постепенно повышающихся и усиливающихся. Число слогов и их общая продолжительность подвержены географической изменчивости. Так, в Швеции песни мохноногого сыча включают в среднем 15.2 импульса, в Германии – 3-9, в Северной Америке – в среднем 16.1 (Bondrup-Nielsen 1984). В районе Санкт-Петербурга трели сыча состоят из 5-7 звуков, чаще 6-7 (Мальчевский, Пукинский 1983), длятся 0.8-1.0 с и отделяются паузами в 1-4 с. В период токования – в марте-мае – совы поют очень активно: за 3 ч (с сумерек до полуночи) исполняется до 3000 трелей. С перерывами, вокализация может длиться всю ночь. После образования пары пение быстро прекращается. По наблюдениям Л.Кенига (цит по: Mikkola 1983), похожую, но слабую трель иногда можно услышать и от самки.

Помимо обычной песни, в присутствии самки (при демонстрации дупла, например) самец исполняет менее громкую «непрерывную» песню. В этом случае звуки песни произносятся в таком же ритме до 2 мин (и даже до 4.5 мин – одно наблюдение) подряд.

Во время токования самца самка периодически издаёт «выпрашивающий» высокий (до 6 кГц – Bondrup-Nielsen 1984) звук, напоминающий голос слётка, а также возбуждённое «кувах».

Упорядоченная ритуализированная совместная вокализация мохноногим сычам не свойственна. С образованием пары пение самца полностью прекращается.

Обсуждение наблюдений

Анализируя дистанционное голосовое общение сов фауны России, наблюдая за ними в природе и в вольерах нетрудно заметить, что стремление к парной вокализации – изначальная характерная черта птиц этой группы. Проявляется она наиболее ярко в репродуктивный период и связана с врождённой индуктивностью вокализации сов – т.е. стремлением на голос отвечать голосом (Мальчевский, Пукинский 1980). Однако, лишь парную вокализацию рыбного филина можно назвать дуэтом безоговорочно.

Заметим также, что на примере рассматриваемых видов прослеживается как бы последовательное усложнение пения пары. Так, по регулярности исполнения, характеру издаваемых звуков и их согласования, можно выделить 4 типа совместной вокализации партнёров по размножению:

1. Неупорядоченная вокализация пары, отличающаяся нерегулярностью исполнения и подачи криков, отсутствием их согласования. Пение при этом характерно только для самца. Возбуждение самки выражается отдельными, неритмичными, время от времени издаваемыми инфантильными криками, чем и ограничивается её «трудоучастие» в совместной вокализации. В основном самка – заинтересованный зритель и слушатель.

2. Парное пение, при котором обе птицы параллельно подают голос – каждая в своём независимом ритме. Последний, если выдерживается, придаёт общей вокализации упорядоченность.

3. Факультативный дуэт, при котором упорядоченность звуков, в основном обусловленная постоянством и сходством ритма пения партнёров, дополнительно ими усиливается. Антифональность голосов птиц при этом является не правилом, а тенденцией.

4. Дуэт – строго ритуализированная парная вокализация, согласованность которой не зависит от ритма пения и обусловлена своевременностью каждого звукового ответа. В результате создаётся новый рисунок совместной вокализации, характеризующий вид.

Перечисленные типы пения распределяются среди обсуждаемых видов следующим образом:

Неупорядоченная вокализация пары	Парное пение	Факультативный дуэт	Дуэт
<i>Nyctea scandiaca</i>	<i>Otus brucei</i>	<i>Otus scops</i>	<i>Ketupa blakistoni</i>
<i>Surnia ulula</i>	<i>Otus sunia</i>	<i>Bubo bubo</i>	
<i>Glaucidium passerinum</i>	<i>Ninox scutulata</i>	<i>Athene noctua</i>	
<i>Strix nebulosa</i>	<i>Strix uralensis</i>	<i>Strix aluco</i>	
<i>Asio flammeus</i>	<i>Asio otus</i>		
<i>Aegolius funereus</i>			

Сопоставляя уровень согласованности пения с биологическими особенностями рассматриваемых птиц, можно заметить следующее.

К первому, наиболее примитивному типу относится вокализация 6 видов. За исключением мохноногого сыча, это самые «дневные» из сов. Среди них северо-таёжные (ястребиная сова, бородатая неясыть) и тундровый (полярная сова) виды, порой оседлые, но чаще вынужденные совершать незакономерные перемещения. В этой же группе оказался сравнительно оседлый вид (если не считать нерегулярных зимних кормовых кочёвок) – воробьиный сычик, и один перелётный – болотная сова.

Относительно длительности существования пар у этих птиц мало что известно. У бородатой неясыти они, по-видимому, наиболее долговечны. У полярной совы (Mikkola 1983) и, вероятно, у воробьиного сычика пары могут сохраняться в течение нескольких лет. Однако в большинстве случаев пары образуются, скорее всего, на один сезон.

У мохноногого сыча (единственного ночного вида в этой группе) территориальные связи весьма разнообразные. Как показало кольцевание, большинство самцов оседлы, самки же более подвижны, кочуют шире и нередко меняют участок (Korpimäki *et al.* 1987). Например, в Финляндии в одном и том же дупле в течение 5 лет самки ежегодно менялись. С другой стороны, здесь же было установлено, что самка, окольцованная птенцом, через год вырастила два выводка в дуплах, расстояние между которыми составило чуть более 10 км (Mikkola 1983). Супружеские связи у мохноногого сыча, очевидно, крайне недолговечны.

Ко второму типу совместной вокализации членов пары – парному пению (упорядоченному на основе ритма), – относятся, по нашей классификации, 5 видов. Четыре из них сугубо ночные (буланая и уссурийская совки, ушастая и иглоногая совы). По характеру связи с территорией ушастую сову можно назвать кочующим видом. Совки и иглоногая сова в условиях России (и в большей части ареала) – перелётные птицы. Пары у них вряд ли устанавливаются на длительное время.

Из сов второй группы парная вокализация наименее упорядочена у длиннохвостой неясыти – наиболее «дневной», хотя оседлой и сохраняющей пару многие годы (Saurola 1987).

Факультативным дуэтом модно назвать пение 4 видов. Все они более или менее ночные совы. Филин, серая неясыть и домовый сыч – птицы оседлые, пары у них сохраняются пожизненно (Blondel, Badan 1976; Glue, Scott 1980; Saurola 1987; Дробялис 1989). Единственный перелётный вид – сплюшка. Трудно представить, чтобы многолетняя связь партнёров была бы у неё нормой. Однако есть указания на то, что родители и их выводок мигрируют вместе (Koenig 1973). Примечательно также, что этому виду, как и оседлым совам, свойственно осеннее пение.

Наконец, дуэт характерен для рыбного филина. Это ночная, оседлая сова. На Дальнем Востоке в наиболее суровые зимы эти птицы иногда совершают небольшие кочёвки. В такие годы на реке Бикин у отдельных полыней одновременно можно видеть до 6 особей (возможно, это родительская пара с потомством двух лет). Здесь также слышится иногда дуэт, но чаще – выпрашивающие свисты. Однако в целом эта сова оседлая. После гибели одного из партнёров оставшийся в живых продолжает держаться на гнездовом участке (иногда более года) и активно поёт свою партию, пока не образуется новая пара (Пукинский 1973). Последняя сохраняется на всю жизнь; по наблюдениям в Японии – до 20 и более лет (Brazil 1989).

Таким образом, мы пришли к выводу, что наибольшая правильность и стереотипность (т.е. ритуализированность) отличает совместную вокализацию у ночных видов сов, сохраняющих пары длительное время. Возникновение парного пения у сов, на наш взгляд, обусловлено следующим. Совы – моногамы. Известные случаи бигамии не противоречат этому правилу. Как точно сформулировал А.С.Мальчевский (1987), принципиальной чертой моногамных отношений является обязательное участие самца в заботе о потомстве, что как раз имеет место у сов. У этих птиц, как известно, родительские обязанности строго распределены. В период инкубации самка только насиживает, почти не покидая кладку, а самец полностью обеспечивает её кормом. Пагубность для эмбрионов перерывов в инкубации именно у сов подчёркивал ещё О.Хайнрот (Heinroth, Heinroth 1967). В дальнейшем охотятся оба, хотя самка больше времени проводит у гнезда, обогревая и охраняя птенцов. Основная роль в обеспечении кормом по-прежнему принадлежит самцу. Лишь у рыбного филина в конце гнездового периода распределение обязанностей между полами может быть обратным. У некоторых пар (например, длиннохвостой неясыти) самец вообще не допускается к гнезду, пока птенцы не подрастут, хотя и исправно приносит добычу.

Обязательным элементом тока практически всех наблюдавшихся нами сов является ухаживательное кормление. Оно включает демонстрацию добычи, соответствующие движения, позы, вокализацию. Аналогичное поведение имеет место и у других птиц. О его значении – является ли оно только ритуалом, символом, или важно как дополнительный источник питания для самки, существуют различные мнения (Royama 1966). А.Лундберг (Lundberg 1980), обобщивший имеющиеся данные по этому поводу, считает, что применительно к неясытям последнее предположение вернее. Он пришёл к выводу, что благодаря ухаживательному кормлению увеличивается число яиц в кладке, масса первого яйца, а также ускоряется начало кладки. На наш взгляд, в любом случае ритуал ухаживательного кормления у сов важен прежде всего как репетиция, отработка стереотипа поведения, жизненно необходимого в дальнейшем.

У сов, как известно, половой диморфизм проявляется в размерах птиц. Из рассматриваемых нами видов у рыбного и обыкновенного филинов, у неясытей и мохноногого сыча самки намного крупнее самцов, у других сов эти различия меньше. По общему мнению многих авторов (Шаблявичюс 1983; Marshall 1987; и др.; наши данные), наблюдавших в период тока ритуал кормления у сов, он напоминает какое-то враждебное взаимодействие. Более крупная самка ведёт себя агрессивно и буквально вырывает добычу у нерешительно, словно боязливо приблизившегося самца, который сразу же поспешно улетает. После передачи корма самец выглядит потрёпанным; он некоторое время отряхивается и приводит в порядок перо. Вероятно, ритуализированные последовательные действия при кормлении в период ухаживания (а у ночных видов вокализация – в первую очередь) способствуют как раз урегулированию отношений между партнёрами, налаживанию взаимодействия, являющегося у этих птиц обязательным условием успешного гнездования. Существует мнение (Kunkel 1974 – цит. по: Farabaugh 1982), что дуэт – это ритуализированный способ снижения агрессивности. На наш взгляд, это в полной мере относится и к парной вокализации сов.

Нам представляется также, что ухаживательное кормление – возможно исходный контекст в эволюции парного пения у сов. По мере усугубления стереотипа действий партнёров, «ритуализации» голосового поведения, оно приобрело самостоятельное значение не только для установления пары, но и поддержания её постоянства. Независимое от кормления исполнение отличает в первую очередь дуэты, в том числе и факультативные, хотя иногда – и ритуализированное парное пение (у иглоногой и ушастой сов).

К функциям дуэтов относят также территориальную (Thorpe 1973; Farabaugh 1982; и др.). У сов это маловероятно. За исключением рыб-

ного филина и ушастой совы, во время совместного пения голос самки тихий, или широкий спектр его приводит к тому, что издали слышно только самца. У рыбного филина, по нашим наблюдениям, пары не селятся одна от другой на расстоянии слышимости их голоса, когда ритуализированное пение у дупла могло бы защитить участок от вторжения соседей. С другой стороны, иногда совы, особенно склонные к синантропизации (например, буланая совка, домовый сыч), устраивают гнёзда так близко одно от другого, что тоже трудно говорить о парной вокализации как способе «защиты участка». Это, скорее, информация для случайно пролетающих мимо особей о занятости конкретных партнёров и гнездовой ниши.

Индуктивность вокализации (Мальчевский, Пукинский 1980), характерная для птиц вообще, у сов выражена особенно ярко, что естественно ввиду явной ограниченности у них возможностей зрительной связи. Она заметна уже у птенцов и слётков во время их перекличек, особенно у видов с наиболее «музыкальными» криками – например, у ушастых сов и серых неясытей. Эта же черта лежит в основе парного пения сов. Склонность к парному пению свойственна, вероятно, всем совам. Подобная вокализация партнёров во время тока имеется даже у сипухи *Tyto alba* (Bunn 1974; Bunn, Warburton 1977; Lenton 1984). Упорядоченность же пения у видов различается в связи с их биологическими особенностями.

Индуктивность вокализации – это та преадаптация, на основе которой при необходимости возникает дуэт. Поэтому последний и встречается у столь разных и систематически далёких друг от друга птиц. В группе сов он возникает у ночных видов, если постоянство пары поддерживается годами. Причём у рыбного филина постоянство пар – не только следствие оседлости. Оно диктуется узкой пищевой специализацией, приводящей к необходимости длительных совместных усилий партнёров по выкармливанию потомства.

Таким образом, основные функции как дуэтного, так и парного пения у сов – объединение пары и сохранение её на длительное время. Наличие дуэтов у сов связано с их ночным образом жизни и многолетним постоянством пар.

Литература

- Дробялис Э.Й. 1989. Гнездование филина (*Bubo bubo* L.) // *Acta ornithol. lithuanica* 1: 127-129.
- Мальчевский А.С. 1987. *Кукушка и её воспитатели*. Л.: 1-264.
- Мальчевский А.С., Пукинский Ю.Б. 1977. Дуэтные и антифональные сигналы птиц фауны СССР // *Тез. докл. Всесоюз. орнитол. конф.* Киев, 2: 29-30.
- Мальчевский А.С., Пукинский Ю.Б. (1980) 2009. Роль звуковой индукции в голосовом поведении птиц // *Рус. орнитол. журн.* 18 (483): 779-801.

- Мальчевский А.С., Пукинский Ю.Б. 1983. Отряд совы – Strigiformes // *Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий: История, биология, охрана*. Л., 1: 402-427.
- Пукинский Ю.Б. (1973) 2011. К экологии рыбного филина *Ketupa blakistoni* в бассейне реки Бикин // *Рус. орнитол. журн.* **20** (643): 605-613.
- Пукинский Ю.Б. (1974) 2011. Голосовые реакции рыбного филина *Ketupa blakistoni* // *Рус. орнитол. журн.* **20** (651): 818-822.
- Пукинский Ю.Б. 1977. *Жизнь сов*. Л.: 1-240.
- Тишечкин А.К. 1986. Некоторые особенности вокализации длиннохвостой неясыти в Белоруссии // *Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование*. Л., 2: 281-282.
- Шаблявичюс Б. 1983. Поведение серой неясыти у гнезда // *Тез. докл. 11-й Прибалт. орнитол. конф.* Таллин: 222-224.
- Шибнев Ю.Б. 1989. О биологии длиннохвостой неясыти в Приморье // *Бюл. МОИП. Отд. биол.* **94**, 5: 15-25.
- Bergmann H.-H., Helb H.-W. 1982. *Stimmen der Vögel Europas*. München; Wien; Zürich: 1-416.
- Blondel J., Badan O. 1976. La biologie du Hibou grand-duc en Provence // *Nos Oiseaux* **33**, 5: 189-219.
- Bondrup-Nielsen S. 1984. Vocalizations of the Boreal Owl (*Aegolius funereus richardsonii*) in North America // *Can. Field Natur.* **98**, 2: 191-197.
- Brazil M. 1989. The fish owl's fall from grace // *New Sci.* **121** (1647): 49-52.
- Bunn D.S. 1974. The voice of the Barn Owl // *Brit. Birds* **67**, 12: 493-501.
- Bunn D.S., Warburton A.B. 1977. Observations on breeding Barn Owls // *Brit. Birds* **70**, 4: 246-255.
- Cramp S. (Ed.) 1985. *The Birds of the Western Palearctic*. Oxford Univ. Press, 4: 1-960.
- Emlen J.T.Jr. 1973. Vocal stimulation in the great horned owl // *Condor* **75**, 1: 126-127.
- Exo K.-M., Scherzinger W. 1989. Stimme und Lautrepertoire des Steinkauzes (*Athene noctua*): Beschreibung, Kontext und Lebensraumapassung // *Ökol. der Vögel* **11**, 2: 149-187.
- Farabaugh S.M. 1982. The ecological and social significance of duetting // *Acoustic Communication in Birds* **2**: 85-124.
- Galeotti P., Pavan G. 1991. Individual recognition of male tawny owls (*Strix aluco*) using spectrograms of their territorial calls // *Ethology, Ecology, Evolution* **3**, 2: 113-126.
- Glue D., Scott D. 1980. Breeding biology of the Little Owl // *Brit. Birds* **73**, 4: 167-180.
- Harrison C.J.O. 1973. Apparent sexual dimorphism in the call of the brown fish-owl (*Ketupa zeylonensis*) // *Avicult. Mag.* **79**, 4: 140-141.
- Heinroth O., Heinroth M. 1967. *Die Vögel Mitteleuropas*. Leipzig, 2: 1-160.
- Hirons G.J.M. 1985. The effects of territorial behaviour on the stability and dispersion of tawny owl (*Strix aluco*) populations // *J. Zool. Ser. B* **1**, 1: 21-48.
- Hooker T., Hooker B.I. 1969. Duetting // *Bird Vocalization* / R.A.Hinde (ed.). London: 185-205.
- Hoppe R. 1973. Zum Stimminventar der Zwergohreule // *Falke* **20**: 206-208.
- Koenig L. 1973. Das Aktionssystem der Zwergohreule *Otus scops* (Linné 1758). Fortschritte der Verhaltensforschung // *Advances in Ethology* **13**: 1-124.

- Korpimäki E., Lagerstrom M., Saurola P. 1987. Field evidence for nomadism in Tengmalm's owl *Aegolius funereus* // *Ornis scand.* **18**, 1: 1-4.
- Lenton G.M. 1984. The feeding and breeding ecology of Barn Owls *Tyto alba* in Peninsular Malaysia // *Ibis* **126**, 4: 551-575.
- Lundberg A. 1976. Breeding success and prey availability in the Ural Owl *Strix uralensis* Pall. population in Central Sweden // *Zoon* **4**, 1: 65-72.
- Lundberg A. 1980. Vocalizations and courtship feeding of the Ural Owl *Strix uralensis* // *Ornis scand.* **11**, 1: 65-70.
- Macfarlane A.M. 1977. Song of Tawny Owl // *Brit. Birds* **70**: 348.
- Marshall J. 1987. Breeding of the great horned owl *Bubo virginianus* // *Avicult. Mag.* **93**, 4: 185-190.
- Mikkola H. 1983. *Owls of Europe*. Calton: 1-397.
- Payne R.B. 1971. Duetting and chorus singing in African birds // *Ostrich* **9** (suppl.): 125-146.
- Portenko L.A. 1972. *Die Schnee-Eule*. Wittenberg Lutherstadt: 1-232.
- Roberts T.J., King B. 1986. Vocalizations of the owls of the genus *Otus* in Pakistan // *Ornis. scand.* **17**, 4: 299-305.
- Royama T. 1966. A re-interpretation of courtship feeding // *Bird Study* **13**, 2: 116-129.
- Saurola P. 1987. Mate and nest-side fidelity in Ural and Tawny Owls // *Biology and Conservation of Northern Forest Owls*. Winnipeg: 81-86.
- Schönn S. 1976. Vierjährige Untersuchungen der Biologie des Sperlingskauzes, *Glaucidium p. passerinum* (L.), im oberen Westerzgebirge // *Beitr. Vogelk.* **22**, 5/6: 261-300.
- Schönn S. 1980. *Der Sperlingskauz*. Wittenberg Lutherstadt: 1-135.
- Southern H.N. 1970. The natural control of a population of Tawny Owls (*Strix aluco*) // *J. Zool.* (London) **162**, 2: 197-285.
- Taylor Ph.S. 1973. Breeding behavior of the Snowy Owl // *Living Birds* **12**: 137-154.
- Thorpe W.H. 1973. Duet-singing birds // *Sci. Amer.* **229**, 2: 70-79.
- Thorpe W.H. 1975. The biological significance of duetting and antiphonal song // *Acta neurobiol. exp.* **35**, 5/6: 517-528.
- Watson A. 1957. The behaviour, breeding and food-ecology of the snowy owl // *Ibis* **99**, 3: 419-462.

