

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ  
имени М.В. ЛОМОНОСОВА  
БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

*На правах рукописи*

**Марченко Александра Александровна**

**Вокальное и репродуктивное поведение  
у представителей отрядов Falconiformes и Accipitriformes**

1.5.12 – зоология

**ДИССЕРТАЦИЯ**  
на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Научный руководитель  
д.б.н., профессор  
Бёме Ирина Рюриковна

Москва – 2022

## ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	8
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.....	13
I. Вокализация.....	13
I.1. Структура сиринокса.....	13
I.2. Развитие вокального поведения у неворобьиных птиц.....	16
I.2.1. Классификация птиц по степени зрелости вылупляющихся птенцов.....	17
I.2.2. Развитие сигналов в онтогенезе у неворобьиных птиц.....	20
II. Репродуктивное поведение и гормональный статус.....	31
III. Биология изучаемых видов.....	33
III. 1. Балобан.....	34
III. 2. Кречет .....	35
III. 3. Сапсан.....	36
III. 4. Ястреб-тетеревятник.....	38
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА .....	42
I. Вокализация.....	42
I.1. Взрослые птицы.....	42
I.1.1. Соколообразные .....	42
I.2.2. Ястребообразные.....	46
I.2. Птенцы.....	50
II. Гормональный статус.....	54
ГЛАВА 3. ВОКАЛИЗАЦИЯ ВЗРОСЛЫХ ПТИЦ.....	56
I. Балобан и кречет.....	56
I.1. Вокальный репертуар.....	56
I.2. Отличия в токовых сигналах самцов и самок.....	65
I.2.1. Балобаны.....	65
I.2.2. Кречеты.....	65
I.2.3. Сравнение токовых сигналов самцов и самок у балобана и кречета.....	68
I.3. Сигналы самки балобана при токовании и кормлении птенцов.....	70
II. Сапсан.....	71
III. Ястреб-тетеревятник.....	74
III.1. Вокальный репертуар.....	74
III.2. Активность вокализации.....	85
ГЛАВА 4. РЕПЕРТУАР И РАЗВИТИЕ ВОКАЛИЗАЦИИ ПТЕНЦОВ.....	87
I. Вокальный репертуар.....	87
I.1. Балобан.....	87
I.2. Сапсан.....	88

I.3. Ястреб-тетеревятник.....	90
II. Изменение частотно-временных параметров в онтогенезе.....	95
II.1. Сигнал выпрашивания пищи.....	95
II.1.1. Балобан и сапсан.....	95
II.1.2. Ястреб-тетеревятник.....	95
II.2. Сигнал дискомфорта.....	99
II.3. Нелинейные феномены в сигнале выпрашивания пищи.....	100
III. Сравнение частотных характеристик сигнала выпрашивания пищи птенцов с сигналами из репертуара взрослых птиц.....	101
III.1. Балобан .....	101
III.2. Ястреб-тетеревятник.....	102
ГЛАВА 5. СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ТЕСТОСТЕРОНА И КОРТИКОСТЕРОНА У ЯСТРЕБА-ТЕТЕРЕВЯТНИКА.....	105
I. Размножающиеся птицы.....	105
II. Не участвующие в размножении птицы.....	105
III. Сравнение динамики уровня тестостерона и кортикостерона у размножающихся и одиночных ястребов-тетеревятников.....	105
III. Эксперимент по воздействию стресса.....	110
ГЛАВА 6. ОБЩЕЕ ОБСУЖДЕНИЕ .....	111
I. Вокализация взрослых птиц.....	112
I.1. Соколы: балобан, кречет, сапсан.....	113
I.2. Ястреб-тетеревятник.....	115
I.3. Активность вокализации.....	118
I.4. Сравнение вокализации у соколов и ястреба-тетеревятника.....	118
II. Вокализация птенцов.....	119
II.1. Птенцовый вокальный репертуар.....	119
II.2. Изменение частотно-временных параметров сигналов в онтогенезе.....	120
III. Сравнение вокализации птенцов и взрослых птиц.....	123
IV. Вокализация самки балобана при кормлении птенцов.....	124
V. Сезонная динамика уровня тестостерона и кортикостерона.....	125
V.1. Эксперимент по воздействию стресса.....	127
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	128
ВЫВОДЫ.....	129
АПРОБАЦИЯ РАБОТЫ.....	130
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ.....	132
ПРИЛОЖЕНИЕ.....	142

## Список иллюстраций

Рис. 1. Схематические вентральные виды на сиринкс певчей птицы: А в течение спокойного дыхания; Б фонация на левой стороне с закрытым лабиальным клапаном на правой стороне; В фонация на правой стороне с закрытой левой стороной.....	14
Рис. 2. Строение сиринкса бурого сокола ( <i>Falco berigora</i> ). Слева дорзальный вид, справа вентральный вид.....	15
Рис. 3. Примеры развития сигналов у представителей разных отрядов А серый гусь ( <i>ten Thoren, Bergmann, 1987a</i> ), Б тетерев ( <i>Meinertand, Bergmann, 1983</i> ), В журавль-красавка ( <i>Klepova et al., 2017</i> ), Г зеленый лесной удод ( <i>Radford, 2004</i> ).....	21
Рис. 4. Внешний вид балобана: А молодая птица, Б взрослая птица.....	34
Рис. 5. Внешний вид кречета: А молодая птица серой морфы, Б взрослая птица белой морфы.....	35
Рис. 6. Внешний вид сапсана: А молодая птица, Б взрослая птица.....	37
Рис. 7. Внешний вид ястреба-тетеревятника (подвид <i>A.g. albidus</i> ): А молодая птица, Б взрослая птица.....	38
Рис. 8. Измеряемые параметры звуков у балобана и кречета: А одиночный "чан" самца, Б трель самки, В одиночный "чан" самки, Г окрикивание, Д собственно вопль, Е "опасность сверху".....	45
Рис. 9. Измеряемые параметры в сигналах сапсана на примере трех сигналов: А токовый сигнал, Б недовольный ("кьяк-кьяк"), В "опасность сверху".....	47
Рис. 10. Измеряемые параметры звуков у ястреба-тетеревятника : А "кек", Б сигнал во время спаривания, В окрикивание, Г "вопл" самки, Д свист.....	49
Рис. 11. Измеряемые параметры звуков у птенцов соколов: А выпрашивание пищи балобана, Б сигнал дискомфорта балобана В сигнал выпрашивания пищи сапсана.....	52
Рис. 12. Измеряемые параметры звуков у птенцов ястреба-тетеревятника: А выпрашивание пищи, Б и В сигнал дискомфорта "твит", Г сигнал дискомфорта "трель".....	52
Рис. 13. Нелинейные феномены в сигнале выпрашивания пищи (для примера взят сигнал балобана).....	53
Рис. 14. Процедура взятия крови у самца ястреба-тетеревятника.....	54
Рис. 15. Нетипичные токовые сигналы: А низкий сигнал самца на примере кречета Б высокий сигнал самки на примере балобана.....	56
Рис. 16. Репертуар балобана и кречета, часть 1. Токовые звуки самца (А балобан, Б кречет), В одиночный звук самки на примере кречета, Г трель ("кrrrrr") самки балобана, окрикивание Д балобан, Е кречет.....	57
Рис. 17. Репертуар балобана и кречета часть 2. Токование с одиночными сигналами самки А балобаны, Б кречеты, Токование с трелью самки В балобаны, Г кречеты, Сигнал "опасность сверху" Д балобаны Е кречеты.....	58
Рис. 18. Репертуар балобана и кречета часть 3. А протяжный вопль балобана, Б собственно вопль балобана, В конфликтные сигналы балобана, Г собственно вопль кречета, Д протяжный вопль кречета.....	59
Рис. 19. Процент использования одиночных сигналов и трелей в токовании у самок балобана и кречета.....	60
Рис. 20. Процент участия самцов и самок в токовании. А первый и последний звук в токовании Б Процент сигналов самки и самца в токовании.....	61

<i>Рис. 21. Необычные вопли на примере балобана А смешение токовых сигналов и вопля, Б протяжный вопль с частотным скачком</i> .....	62
<i>Рис. 22. Различие в длительности воплей у балобанов и кречетов</i> .....	63
<i>Рис. 23. Частотные характеристики протяжных и собственно воплей у А балобана и Б кречета</i> .....	64
<i>Рис. 24. Отличия токовых сигналов у самок и самцов балобана. А частотные характеристики токовых сигналов Б длительность токовых сигналов</i> .....	66
<i>Рис. 25. Отличия токовых сигналов у самок и самцов кречета. А частотные характеристики токовых сигналов Б длительность токовых сигналов</i> .....	67
<i>Рис. 26. Отличие частотных характеристик токовых сигналов у А самцов и Б самок балобана и кречета</i> .....	69
<i>Рис. 27. Длительность токовых сигналов у самцов балобана и кречета</i> .....	70
<i>Рис. 28. Отличия в доминантной частоте у токовых звуков и звуков при кормлении птенцов у импринтированной на человека самки балобана</i> .....	71
<i>Рис. 29. Репертуар сапсана А двусложный токовый сигнал Б контактный-недовольный сигнал В окрикивание Г сигнал "опасность сверху"</i> .....	72
<i>Рис. 30. Частотные характеристики токового сигнала у сапсанов</i> .....	73
<i>Рис. 31. Контактный сигнал "кек" ястреба-тетеревятника: А самец, Б самка</i> .....	74
<i>Рис. 32. Частотные характеристики контактного сигнала «кек» у самцов и самок ястреба-тетеревятника</i> .....	76
<i>Рис. 33. Глубина частотной модуляции контактного сигнала "кек" у самцов и самок ястреба-тетеревятника</i> .....	76
<i>Рис. 34. Дуэт самца и самки. Контактный «сигнал кек» ястреба-тетеревятника</i> .....	77
<i>Рис. 35. Серия сигналов окрикивания ястреба-тетеревятника</i> .....	77
<i>Рис. 36. Вокализация во время копуляции ястреба-тетеревятника</i> .....	77
<i>Рис. 37. "Двойной" контактный сигнал "кек", отмеченный только у самок ястреба-тетеревятника</i> .....	78
<i>Рис. 38. Серия из окрикиваний для иллюстрации отличия первого звука от остальных</i> .....	78
<i>Рис. 39. Частотные характеристики сигналов окрикивания у самцов и самок</i> .....	79
<i>Рис. 40. Индивидуальная изменчивость воплей у самок ястреба-тетеревятника. А доминантная частота, Б глубина частотной модуляции</i> .....	80
<i>Рис. 41. Вопль двух самок ястреба-тетеревятника</i> .....	81
<i>Рис. 42. Свист ястреба-тетеревятника</i> .....	81
<i>Рис. 43. Свист взрослого ястреба-тетеревятника, схожий с птенцовой трелью</i> .....	82
<i>Рис. 44. Вокализация во время копуляции ястреба-тетеревятника. А самец (из пары 5), Б самка (пара 4)</i> .....	83
<i>Рис. 45. Основная частота в сигналах при копуляции у ястреба-тетеревятника</i> .....	83
<i>Рис. 46. Длительность сигналов при копуляции у ястреба-тетеревятника</i> .....	84
<i>Рис. 47. Глубина частотной модуляции в сигналах при копуляции у ястреба-тетеревятника</i> .....	84
<i>Рис. 48. Вокализация при удержании в руках у ястреба-тетеревятника А тональные звуки ("плач") Б свист</i> .....	85
<i>Рис. 49. Активность вокализации ястреба-тетеревятника в течение года</i> .....	86
<i>Рис. 50. Сигнал выпрашивания пищи птенцов балобана. А возраст 0–9 дней. Б возраст 10–19 дней, В возраст 20–29 дней</i> .....	88

<i>Рис. 51. Сигнал дискомфорта птенца балобана, возраст 6 дней</i> .....	88
<i>Рис. 52. Сигнал выпрашивания пищи птенцов сапсана. А возраст 0–9 дней, Б 10–19 дней, В 20–29 дней, Г 30–39 дней, Д 40–49 дней, Е 60 дней</i> .....	89
<i>Рис. 53. Сигнал выпрашивания пищи птенцов ястреба-тетеревятника. А возраст 0–9 дней, Б 10–19 дней, В 20–29 дней, Г 30–39 дней, Д 40–49 дней</i> .....	91
<i>Рис. 54. "Двойной" сигнал выпрашивания пищи птенцов ястреба-тетеревятника А возраст 10–19 дней, Б возраст 20–29 дней</i> .....	92
<i>Рис. 55. Сигналы дискомфорта птенцов ястреба-тетеревятника. А одиночный "твит", Б серия из двух "твит", В серия из трех "твит", Г серия из четырех "твит", Д трель</i> .....	92
<i>Рис. 56. Комбинированный сигнал ястреба-тетеревятника. Первая часть – трель, вторая – сигнал выпрашивания пищи</i> .....	94
<i>Рис. 57. Сигнал окрикивания у птенца ястреба-тетеревятника (возраст 23 дня)</i> .....	94
<i>Рис. 58. Изменение частотных характеристик сигнала выпрашивания пищи у птенцов двух видов соколов А балобана Б сапсана</i> .....	96
<i>Рис. 59. Изменение длительности сигнала выпрашивания пищи у птенцов двух видов соколов А балобана Б сапсана</i> .....	97
<i>Рис. 60. Изменение частотных характеристик сигнала выпрашивания пищи у птенцов ястреба-тетеревятника А основная частота, Б доминантная частота</i> .....	98
<i>Рис. 61. Длительность сигналов выпрашивания пищи у птенцов ястреба-тетеревятника (возраст 0–49 дней)</i> .....	99
<i>Рис. 62. Сигнал выпрашивания пищи птенца балобана и вопль взрослой особи</i> .....	101
<i>Рис. 63. Частотные характеристики сигнала выпрашивания пищи птенцов балобана и требовательные вопли взрослых особей</i> .....	101
<i>Рис. 64. Сигнал выпрашивания пищи птенца ястреба-тетеревятника и вопль взрослой самки</i> .....	103
<i>Рис. 65. Частотные характеристики сигнала выпрашивания пищи птенцов ястреба-тетеревятника и требовательные вопли взрослых самок</i> .....	103
<i>Рис. 66. Сигнал окрикивания у ястреба-тетеревятника А у птенца, Б у взрослой особи</i> .....	104
<i>Рис. 67. Динамика уровня тестостерона у размножающихся ястребов - тетеревятников. А самцы, Б самки</i> .....	106
<i>Рис. 68. Динамика уровня кортикостерона у размножающихся ястреба-тетеревятника. А самцы, Б самки</i> .....	106
<i>Рис. 69. Сезонная динамика уровня тестостерона у ястребов-тетеревятников, не участвующих в размножении</i> .....	108
<i>Рис. 70. Сезонная динамика уровня кортикостерона у ястребов-тетеревятников, не участвующих в размножении</i> .....	108
<i>Рис. 71. Уровень тестостерона у размножающихся и нерамножающихся ястребов-тетеревятников</i> .....	109
<i>Рис. 72. Уровень кортикостерона у размножающихся и нерамножающихся ястребов-тетеревятников</i> .....	109
<i>Рис. 73. Уровень кортикостерона у птиц, удерживаемых в руках 15 минут и птиц, у которых кровь брали сразу после поимки</i> .....	110
<i>Рис. 74. А трель птенца, Б свист взрослой особи ястреба-тетеревятника</i> .....	124

## Список таблиц

Таблица 1. Типы развития птенцов (по Starck, Ricklefs, 1998).....	19
Таблица 2. Виды с изученным типом вокального онтогенеза в зависимости от их типа развития.....	29
Таблица 3. Частотно-временные характеристики сигналов репертуара балобанов и кречетов.....	60
Таблица 4. Частотно-временные параметры в сигналах взрослых сапсанов.....	71
Таблица 5. Частотно-временные характеристики сигналов в репертуаре взрослых ястребов-тетеревятников.....	75
Таблица 6. Характеристика сигналов выпрашивания пищи и дискомфорта птенцов балобана.....	87
Таблица 7. Характеристика сигнала выпрашивания пищи у птенцов сапсана.....	90
Таблица 8. Характеристика сигналов выпрашивания пищи птенцов ястреба-тетеревятника.....	90
Таблица 9. Характеристика сигналов дискомфорта птенцов ястреба-тетеревятника.....	93
Таблица 10. Процент присутствия нелинейных феноменов в сигнале выпрашивания пищи птенцов балобана и ястреба-тетеревятника.....	100
Таблица 11. Частотные характеристики сигналов птенцов старшего возраста (выпрашивание пищи) и взрослых особей (собственно вопли) у балобана.....	102
Таблица 12. Сравнение вокализации птенцов и взрослых особей у ястреба-тетеревятника.....	102
Таблица 13. Сезонная динамика уровня тестостерона у размножающихся и неразмножающихся ястребов-тетеревятников.....	107
Таблица 14. Сравнение полученных нами данных по уровню кортикостерона с данными из литературы для ястреба-тетеревятника.....	126
Таблица 15. Сравнение экспериментальных данных по стрессовому воздействию у ястреба-тетеревятника.....	127

Рисунки сопровождаются обозначениями видов:



Балобан  
*Falco cherrug*



Кречет  
*Falco rusticolus*



Сапсан  
*Falco peregrinus*



Ястреб-тетеревятник  
*Accipiter gentilis*

## ВВЕДЕНИЕ

**Актуальность темы исследования и степень ее разработанности.** У птиц вокализация служит одним из важнейших (наряду со зрением) способов коммуникации. Вокальные репертуары многих видов велики и разнообразны, обладают внутренней структурой и организацией. При этом вокализация разных особей может интегрально характеризовать их генетические, физиологические, онтогенетические и другие особенности. Характер ситуативно-специфичной изменчивости вокализации (например, во время агрессивных взаимодействий) может транслировать информацию о мотивации особи-отправителя, ее социальном статусе, физиологическом состоянии и т.д. (Kroodsma, Miller, 1996). Большинство данных как о вокализации, так и о вокальном онтогенезе птиц получены при изучении развития песни и позывов у певчих птиц (отряд Passeriformes), обладающих вокальным научением (Беме, 1986, 2006а, 2006б, 2013; Catchpole, Slater, 2008). Однако до сих пор немного известно о развитии вокализации у представителей других отрядов.

У птиц, которые не имеют вокального обучения, развитие акустических сигналов может происходить двумя способами. В первом случае частотные и временные характеристики звуков изменяются постепенно по мере роста тела птенца и развития его звукопроизводящего органа (сиринкса): чем крупнее становится птенец, тем ниже по частоте производимые им сигналы (Wurdinger 1970; Meinert & Bergmann 1983; ten Thoren, Bergmann 1987а, 1987б; Adret, 2012). Во втором случае изменение высокочастотных ювенильных сигналов на низкочастотные взрослые происходит скачкообразно в определенный и очень короткий период жизни птицы. Этот процесс называют ломкой голоса (Abs, 1983; Radford, 2004; Klenova et al., 2007, 2010, 2014; Klenova, Kolesnikova, 2013).

Какими факторами обуславливается развитие сигналов по постепенному или скачкообразному механизму остается неясным. Поэтому исследование развития акустических сигналов в онтогенезе птиц, а также сравнение птенцовой и взрослой вокализации актуальны и позволят по-новому взглянуть на многие аспекты их биологии, в частности, на особенности становления поведения, ключевые механизмы, действующие в процессе онтогенеза, а также на филогению отдельных групп.

Пик научного интереса к репродуктивному поведению и вокализации дневных хищных птиц приходится на вторую половину XX века. Этот интерес вызван попытками разведения в неволе видов для соколиной охоты и реинтродукции в природу (Berry 1968, 1970, 1972; Olendorff, 1968; Mueller, 1971; Wrege, Cade, 1977). В этот период появляются первые работы по описанию вокализации у дневных хищных птиц, но для некоторых видов (кречета, балобана и ястреба-тетеревятника) описание остается только качественным, а данные о вокализации птенцов и ее развитии отсутствуют.

Изучение вокального репертуара хищных птиц и онтогенеза вокализации расширяет имеющиеся данные о поведении неворобьиных птиц. В настоящий момент онтогенез вокализации изучен всего у около трех десятков видов (из более чем пяти тысяч) и многие закономерности до сих пор остаются неясными. На практике эти знания облегчат полевые наблюдения, мониторинг редких видов и биоакустические наблюдения. Например, по спектрограммам звуков можно будет определять возраст птенцов, находящихся в гнезде, не беспокоя пару вторжением в гнездо.

Сезонная динамика уровня гормонов, а также влияние гормонов на репродуктивное поведение и вокализацию особей подробно описано на примере воробьинообразных (Wingfield et al., 1978, 1987; Garamszegi et al., 2005; Ketterson et al., 2005; Fusani, 2008; Apfelbeck et al., 2016). Половой гормон тестостерон регулирует многие аспекты репродуктивного поведения птиц, в том числе и вокализацию взрослых особей. (Garamszegi et al., 2005; Fusani, 2008). У самцов птиц сезонный пик тестостерона приходится на период защиты территорий и ухаживания за самкой (DeVoogd, 1991; Wingfield, Hahn, 1994; Wingfield et al., 1990, 2000). Сезонная изменчивость вокализации также связана с изменением уровня тестостерона (Tramontin, Brenowitz, 2000; Ball et al., 2002). Сезонная динамика уровня гормонов у дневных хищных птиц, однако, остается практически не изученной (Rehder et al., 1986; Mays et al., 1991). Однако знание о гормональном статусе может пролить свет на взаимодействие самки и самца в паре, в частности объяснить агрессию самок. Практическое применение позволит решить проблемы, связанные с разведением хищных птиц в неволе, например (1) определение уровня стресса птиц в неволе по кортикостерону, (2) предсказание успеха/неуспеха размножения созданной пары, (3) определение причины неуспеха размножения пары (особенно актуально для краснокнижных видов, таких, как кречет, балобан и сапсан).

**Целью** данной работы является изучение вокального и репродуктивного поведения у представителей отрядов Falconiformes (балобан *Falco cherrug*, кречет *F. rusticolus*, сапсан *F. peregrinus*) и Accipitriformes (ястреб-тетеревятник *Accipiter gentilis*). Для достижения цели были поставлены следующие **задачи**:

1. описать репертуар взрослых птиц и птенцов,
2. проследить изменения птенцовых сигналов в онтогенезе,
3. выявить половые и межвидовые различия в вокализации взрослых птиц,
4. оценить гормональный статус размножающихся и неразмножающихся птиц (уровень тестостерона и кортикостерона на примере ястреба-тетеревятника).

**Объект и предмет исследования.** Отряд соколообразные: балобан (взрослые особи и птенцы), кречет (взрослые особи), сапсан (взрослые особи и птенцы), отряд ястребообразные: ястреб-тетеревятник (взрослые особи и птенцы).

**Научная новизна работы.** Впервые дана характеристика и количественное описание вокализации для двух видов соколов (балобан, кречет) и ястреба-тетеревятника, выявлены половые и межвидовые отличия сигналов. Впервые показано развитие сигналов птенцов балобана, сапсана и ястреба-тетеревятника с момента вылупления до вылета из гнезда. Обнаружено, что частотные характеристики сигналов изменяются постепенно, по мере роста птенца. Впервые для ястреба-тетеревятника оценена сезонная динамика уровня тестостерона и кортикостерона и показано, что у размножающихся птиц динамика тестостерона выражена сильнее, а уровень кортикостерона выше, чем у птиц, которые не участвуют в размножении.

**Теоретическое и практическое значение работы.** Результаты исследования вносят вклад в изучение вокализации у неворобьиных птиц и понимание закономерностей эволюции вокальных сигналов. Нами показано, что соколообразные имеют более разнообразный репертуар и изменчивую структуру сигналов, чем ястребообразные. Дальнейшее изучение вокализации у соколообразных и ее сравнение с вокализацией родственных отрядов – попугаеобразных и воробьинообразных, поможет по-новому взглянуть на эволюцию сигналов у птиц. Описание вокального онтогенеза у дневных хищных птиц вносит вклад в изучение фундаментальной проблемы развития сигналов у неворобьиных птиц и определения факторов, влияющих на ход развития сигналов. Описание сезонной динамики уровня гормонов для ястреба-тетеревятника является первой работой для этого вида и третьей для дневных хищных птиц. Дальнейшие исследования гормонального статуса у хищных птиц имеет большое прикладное значение. По уровню тестостерона и кортикостерона можно будет оценить благополучие птиц при содержании в неволе, а также оценить готовность птиц к размножению, что особенно важно в сохранении и разведении редких и исчезающих видов.

**Методология и методы исследования.** Все данные были собраны в "Питомнике редких видов птиц ВИТАСФЕРА". Методическая основа данного исследования включает в себя детальный биоакустический анализ (запись звуков в полевых условиях, измерение звуков и статистическая обработка) и измерение концентрации гормонов в крови (взятие крови из плечевой вены, выделение плазмы, иммуноферментный анализ при помощи стандартных наборов DRG (Германия) и статистическая обработка). Запись звуков проводили для индивидуально помеченных птенцов при помощи профессионального магнитофона Marantz PMD-660 и репортерского микрофона Audio-Technica ATR 6550 (ATR 55). Звуки индивидуально распознаваемых взрослых особей записывали при помощи автоматического рекордера Song Meter SM4. Обработку звуков проводили в программах Kaleidoscope Pro

Analysis Software и Avisoft SASLab Pro. Взятие крови проводили раз в месяц от индивидуально помеченных ястребов-тетеревятников. Статистическая обработка была проведена в программе STATISTICA 8.0.

#### **Основные положения, выносимые на защиту:**

1. В вокальном репертуаре дневных хищных птиц присутствуют сигналы, в равной степени используемые самцом и самкой, а также сигналы, характерные только для самок. Отличия в частотных характеристиках сигналов самцов и самок связаны, по-видимому, с отличием в размере полов: более крупная самка издает более низкие по частоте сигналы.

2. Репертуар у соколов более разнообразен и сложен, чем у ястреба-тетеревятника, и включает разные по структуре токовые сигналы самцов и самок (у балобана и кречета), а также несколько разных тревожных сигналов, употребление которых зависит от контекста.

3. В отличие от многих других видов с птенцовым типом развития, вокальный онтогенез у дневных хищных птиц относится к постепенному, а не скачкообразному типу.

4. Низкий уровень тестостерона и его слабая сезонная динамика у ястреба-тетеревятника связана, вероятно, с формированием пары на длительный срок и многолетним использованием гнездовых участков.

5. Высокий уровень кортикостерона, описанный как для размножающихся, так и неразмножающихся ястребов-тетеревятников из питомника, сходен с уровнем кортикостерона у диких ястребов-тетеревятников. По-видимому, высокие концентрации этого гормона характерны для всех дневных хищных птиц.

**Личный вклад автора.** Соискатель лично принимал участие во всех этапах работы: в планировании исследования, сборе данных в полевых условиях, спектрографическом анализе звуков и обработке проб, статистической обработке данных, анализе и обобщении результатов, подготовке рукописей и публикации статей, написании докладов и представлении результатов работы на всероссийских и международных конференциях.

**Степень достоверности результатов.** Достоверность результатов обоснована достаточным объемом данных, воспроизводимостью результатов, использованием современных методов как записи и анализа звуков, так и иммуноферментного анализа, корректным применением статистических методов, критическим анализом результатов исследования и сопоставлением их с актуальными данными из литературы.

**Апробация диссертационной работы.** Материалы диссертации были представлены на XXVI Международном Биоакустическом конгрессе (Харидвар, Индия, 2017), VI Всероссийской конференции по поведению животных (Москва, 2017), Первом Всероссийском орнитологическом конгрессе (Тверь, 2018), Всероссийской конференции "Орнитология: история, традиции, проблемы и перспективы" (Звенигородская биостанция МГУ имени С.Н.

Скадовского, 2018), XV Международной орнитологической конференции Северной Евразии памяти М.А. Мензбира (Иркутск, 2021), VIII Международной конференции РГХП, посвященной памяти А.И. Шепеля (Воронеж, 2021), на заседании лаборатории Орнитологии и на заседании кафедры зоологии позвоночных животных биологического факультета МГУ им . М.В. Ломоносова (2022).

Публикации. По материалам кандидатской диссертации опубликовано 13 печатных работ, из них: 3 статьи в рецензируемых журналах, индексируемых в международных базах данных Scopus и Web of Science, 4 статьи в научных сборниках и 6 тезисов докладов.

Во всех опубликованных работах вклад автора является определяющим. Автор принимал активное участие как в постановке научных задач, сборе материала и его обработке, так и в трактовке полученных результатов, подготовке текстов статей и представлении их в редакции журналов, а также в переписке с редакторами и рецензентами.

Структура и объем работы. Диссертационная работа изложена на 149 страницах, содержит 15 таблиц, 74 рисунка и состоит из следующих разделов: введение, обзор литературы, материалы и методы исследования, результаты (в трех главах) и общее обсуждение результатов, заключение, выводы, публикации по теме диссертации, список литературы и приложение. Список литературы включает 151 источник, из которых 129 – на английском языке.

Благодарности. Выражаю особую благодарность своему научному руководителю – д.б.н., профессору **И.Р. Бёме** за помощь и советы в ходе выполнения работы, за предоставление литературных данных и необходимого оборудования. Благодарю к.б.н., директора "Питомника редких видов птиц ВИТАСФЕРА" **Е.И. Сарычева** за уникальную возможность проведения исследований в питомнике и обучение работы с хищными птицами, **А.Б. Сарычеву** за помощь при сборе материала, а также за готовность и желание делиться опытом и знаниями. Благодарю к.б.н. **М.Я. Горецкую** за обучение и помощь в сборе и обработке материала по гормональному статусу, **А.А. Царелунга**, **Н.А. Сильвестрова** за помощь в сборе и обработке нескольких образцов. Также выражаю искреннюю благодарность своей маме, Марченко Светлане Викторовне, за неоценимую поддержку на всех этапах подготовки диссертационного исследования. Благодарю всех друзей и коллег, кто прямо или косвенно помогал при написании этой работы и вдохновлял своим опытом!

Исследование поддержано грантом РФФИ 19-34-90190.

## ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

### I. Вокализация

#### I.1. Структура сиринкса

Вокализация играет одну из ведущих ролей в коммуникации птиц и используется в самых разных ситуациях: брачном поведении, защите территории и взаимодействии родители–птенцы (Jellis, 1977; Kroodsmā, Miller, 1996; Бёме, 2006; Catchpole, Slater, 2008; Li et al., 2011; Бёме, Горецкая, 2013). Изучение вокализации представляется невозможным без знаний о том, какова природа звука и структура звуковоспроизводящего органа птиц. Звук есть колебание воздуха, которое вызывается вибрацией, передающейся затем в среде в виде волны. Если волна имеет вид синусоиды, то такой звук называется чистым. Однако, намного чаще звуковая волна выглядит более сложно из-за присутствия гармоник. Выделяют несколько характеристик звука: высоту (зависит от частоты образующей ее вибрации), интенсивность (зависит от амплитуды вибрации) и тембр (спектр составляющих звук частот; Бёме, Горецкая, 2013).

Главная роль в образовании звуков у птиц принадлежит специальному органу – сиринксу (нижней гортани), расположенному в основании трахеи, в месте ее разделения на два бронха. Несмотря на то, что сиринкс устроен сходным образом у большинства представителей класса птиц, сложность его строения может варьировать у разных таксонов (Suthers, Goller, 1997; Бёме, Горецкая, 2013). Можно проследить некоторую связь между устройством сиринкса и сложностью вокального поведения птицы. Под простым поведением, в таком случае, понимается простой и ограниченный вокальный репертуар, под сложным – богатый и пластичный репертуар, возможность модификации репертуара в течение жизни и существование вокальных диалектов (Gaunt, 1983). Наиболее сложным образом устроен сиринкс певчих птиц (Passeriformes). Их вокальный аппарат включает не только внешние (грудинно-трахейные) мышцы, но и несколько пар (от 4 до 9) внутренних, или сирингиальных, мышц (Gaunt, 1983; Бёме, Горецкая, 2013).

В сиринксе певчих воробьиных птиц преимущественными источниками звука являются медиальная и латеральные лабии (рис. 1). Лабии служат пневматическими клапанами, которые контролируют воздушный поток и, следовательно, фонацию, независимо на каждой стороне сиринкса. Двойная структура сиринкса певчих птиц в комбинации с независимым моторным контролем каждой стороны делает возможным для птицы оставлять немой одну сторону сиринкса при сохранении фонации на другой стороне, переключать фонацию с одной стороны на другую, чтобы продуцировать разный звук каждой стороной в одно и то же время. Эти две стороны сиринкса могут потенциально функционировать независимо друг от друга в пределах ограничения дыхательного ритма. Почти вся песня производится в течение выдыхательного воздушного потока. У всех изученных видов левая сторона сиринкса имеет более низкий

частотный диапазон, чем правая сторона, хотя обе стороны значительно перекрываются в диапазоне средних частот. При приготовлении к фонации сиринкс движется рострально. Сокращение дорзальных сирингиальных мышц поворачивает бронхиальные хрящи (закрученные стрелки на рис. 1 Б) в сирингиальный просвет, движущий лабии в воздушный поток, где они входят в режим вибрации, производя звук (волнистые стрелки на рис. 1 Б, В).

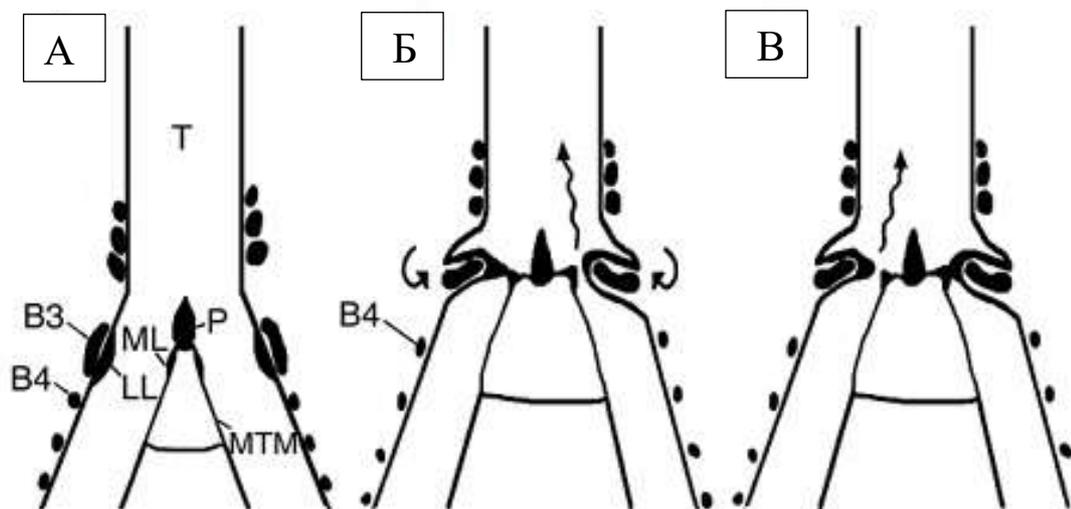


Рис. 1. Схематические вентральные виды на сиринкс певчей птицы: А в течение спокойного дыхания; Б фонация на левой стороне с закрытым лабиальным клапаном на правой стороне; В фонация на правой стороне с закрытой левой стороной.

Сокращения: Т – трахея; ML – медиальный лабиум; LL – латеральный лабиум; МТМ - медиальная тимпанiformная мембрана; В3 и В4 – третий и четвертый бронхиальные хрящи; Р – пессулюс (из Suthers, Goller, 1997, с изменениями).

У попугаеобразных (Psittaciformes), вокальный репертуар которых также сложен и пластичен (Бёме, Горецкая, 2013), в строении сиринкса присутствуют помимо внешних мускулов 2–3 пары внутренних (Gaban-Lima, Höfling, 2006). Однако независимого контроля двух половинок сиринкса нет (Gaunt, 1983). У курообразных (Galliformes), голубеобразных (Columbiformes), совобразных (Strigiformes) и некоторых других отрядов внутренние сирингиальные мускулы представлены 1 парой, а у страусообразных (Struthioniformes) они не представлены вовсе (Беме, Горецкая, 2013).

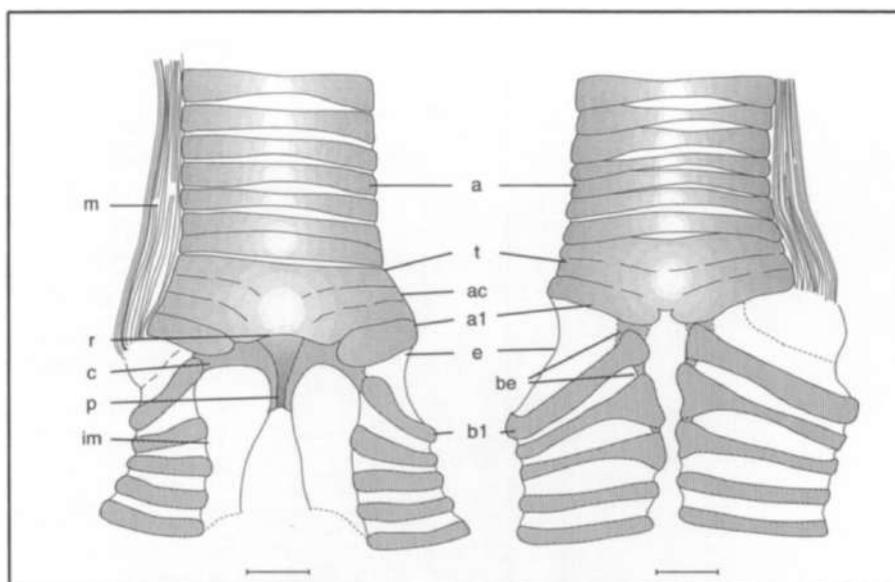


Рис. 2. Строение сиринкса бурого сокола (*Falco berigora*).

Слева дорзальный вид, справа вентральный вид.

Обозначения: а – элементы трахеи, где а1 – нижний элемент трахеи; b1 – первый бронхиальный элемент; be – соединение концов элементов; с – хрящевая граница на внутренней мембране; ac – полностью удвоенные элементы трахеи (а); е – внешняя мембрана; im – внутренняя мембрана; m- *M. tracheolateralis*; р – пессулюс; r – окостеневший гребень; t – тимпанум.

(по Griffiths 1994b)

Причинно-следственная связь между сложностью устройства сиринкса и богатством и пластинчатостью репертуара выглядит очень логично, однако не подтверждается в полной мере. Во-первых, пластинчатость репертуара не зависит напрямую от количества пар внутренних сирингиальных мускулов (у попугаеобразных всего до 3 пар внутренних мускулов, хотя репертуар очень пластичный; Nottebohm, 1976; цит. по Gaunt, 1983). Во-вторых, некоторые воробьинообразные, несмотря на наиболее сложно устроенный сиринкс, имеют в репертуаре единственную песню (Bertram, 1970; цит. по Gaunt, 1983). В-третьих, сложность песни и размер репертуара могут иметь сильную географическую изменчивость, как, например, у крапивника (*Troglodytes troglodytes*; Gaunt, 1983).

Так как наибольший интерес для нас представляет устройство сиринкса хищных птиц, обратимся более подробно к строению нижней гортани представителей отрядов Falconiformes и Accipitriformes.

В сиринксе соколообразных (рис. 2, на примере бурого сокола *Falco berigora*) лабии отсутствуют (Griffiths 1994a, 1994b), но у ястребообразных (на примере ястреба-перепелятника *Accipiter nisus*) описано наличие медиальной лабии (Ozudogru et al., 2015). Внутренних сирингиальных мышц, играющих важную роль у воробьинообразных и некоторых других

отрядов, нет у обоих отрядов дневных хищных птиц (Griffiths 1994a, 1994b; Ozudogru et al., 2015). Элементы трахеи представлены одним незамкнутым двойным кольцом и одним замкнутым. Все элементы трахеи окостеневают. Элементы бронхов все не замкнуты на медиальной стороне. Тимпанум представляет собой структуру, состоящую из сросшихся элементов трахеи (от 3 до 8) около места деления трахеи на бронхи. Тимпанум полностью окостеневают у соколиных (Griffiths, 1994b), так и у ястребиных (Ozudogru et al., 2015). Пессулюс окостеневают у соколообразных, у ястребообразных остается хрящевым. Он срастается вентральной и дорзальной стороной с тимпанумом и не связан с производством звуков (Warner, 1971; цит. по Ozudogru et al., 2015). И у соколиных, и у ястребиных медиальная (внутренняя) тимпаниформная мембрана занимает медиальное пространство бронхиальных трубок и является основой для производства звуков (в частности, определяет основную частоту, Wurdinger, 1970). Также присутствует латеральная (внешняя) тимпаниформная мембрана, расположена на внешней стороне бронхов между первым элементом трахеи и первым элементом бронхов (Griffiths, 1994a, 1994b; Ozudogru et al., 2015).

## **I.2. Развитие вокального поведения у воробьиных птиц**

Развитию акустических сигналов у птиц посвящено множество публикаций. Однако в основном исследования касаются изучения развития песни и позывов у певчих птиц (подотряд Passeri отряда Воробьинообразные; Kroodsma, Miller, 1996), а также вокализации у попугаеобразных и колибри (Bradburgy, Valsbay, 2016), которые обладают вокальным обучением. Для правильного формирования взрослого репертуара у большинства певчих птиц необходим учитель. Молодая птица имеет недифференцированный предшественник песни, который через продолжительный процесс изменений преобразуется во взрослую видоспецифичную песню (Jellis, 1977; Kroodsma, Miller, 1996; Бёме, 2006; Catchpole, Slater, 2008). Изучению позывов певчих птиц уделялось меньше внимания, и процесс их развития был описан не так давно. Выделяют три пути: независимый (основные категории сигналов появляются вне зависимости друг от друга), преемственный (основные категории дефинитивных позывов обнаруживают связь с птенцовыми) и “взрывной” (комбинирование независимого и преемственного типов развития позывов) (Бёме, 2006а, 2006б, 2013). Для воробьинообразных было показано, что тип развития сигналов зависит от социальности вида и местоположения гнезда (открыто- либо закрыто-гнездящиеся виды). Так, у таких стайных видов как синицы (Paridae), репертуар формируется в сжатые сроки и в нем преобладают стайные и оборонительные сигналы. У птиц-дуплогнездников растянуто время пребывания в гнезде, и формирование оборонительных сигналов сдвинуто на время после вылета из гнезда (Бёме, 1986, 2014). Несмотря на многочисленные сведения о вокальном онтогенезе птиц из

отряда воробьинообразные, знания о развития сигналов у представителей других отрядов остаются отрывочными и неполными.

Для птиц, у которых вокальное обучение отсутствует, было описано два способа развития акустических сигналов в онтогенезе. В первом случае развитие вокализации идет постепенно, частота сигналов понижается по мере роста и развития птенцов. Во втором (скачкообразном) случае птенцы длительное время сохраняют высокочастотные сигналы, несмотря на увеличение размеров тела. Переход на взрослую вокализацию происходит за короткий период, который получил название ломка голоса.

В настоящее время процесс формирования звуков известен только для малой части неворобьиных птиц (всего порядка трех десятков видов). При этом описанные выше два типа развития сигналов встречаются у разных таксонов, и иногда взрослый репертуар формируется по-разному даже у представителей одного отряда. Это затрудняет определение типа развития сигналов у видов с неизученным вокальным онтогенезом.

Используемые русские названия птиц приведены по Бёме, Флинт, 1994, латинские – по Billerman et al., 2020.

### **1.2.1. Классификация птиц по степени зрелости вылупляющихся птенцов**

Систематизировать знания о развитии вокализации представляется удобнее, используя не систематическое положение вида, а классификацию по степени зрелости вылупляющихся птенцов. Отличия по “способу взросления” птенцов затрагивают сразу поведенческие, физиологические и анатомические особенности, а также степень заботы, которую им оказывают родители. Мы считаем, что закономерности развития сигналов следует искать скорее в связи с типом онтогенеза птенцов, а не систематическим положением вида.

Впервые деление птиц на группы в соответствии с их типом развития было предложено еще в начале XIX века Лоренцом Океном и стало основой традиционной классификации на “выводковых” и “птенцовых” (Окен, 1816, цит. по Ковтун, Шатковская, 2011). Птенцовые приходят в мир голыми и слепыми и выкармливаются родителями в гнезде, а выводковые вылупляются зрячими, покрытыми пухом, не нуждаются в кормлении родителями и с первых дней жизни питаются сами. Несмотря на сильное различие птенцов, процесс вылупления происходит сходным образом у всех птиц, кроме представителей семейства большеногих кур (Megarodiidae), для птенцов которых характерны иные движения для выхода из яйца и некоторые другие особенности (Oppenheim, 1972). Ответа на вопрос, какой тип онтогенеза был исходным, до сих пор нет. Во времена Ламарка считалось, что наиболее прогрессивным является выводковый тип развития. Он писал, что вершиной является развитие гусеобразных, поскольку птенцы с рождения могут сами добывать корм, и не только ходить, но и плавать

(Поповкина, Поярков, 2002). Сейчас преобладает точка зрения, что именно птенцовый тип развития является более прогрессивным, так как именно среди этих птиц преобладают самые “умные”: хищные, попугаи и воробьинообразные (Jarvis et al., 2014). К выводковым относятся только древние отряды (такие, как страусообразные и гусеобразные), к птенцовым как древние (аистообразные), так и эволюционно более молодые (попугаеобразные и воробьинообразные) (Бёме, 2011). Возможно, птенцовость появлялась в эволюционной истории птиц несколько раз (Starck, Ricklefs, 1998).

У птенцовых птиц после вылупления птенца способен совершать только генерализованные хаотичные движения и на тактильную стимуляцию отвечает пищевой реакцией – открывает клюв. Лишь через какое-то время он начинает активно склевывать предложенную пищу. Проявление клевательной реакции у однодневного цыпленка (выводковые) соответствует воробью (птенцовые) в возрасте 12–15 дней (Промптов, 2010). Период гнездовой жизни птенцовых птиц обычно длится до 30 суток, период роста заканчивается быстро. Выводковые вылупляются более самостоятельными, они рано покидают гнездо, но темп роста у них замедленный, а крупные виды могут расти до второго года жизни (Ковтун, Шатковская, 2011).

Дальнейшее изучение онтогенеза птиц привело к созданию подробных классификаций, где разные авторы выделяли от четырех (выводковые, полувыводковые, полуптенцовые, птенцовые) до восьми типов развития (Starck, Ricklefs, 1998, табл. 1). Сначала для описания типов развития использовали до девяти различных характеристик (наличие оперения при вылуплении, локомоторная активность, самостоятельный поиск еды, нахождение в гнезде, следование за родителями и др.). По тому, покидает ли птенец гнездо, разделяли, например, выводковых и птенцовых. Однако в этом случае не учитывается контекст: покидание гнезда может зависеть не только от типа онтогенеза, но и расположения гнезда или наличия пищевых ресурсов. В конце двадцатого века было предложено четыре главных признака, по которым можно выделить типы онтогенеза (Starck, Ricklefs, 1998, табл. 1):

1. Оперение (нет/пух/перья)
2. Глаза (открыты/закрыты)
3. Нахождение в гнезде (да/нет/около)
4. Родительская забота (кормят/показывают еду/ греют и защищают/нет).

По мнению авторов этой классификации, такие признаки лучше совмещают поведенческие и экологические черты развития.

Таблица 1. Типы развития птенцов (по Starck, Ricklefs, 1998).

Портманн (1935)	Найс (1962)	Старк (1993)	Большинство других	Оперение	Глаза при вылуплении	Присутствие в гнезде	Родительская забота	Примеры
Группа 1	Выводковые-1	Супервыводковые	Выводковые	Контурные перья	Открыты	Покидают гнездо	Нет	Megapodiidae
Группа 2	Выводковые-2	Выводковые-1		Пух				Обогрев
	Выводковые-3	Выводковые-2	Показывают птенцам еду					
	Выводковые-4	Выводковые-3	Полу-выводковые			Кормят птенцов		Cracidae, Turnicidae, Gruidae, Rallidae
Группа 3	Полувыводковые	Полувыводковые		В районе гнезда				Большинство Alcidae, Laridae, Stercorariidae
Группа 4	Полуптенцовые-1	Полуптенцовые	Полуптенцовые	Закрыты	Остаются в гнезде	Accipitridae, Ciconiidae		
Группа 5	Полуптенцовые-2	Птенцовые-1	Птенцовые			Columbidae, Phalacrocoracidae		
Группа 6,7	Птенцовые	Птенцовые-2	Нет			Sulidae, Psittacidae, Passeriformes		

Тем не менее, с однозначным определением типа развития у некоторых птиц остаются сложности. Например, буревестниковые (Procellariidae) и качурки (Hydrobatidae) вылупляются покрытые пухом и с открытыми глазами, но после могут долго оставаться в норе без родителей. Их терморегуляция более сходна с выводковыми, хотя обычно их помещают в полувыводковых или полуптенцовых. Многие голуби и горлицы (Columbidae), вылупляющиеся типично птенцовыми, но покидают гнездо при достижении всего половины взрослого веса (например, капская горлица *Oena capensis*). Заметные различия бывают и между родственными видами. Так, отряд ржанкообразные (Charadriiformes) включает в себя много различных типов (табл. 1 по Найс (Starck, Ricklefs, 1998)): от выводковых-2 (ржанковые Charadriidae) до полувыводковых (чайковые Laridae) и полуптенцовых (рачи ржанки Dromadidae). Некоторые признаки, например, наличие или отсутствие пуха при вылуплении, может отличаться даже внутри одного рода: у альпийской галки *Pyrhcorax graculus* птенцы вылупляются опушенные, а у клушицы *P. pyrrhcorax* – голые (Starck, Ricklefs, 1998). Американские грифы (сем. Cathartidae) вылупляются голыми, тогда как у всех остальных представителей отряда ястребообразных птенцы покрыты пухом.

### **1.2.2. Развитие сигналов в онтогенезе у неворобьиных птиц**

Развитие сигналов у воробьинообразных птиц (в основном песни и в меньшей степени позывов) изучено довольно подробно на многих представителях отряда (Jellis, 1977; Kroodsm, Miller, 1996; Бёме, 2006; Catchpole, Slater, 2008). Однако процесс формирования сигналов у остальных отрядов остается менее изученным, т.к. к настоящему моменту вокальный онтогенез описан только для трёх десятков видов. Согласно данным литературы, у представителей неворобьиных птиц формирование сигналов может происходить двумя способами: постепенно, по мере увеличения массы тела птенца и развития сирикса, либо скачкообразно. В первом случае (рис. 3 А, Б) частота сигналов плавно понижается по мере роста птенца (Meinertand, Bergmann, 1983; ten Thoren, Bergmann, 1987a). Во втором случае птенец длительное время сохраняет высокочастотные сигналы, несмотря на значительное увеличение массы тела. Переход на взрослую вокализацию происходит скачкообразно в определенный момент жизни птицы (рис. 3 В, Г). Этот процесс получил название ломки голоса и описан у нескольких видов из разных отрядов (Abs 1983; Radford, 2004; Klenova et al., 2007, 2010, 2014; Klenova, Kolesnikova, 2013), но его морфологическая основа остается до сих пор неясной.

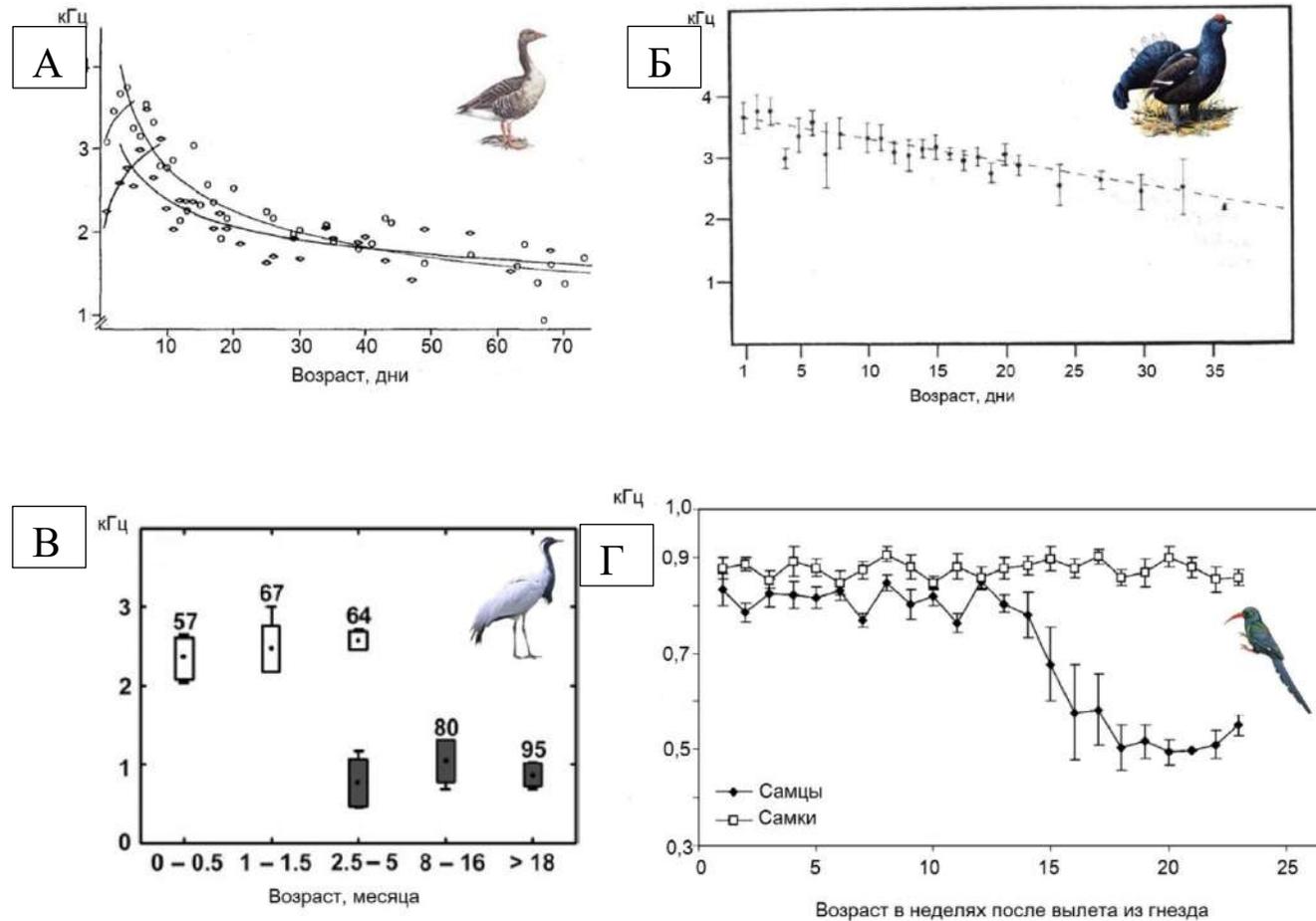


Рис. 3. Примеры развития сигналов у представителей разных отрядов А серый гусь *Anser anser* (ten Thoren, Bergmann, 1987a), Б тетерев *Tetrao tetrix* (Meinertand, Bergmann, 1983), В журавль-красавка *Anthrooides virgo* (Klenova et al., 2017), Г зеленый лесной угод *Phoeniculus purpureus* (Radford, 2004).

Далее мы постараемся обобщить имеющиеся данные об онтогенезе вокального поведения у неворобьиных птиц и найти закономерности, объясняющие присутствие постепенного или скачкообразного типа развития сигналов. Для этого все виды с изученным типом вокального онтогенеза мы разделили на группы в зависимости от типа развития по Найс (Starck, Ricklefs, 1998, табл. 1).

К *выводковым 1 типа* относится только одно семейство – большеногие куры (Megapodiidae, отряд Galliformes). Другое название этой группы – супервыводковые, что, на наш взгляд, лучше описывает их главную особенность: полное отсутствие заботы родителей о птенцах. Птенцы вылупляются оперенными и могут летать уже на следующий день (Starck, Ricklefs, 1998). У взрослых особей богатый вокальный репертуар, они много и часто вокализируют (Jones, 1999). Однако развитие сигналов в этом семействе не изучено. В единственной публикации (Saiya et al., 2016) подробно разобрана вокализация молуккского большенога *Eulipoa wallacei*, состоящая из пяти типов сигналов (частота от 2 кГц до 5 кГц). К сожалению, в работе не указан возраст особей, упоминается только, что записывали сигналы двух взрослых и двух молодых особей. Остается неясным, есть ли различие в частотном диапазоне сигналов у птиц разных возрастов.

Среди *выводковых 2 типа* наиболее подробно изучен репертуар и развитие сигналов у Гусеобразных Anseriformes. Вокальный онтогенез был описан для нескольких видов: серый гусь *Anser anser* (ten Thoren, Bergmann 1987a), белошекая казарка *Branta leucopsis* (ten Thoren, Bergmann, 1987b), горный гусь *A. indicus*, белый гусь *A. caerulescens*, белолобый гусь *A. albifrons*, канадская казарка *B. canadensis* (Wurdinger, 1970), пеганка *Tadorna tadorna* (Engländer, Bergmann, 1990).

Для серого гуся и белошекой казарки (ten Thoren, Bergmann, 1987a, 1987b) развитие акустических сигналов прослежено с момента вылупления птенца до достижения 90–100 дневного возраста (к этому времени достигается масса взрослой птицы и заканчивается развитие птенца). Быстрое морфологическое развитие у этих птиц сопровождается и быстрым изменением акустических сигналов. Для обоих видов в вокальном репертуаре были выделены 4 типа сигналов (“плач”, “крик уходящего”, “ви” и “трель”). Все четыре крика, наряду с добавлением новых, переходят во взрослый репертуар.

Для всех изученных видов гусеобразных было показано сходное изменение акустических сигналов. Все частотные параметры звуков птенцов постепенно и равномерно снижаются по мере взросления (рис. 3, А). Однако, у всех видов имеется краткосрочный подъем основной частоты во всех типах криков сразу после вылупления, причем максимум достигается к 8 дню. Авторы (ten Thoren, Bergmann, 1987a) рассматривают этот ранний подъем основной частоты как выражение функционального созревания. Гусята рано начинают следовать за родителями, но полностью их способность к активным передвижениям формируется как раз к 5–8 дню.

Дальнейшее постепенное понижение частоты идет синхронно с увеличением массы тела и развитием сирикса. Внутренняя тимпаниформная мембрана сирикса во время развития птенцов увеличивает площадь в 44 раза, наружная – в 18 раз (Wurdinger, 1970). Самцы и самки начинают отличаться по массе примерно с 30-го дня, с этого же времени их сигналы начинают различаться по частоте. По мере роста птенцов в их криках увеличивается количество шумов, которое достигает максимума к 40-му дню жизни. Наряду с падением частоты это характеризует, по мнению авторов, процесс созревания (ten Thoren, Bergmann 1987a, 1987b). Увеличение шумов в криках авторы называют “ломкой голоса”. Но резкого скачка основной частоты от высокой птенцовой к низкой взрослой – т.е. того, что в настоящее время называется ломкой голоса – у гусеобразных не наблюдается. В дальнейшем в данном обзоре “ломка голоса” в кавычках мы обозначаем увеличение шумов в звуках, а ломка голоса без кавычек – это резкая смена частот в сигналах птенцов.

Сходный с гусями и казарками процесс развития сигналов описан для пеганки *Tadorna tadorna* (вид из того же семейства Anatidae). После кратковременного подъема частоты, который длится до 5-ого дня после вылупления, частота сигналов птенцов постепенно уменьшается и достигает минимума в возрасте 60–70 дней. В это время в сигналах пеганки, как и у гусей и казарок, увеличивается количество шумов – происходит “ломка голоса”, выраженная в зашумлении сигналов, а не скачке основной частоты. Репертуар самок напрямую развивается из птенцовых сигналов, а у самцов добавляются новые элементы и комбинации сигналов, а также происходит вторичное повышение частоты сигналов (Engländer, Bergmann, 1990).

У выводковых 3 типа развитие сигналов в онтогенезе описано на примере курообразных (отряд Galliformes) и нанду (отряд Rheiformes). У курообразных вокальный онтогенез протекает сходно с гусеобразными. У птенцов тетерева *Tetrao tetrix* (семейство Phasianidae) происходит постепенное понижение основной частоты сигналов с 4.0 кГц до 2.2 кГц в период от вылупления до 40 дневного возраста (рис. 3 Б). Изменение основной частоты коррелирует с изменением массы тела птенца (Meinertand, Bergmann, 1983): более крупная птица издает более низкие сигналы. По такому же сценарию формируются сигналы у японского перепела *Coturnix japonica*: частотные параметры сигналов постепенно снижаются по мере роста птенца, и ломка голоса отсутствует (Жарская, Черный, 1979; цит. по: Klenova et al., 2014).

У обыкновенного нанду *Rhea americana* репертуар птенцов очень богат и включает 5 разных сигналов, основная частота которых располагается на уровне от 0.5 до 2 кГц (Beaver, 1978). С возрастом вокальная активность снижается и к 42 дню жизни в репертуаре птенцов остается только “свист сепарации”. Основная частота этого сигнала у старших птенцов не отличается от сигналов младших (остается на уровне 2 кГц). В репертуаре взрослых птиц только два сигнала:

злое шипение и низкочастотное "ворчание" у самца (около 100 Гц) – элемент ухаживаний (Beaver, 1978; Pérez-Granados, Schuchmann, 2021). Ломка голоса для этого вида не описана, птенцы перестают быть вокально активными в старшем возрасте. Это связывают с преобладанием визуальной коммуникации у нанду, а также с изменением строения сиринок: у взрослых птиц внутренняя тимпаниформная мембрана теряет свою подвижность (Beaver, 1978).

Отряд журавлеобразные (Gruiformes) является наиболее полно и подробно изученной группой не только среди *выводковых 4 типа*, но и среди остальных типов. Онтогенез вокального поведения описан для шести видов журавлей (семейство Gruidae): это стерх *Leucogeranus leucogeranus* (Худякова, 2002, цит. по Klenova et al., 2014; Bragina, Beme, 2010), восточный венценосный журавль *Balearica regulorum* (Budde, 1999, 2001), канадский журавль *Antigone canadensis* (Niemeier, 1979, цит. по Klenova et al., 2014; Nesbitt, 1997), серый журавль *G. grus* (Gebauer, Kaiser, 1998), японский журавль *G. japonensis* (Klenova et al., 2007, 2010) и журавль-красавка *Anthropoides virgo* (Klenova et al., 2014), а также для двух видов пастушковых (семейство Rallidae): американская лысуха *Fulica americana* (Cosens, 1981) и кювьеров пастушок *Dryolimnas cuvieri* (Wilkinson, Huxley, 1978).

У всех изученных видов журавлей птенцы сохраняют высокочастотные сигналы без изменений или со слабыми изменениями в течение длительного периода времени, несмотря на значительное увеличение массы тела. Основная частота сигналов взрослых птиц при этом значительно ниже (Nesbitt, 1997; Budde, 1999, 2001; Bragina, Beme, 2010). Для птенцов восточного венценосного журавля был показан даже подъем основной частоты с возрастом для контактного сигнала (около 1.5 кГц в возрасте 5 недель, до 2.5 кГц в возрасте 9 недель), а сигнал выпрашивания пищи оставался в интервале от 1.0–2.3 кГц в течение первых 9 недель (Budde, 2001). При этом основная частота сигналов взрослых венценосных журавлей не превышает 0.6 кГц (Budde, 1999).

Процесс преобразования птенцовых сигналов во взрослые впервые был описан для серого журавля (Gebauer, Kaiser, 1998). В дальнейшем формирование сигналов было подробно описано в работах по японскому журавлю (Klenova et al., 2007, 2010) и журавлю-красавке (Klenova et al., 2014). Птенцы журавлей этих видов также сохраняют высокочастотные птенцовые сигналы (2.0–3.5 кГц) длительное время. Однако в возрасте 7–8 месяцев (японский журавль Klenova et al., 2007, 2010) или 2.5–5 месяцев (журавль-красавка Klenova et al., 2014) в сигналах птенцов появляется вторая основная частота (0.5–1.0 кГц, рис. 3., В), которая лежит гораздо ниже высокочастотной основной частоты птенцового сигнала. В результате, в определенный период времени в сигналах птенцов присутствуют обе основные частоты, а затем птенцовая частота постепенно исчезает. В сигналах остается только низкочастотная составляющая, которая не отличается от основной частоты взрослых птиц. Период, когда в сигналах птенцов

присутствуют 2 основные частоты, соответствует периоду ломки голоса (Klenova et al., 2007, 2010, 2014).

Обычно процесс ломки голоса длится несколько месяцев. Окончание ломки голоса в среднем совпадает с окончанием интенсивного роста тела птенца и началом разрыва связи между родителями и потомством. Ломка голоса происходит на первом году жизни, а половое созревание – на втором или третьем (Klenova et al., 2007, 2010). Интересно, что у журавлят, выращенных в питомнике, начало ломки голоса зависело от времени отъема от родителей – чем раньше забирают птенца, тем раньше начиналась ломка голоса. У диких журавлей родители продолжают заботиться о птенцах и на зимовках, а связь между ними рвется только перед новым сезоном размножения (Klenova et al., 2007).

Вокальный онтогенез представителей семейства пастушковые демонстрирует некоторое сходство с развитием сигналов у журавлей. У американской лысухи не происходит резких изменений частотных характеристик сигналов в первый месяц жизни, несмотря на интенсивный рост и развитие птенцов. В двух сигналах (из четырех, которые присутствуют в репертуаре в это время) с возрастом происходит даже повышение частоты (примерно на 0.4 кГц, а сами звуки лежат в диапазоне от 0.8 до 2.3 кГц). Сигналы взрослых самцов лысух практически не отличаются по частотным характеристикам от птенцовых (1.2–1.5 кГц). Сигналы взрослых самок по основной частоте примерно в 2 раза ниже птенцовых сигналов и сигналов самцов (0.4–0.6 кГц). Падение основной частоты сигналов молодых самок связано, как предполагает автор, с гормональными перестройками и начинается примерно в возрасте 1.5–2.0 месяцев (Cosens, 1981).

Частотные характеристики сигналов птенцов Кювьерова пастушка также не сильно изменяются в первый месяц жизни (в это время основная частота выше 3.5 кГц). Первые сигналы, идентичные взрослым, появляются в репертуаре примерно с 12-ой недели, их основная частота ниже, чем у птенцовых, и не превышает 1.5 кГц. Еще четыре новых сигнала появляются в репертуаре не раньше 9-го месяца – при достижении половозрелости (Wilkinson, Huxley, 1978). И у американской лысухи, и у кювьерова пастушка появление в репертуаре дефинитивных сигналов совпадает с приобретением птенцами независимости от родителей.

Однако у шилоклювки *Recurvirostra avosetta* (семейство *Recurvirostridae*, отряд *Charadriiformes*), которая также относится к этой группе по типу развития, было показано постепенное развитие сигналов в онтогенезе. Основная частота сигналов понижается с 2.0–4.5 кГц до 1.0–1.5 кГц в течение 11 месяцев после вылупления. Взрослый репертуар формируется только в 9–11 месяцев, хотя рост птенцов заканчивается уже к двум месяцам. Сходная с гусеобразными “ломка голоса”, выраженная в увеличении шумов в звуках, начинается в 9-

месячном возрасте, что совпадает с моментом приобретения птенцами независимости от родителей (Adret, 2012).

Следующую группу, *полувыводковых*, отличает от предыдущих то, что птенец не покидает гнездо, а остается в нем или рядом длительное время. Развитие вокализации в этой группе носит сходный характер у всех описанных видов.

Подробно изучен онтогенез вокального поведения у трёх видов из семейства чистиковые Alcidae: большая конюга *Aethia cristatella*, топорок *Fratercula cirrhata* и ипатка *F. corniculata* (Klenova, Kolesnikova, 2013). Птенцы всех трёх видов сохраняют высокочастотные птенцовые сигналы примерно до 30 дня после вылупления. Основная частота сигналов медленно растёт, несмотря на активное увеличение массы тела. Для топорка была показана ломка голоса, аналогичная журавлям: в возрасте 30–31 дня в сигналах птенцов появляется вторая основная частота, которая гораздо ниже птенцовой и соответствует основной частоте сигналов взрослых птиц (птенцовая основная частота варьирует от 1.0 кГц до 5.0 кГц, вторая основная частота лежит ниже 1.0 кГц). Ломка голоса происходит незадолго до покидания норы. Несмотря на то, что в данной работе не показана ломка голоса для двух других видов (их онтогенез прослежен только до 28 дней), предполагается, что она протекает по такому же сценарию, как и у топорка.

У других видов этой группы процесс ломки голоса не описан, но имеющиеся данные дают основание предполагать её наличие. Например, у обыкновенной глупой крачки *Anous stolidus* (семейство Laridae, отряд Charadriiformes) долгое время сохраняются птенцовые сигналы (в среднем от 1.0 кГц до 3.2 кГц) – до 60 дней после вылупления (Riska, 1986a). При этом птенцы покидают нору в возрасте 42–49 дней. Сигналы взрослых птиц лежат в диапазоне от 0.2 кГц до 3.2 кГц (Riska, 1986b). Сходным образом происходит развитие сигналов у северной качурки *Oceanodroma leucorhoa* (семейство Hydrobatidae, отряд Procellariiformes). В течение гнездового периода у птенцов не изменяется частота сигналов, оставаясь на уровне 2–4 кГц (Naugler, 1992). При этом частота сигналов взрослых птиц лежит ниже 1.0 кГц (Таока, 1989). У других представителей отряда Буревестникообразные, тонкоклювых китовых птичек *Pachyptila belcheri* (семейство Procellariidae), частота сигналов птенцов также не изменяется в течение гнездового периода (оставаясь на уровне 2 кГц), а увеличивается только их длительность. Маленькие птенцы используют короткие сигналы, но группируют их в серии. Сигнал выпрашивания пищи остается в репертуаре и после окончания гнездового периода. Сходные со взрослыми сигналы появляются только в конце гнездового периода (Duckworht et al., 2009). Сигналы взрослых особей гораздо ниже по частоте и лежат в диапазоне 0.5–1.0 кГц (Bretagnolle et al., 1990).

У авдотки *Burhinus oedicephalus* (семейство Burhinidae, отряд Charadriiformes) онтогенез вокализации также происходит скачкообразно. Сигналы у птенцов почти не меняются в течение

70 дней жизни, несмотря на их рост и развитие (Dragonetti et al., 2013) и самостоятельное питание уже в первые дни жизни – родители только приносят и показывают корм, но не кормят птенцов (Karavaev, 1998; Sharma, Sharma, 2015). Если выводок не беспокоят, он держится в районе гнезда около 20 дней. После 75–80 дней птенцовая вокализация перестает использоваться молодыми птицами. Хотя процесс ломки голоса и не описан и у этого вида, различие сигналов молодых и взрослых птиц и длительное сохранение высокочастотных сигналов у птенцов дают основание предполагать её наличие (Dragonetti et al., 2013).

К *полуптенцовым 1-го типа*, птенцы которых вылупляются зрячими и в пуху, но не покидают гнездо до вылета, относятся, например, многие аистообразные (Ciconiiformes) и дневные хищные птицы. Развитие сигналов описано для двух представителей отряда соколообразные: воробьиной *Falco sparverius* (Smallwood, Dudajek, 2003), и обыкновенной пустельги *F. tinnunculus* (Михайленко, 2012). У обоих видов частота сигналов изменяется постепенно по мере роста птенцов. Наиболее быстро вокальные характеристики меняются в первые две недели жизни птенцов. К 16-ому дню жизни птенцы начинают воспроизводить крик, звучащий как взрослый “кли”, в это же время их вес достигает веса взрослой особи. Самцы быстрее начинают вокализовать как взрослые, хотя половых различий в сигналах птенцов найдено не было (Smallwood, Dudajek, 2003). Такой процесс сходен с развитием сигналов у гусеобразных (“ломка голоса”), у которых число шумов также увеличивается в сигналах с возрастом (ten Thoren, Bergmann, 1987). Возможно, в случае с соколообразными, увеличение нелинейных феноменов наряду с падением частоты сигналов можно трактовать как процесс созревания.

*Полуптенцовые 2-го типа* вылупляются незрячими, но, в отличие от настоящих птенцовых, имеют пух. К ним относятся, например, голубеобразные (отряд Columbiformes), для которых характерна ломка голоса. Обычно она происходит в возрасте 7–8 недель у обоих полов (Abs, 1983; Ballintijnand ten Cate, 1997). В это время основная частота птенцового сигнала у сизого голубя *Columba livia* падает с 4.5 кГц до 0.25 кГц, и птенцовый крик выпрашивания пищи переходит во взрослый крик “хуу”. В это время на спектрограмме сигнала различимы две основные частоты. В период ломки голоса у самцов вес сиринкса увеличивается на 36%. А сразу после ломки голоса (9–10 неделя жизни) у обоих полов утолщается внешняя тимпаниформная мембрана сиринкса. Ломка голоса может зависеть от андрогенов: у птиц, которым вводили тестостерон, она наступала раньше, у кастрированных – позже. Причем у последних утолщения внешней тимпаниформной мембраны не происходило. Также в период ломки голоса спокойные и малоактивные молодые птицы проявляли признаки агрессии. Все это говорит о том, что вокальное поведение молодых птиц находится под влиянием эндокринной системы (Abs, 1983). У кольчатой горлицы *Streptopelia decaocto* ломка голоса также затрагивает

сигналы обоих полов. У взрослых особей основная частота сигнала самцов (в районе 0.55 кГц) лежит несколько ниже основной частоты сигнала самок (в районе 0.625 кГц), но длительность сигнала одинакова у обоих полов (Ballintijn, ten Cate, 1997).

К этому же типу развития принадлежат древесные удода (семейство Phoeniculidae, отряд Viscerotiformes), птенцы которых вылупляются покрытые длинным белым пухом (Winkler et al., 2015). Для зеленого лесного удода *Phoeniculus purpureus* показана ломка голоса (рис. 3 Г), которая затрагивает только сигналы самцов и происходит в возрасте 12–14 недель (Radford, 2004). Частотные характеристики их звука “кек” резко понижаются с 0.8–0.9 кГц до 0.5–0.6 кГц, при этом основная частота этого сигнала у самок остается прежней (в районе 0.9 кГц). Сигналов самцов с промежуточными значениями основных частот найдено не было, т. е. птицы издавали либо только высокочастотные (выше 740 Гц), либо только низкочастотные сигналы (ниже 570 Гц). При таком резком падении основной частоты у самцов не происходит изменения размеров тела. Возможно, это объясняется тем, что сиринокс самцов в онтогенезе постепенно начинает отличаться от сиринкса самок, и быстрая ломка голоса происходит благодаря его внутренним изменениям. Еще одним возможным объяснением может служить косвенное действие андрогенов. Во время ломки голоса у молодых самцов начинается линька горлового пятна, которая контролируется гормонально. Возможно, ломка голоса является следствием гормональных изменений на этой стадии развития (Radford, 2004).

*Птенцовые*, к которым относятся большинство воробьинообразных, вылупляются слепыми и голыми, они долгое время не покидают гнездо и выкармливаются родителями. Среди представителей воробьинообразных интерес вызывает развитие позывов у обыкновенной сороки *Pica pica*, у которой отсутствует вокальное научение. Птенцы начинают вокализовать в первые 1–2 дня жизни. При этом частота двух сигналов понижается с 4.7 кГц до 1.7 кГц (выпрашивание пищи), и с 3.4 кГц до 1.9 кГц (свист) в период с 1 по 18 день после вылупления (Redondo, 1991). По всей видимости, ломка голоса у этого вида отсутствует, но с возрастом сигналы становятся не только ниже по частоте, но и более “шумными”. Сходный процесс развития сигналов описан для гусеобразных (выводковые 2) и соколообразных (полуптенцовые 1).

Тремя десятками видов исчерпываются знания о развитии вокализации у неворобьиных птиц. Сжато информация по их типам вокального онтогенеза представлена в таблице 2. В настоящий момент говорить о сходствах/различиях в формировании позывов у воробьинообразных и у неворобьиных птиц сложно ввиду недостатка данных для обеих групп. Но, по-видимому, “преемственный” тип развития у воробьинообразных можно соотнести с

"постепенным" типом развития у неворобьиных, т.к. в обоих случаях изменения происходят плавно. Однако такое сравнение остается спекулятивным, так как при рассмотрении развития позывов у певчих упор идет на сходство структур сигналов птенцов и взрослых, а не на изменение частоты.

Таблица 2. Виды с изученным типом вокального онтогенеза в зависимости от их типа развития. Для выводковых 1-ого типа характер развития сигналов неизвестен.

<b>Тип онтогенеза</b>	<b>Постепенное развитие сигналов (нет ломки голоса)</b>	<b>Скачкообразное развитие сигналов (есть ломка голоса)</b>
Выводковые 2	Пеганка, серый гусь, белошекая казарка, горный гусь, белый гусь, белолобый гусь, канадская казарка	
Выводковые 3	Тетерев, японский перепел	
Выводковые 4	Шилоклювка	Американская лысуха, белогорлый пастушок, венценосный журавль, канадский журавль, стерх, японский журавль, серый журавль, журавль-красавка
Полувыводковые		Топорок, тупик, ипатка, глупая крачка, северная качурка, авдотка
Полуптенцовые 1	Обыкновенная пустельга, американская пустельга	
Полуптенцовые 2		Сизый голубь, кольчатая горлица, зеленый лесной угод
Птенцовые	Обыкновенная сорока	

Два типа развития сигналов – постепенный и скачкообразный – распределены почти поровну среди изученных видов (15 и 17 соответственно) неворобьиных птиц. “Ломку голоса” (у гусеобразных и соколообразных, шилоклювки и сороки, принадлежащей к воробьинообразным) в настоящее время следует относить к постепенному типу развития сигналов. Дело в том, что однозначные данные о том, увеличивается ли зашумленность сигналов с возрастом у других видов с постепенным типом развития вокализации в литературе пока отсутствуют.

Из приведенного выше обзора видно, что, по всей видимости, тип развития птенцов (выводковость и птенцовость) напрямую не связан со способом развития сигналов. Предположение о том, что для птиц с длительной родительской опекой продолжительное время

характерны высокочастотные сигналы и ломка голоса опровергается наличием постепенного типа развития сигналов у таких птенцовых птиц, как дневные хищные птицы и обыкновенная сорока. Мы не исключаем, что тип онтогенеза вносит вклад в способ развития вокализации, но он является лишь одним из факторов. Вероятно, развитие вокализации, в том числе и ломка голоса, зависит от действия гормонов, что косвенно показано для американской лысухи, сизого голубя и зеленого лесного удода. Поэтому изучение гормональной регуляции развития вокализации является весьма перспективным направлением в изучении онтогенеза сигналов у неворобьиных птиц. В том числе, в плане понимания существующего разнообразия способов такого развития.

Влияние гормонов на развитие позывов у воробьинообразных также остается пока малоизученным. Так, изменения уровня тестостерона в крови на разных стадиях жизненного цикла довольно хорошо изучены у взрослых особей многих видов воробьинообразных птиц (Wingfield et al., 1990, 2000), в то время как динамика этого гормона у молодых птиц практически не исследована. Повышение уровня тестостерона было отмечено у молодых канареек *Serinus canaria*: на 55–75-й день жизни у самцов и на 30–55-й день у самок, что по времени совпадает с началом исполнения подпесни (Weichel et al., 1986; Weichel et al., 1989). Повышение уровня тестостерона у молодых больших синиц *Parus major* также, предположительно, совпадало с началом песенной продукции (Rost, 1990).

Чтобы определить, является ли постепенное развитие сигналов у соколообразных и обыкновенной сороки лишь исключением, или это характерно для всех полуптенцовых и птенцовых, необходимы данные о других представителях этих групп, которые пока отсутствуют в литературе. Также еще предстоит выяснить, какие другие биологические, морфологические особенности или особенности поведения определяют тип развития вокализации у неворобьиных птиц.

## II. Репродуктивное поведение и гормональный статус

Тестостерон и кортикостерон – стероидные гормоны, регулирующие различные аспекты поведения птиц (Wingfield et al., 1987; Nau, Goymann, 2015; Apfelbeck et al., 2016). Тестостерон играет ключевую роль в формировании репродуктивного поведения – территориальной агрессии, ухаживании, продукции спермы, копуляции, песни (у воробьинообразных) и в развитии вторичных половых признаков (Wingfield et al., 1987, 1990; Nau, 2007; Nau, Goymann, 2015; Apfelbeck et al., 2016; Горецкая, Бёме, 2020). Кортикостерон регулирует обменные процессы и развитие стрессовой реакции. При низких концентрациях кортикостерон отвечает за поддержание энергии гомеостаза на определенном уровне, а также за регуляцию суточных ритмов. Концентрация кортикостерона увеличивается при процессах, требующих энергии, например, обогрев и родительская забота. Сильное увеличение уровня кортикостерона является реакцией на стрессовое воздействие и происходит через 15–60 мин после предъявления стресс-фактора (Нан, Goymann, 2015).

Динамика уровня тестостерона и кортикостерона в крови в зависимости от стадии жизненного цикла довольно подробно изучена у многих видов, преимущественно из отряда воробьинообразные (Wingfield et al., 1978, 1987, 1990, 2000; Ketterson et al., 2005; Apfelbeck et al., 2016).

На примере птиц из отряда воробьинообразные были показаны сезонные и индивидуальные различия уровня тестостерона в крови (Nau et al., 2010; Nau, Goymann, 2015). У самцов уровень тестостерона повышается в период защиты территории, образования пары, спаривания и понижается в период выкармливания птенцов (Wingfield et al., 1978, 1987; Apfelbeck et al., 2016). Уровень тестостерона у птиц высоких широт выше, чем у тропических видов (как у самцов, так и самок). Это связывают с наличием миграции, интенсивной внутривидовой борьбой за гнездовой участок и коротким сезоном размножения (Ketterson et al., 2005; Garamszegi et al., 2008). Самки демонстрируют сходные временные вариации уровня тестостерона – у большинства изученных видов его пик приходится на период перед откладкой первого яйца, особенно если самка принимает участие в защите территории или при инверсии половых ролей (Mays et al., 1991; Ketterson et al., 2005). Уровень тестостерона связан с социальной системой. У моногамных видов, которые сражаются за территорию и партнера, уровень тестостерона у обоих полов выше, чем у видов с кооперативным гнездованием (Wingfield et al., 1978; Mays et al., 1991; Ketterson et al., 2005).

У большинства видов пик уровня кортикостерона приходится на период размножения (Wingfield et al., 1978; Mays et al., 1991; Romero, 2002), у самок максимум достигается во время яйцекладки (Rehder et al., 1986). У дневных хищных птиц сезонная динамика уровня

тестостерона и кортикостерона описана на примере двух видов: американской (воробьиной) пустельги (Rehder et al., 1986, 1988) и ястреба Харриса *Parabuteo unicinctus* (Mays et al., 1991)

У содержащейся в неволе американской пустельги (10 пар) уровень кортикостерона был выше, чем у представителей других отрядов в природе, но ниже, чем у домашней птицы. Максимального уровня этот гормон достигает незадолго до и во время яйцекладки. Остается, однако, не ясным, запускает ли увеличение кортикостерона яйцекладку или является результатом этого процесса. У неразмножающихся птиц никаких пиков концентрации кортикостерона не выявлено. Его уровень был ниже, чем у тех, кто участвовал в размножении (Rehder et al., 1986). Подъем уровня кортикостерона описан также к сентябрю – начало миграционного поведения и накопление жировых запасов (Rehder et al., 1986). По-видимому, кортикостерон также участвует в регуляции жировых запасов во время миграции (Rogerts et al., 2010). Уровень тестостерона не отличался у размножающихся и не размножающихся самцов в апреле-мае (перед первой кладкой), но повторный подъем уровня гормона после взятия первой кладки был только у размножающихся самцов (Rehder et al., 1988).

Ястребы Харриса, в отличие от большинства дневных хищных птиц, используют кооперативное гнездование: альфа пара и несколько половозрелых и неполовозрелых помощников, обычно самцов. Уровень тестостерона повышается в сезон размножения (этап постройки гнезда) как у альфа пары, так и у половозрелых помощников. У альфа самки уровень тестостерона ниже, чем у самцов. Уровень кортикостерона также поднимается в этот период, причем его уровень у самок выше, чем у самцов и у всех взрослых птиц выше, чем у неполовозрелых помощников (Mays et al., 1991).

Для некоторых видов дневных хищных птиц есть данные о гормональном статусе, полученные при единичном заборе крови. На примере балобана показана отрицательная корреляция только между уровнем кортикостерона и прогестерона, но не кортикостерона и эстрадиола/тестостерона (Al-Ankari, 1998). Не было обнаружено различий в базальном уровне кортикостерона у самцов и самок и птиц разных возрастов у трех видов ястребов (полосатый ястреб *Accipiter striatus*, ястреб-тетеревятник *A. gentilis* и ястреб Купера *A. cooperii*), которых отлавливали на пролете во время осенней миграции (Rogers et al., 2010). У некоторых видов воробьинообразных есть отличия по уровню кортикостерона в период миграций: у самцов концентрация гормона в плазме крови сильно увеличивается в весеннюю миграцию, у самок в этот период подъема не происходит. Однако, в осеннюю миграцию повышение уровня кортикостерона наблюдается только у самок, но не у самцов (Wingfield et al., 1978).

### III. Биология изучаемых видов

Дневные хищные птицы принадлежат к двум отрядам: ястребообразные Accipitriformes и соколообразные Falconiformes (Jarvis et al., 2014). Ранее относимые к одному отряду (соколообразные, Дементьев и др., 1951), сейчас эти два отряда не считаются родственными. Ястребообразные относятся к кладе Afroaves вместе с совобразными (Strigiformes) и выделяемыми в отдельный отряд грифами Нового Света (Cathartiformes). Соколообразные включены в кладу Australaves наряду с попугаеобразными (Psittaciformes) и воробьинообразными (Passeriformes) (Mindell et al., 2018; McClure et al., 2019).

Несмотря на принадлежность к разным отрядам, характер и этапы ухаживаний, а также взаимодействие партнеров во время сезона размножения у двух отрядов дневных хищных птиц во многом сходны (особенно у сем. соколиные и сем. ястребиные). Пары формируются на длительный период: сезон размножения или всю жизнь (Lack, 1940). Ухаживания включают подношение самцом угощения самке и ритуал передачи корма, а также кормление самки во время насиживания, в то время как самка защищает гнездо и кладку, а также обогревает и кормит птенцов (Дементьев и др., 1951; Wrege, Cade, 1977; Hoyo et al., 1994; Carlier Gallo, 1995; Kenward, 2006; Ratcliffe, 2010).

У большинства хищных птиц, самка крупнее самца и является доминантом в паре (Hoyo et al., 1994). Среди причин такого обратного полового диморфизма выделяют

- (1) разделение объектов охоты – мелкий самец ловит меньшую по размеру добычу,
- (2) самка в основном защищает гнездо и птенцов от хищников (Kenward, 2006),
- (3) предотвращение каннибализма со стороны самца (Storer, 1966),
- (4) самец должен быть мельче самки, иначе под действием гормонов в сезон размножения он может повредить самку, потому что вооружен когтями (Amadon, 1975).

У ястребов (род *Accipiter*) половой диморфизм в размерах выражен сильнее, чем у соколов (род *Falco*) сходного размера (Storer, 1966; Olendorff, 1968).

Вокализация дневных хищных птиц описывается во многих источниках как простые часто повторяемые звуки, различающиеся по частоте и употребляемые в различных ситуациях. Звуки используются для сигнализирования о присутствии на гнездовом участке, идентификации, доминировании, сообщении о неагрессивной мотивации, тревоге и выпрашивании пищи (Rosenfield, Bielefeldt, 1991; Jurisevic, 1998; Hoyo et al., 1994; Kenward, 2006). Несмотря на множественные качественные описания, количественно звуки охарактеризованы только для нескольких видов (Mueller, 1971; Wrege, Cade, 1977, Rosenfield, Bielefeldt, 1991; Farquhar, 1993; Jurisevic, 1998, Romani et al., 2022).

### III.1. Балобан (*Falco cherrug* Gray, 1834)

Распространение. Населяет лесостепи и степи Восточной Европы, северной и Центральной Азии (Дементьев и др., 1951; Ноуо et al., 1994).

Внешний вид. Балобан – довольно крупный сокол. Самки крупнее самцов, но окрас у обоих полов одинаковый. Вес самцов 0.73–0.99 кг, самок – 0.97–1.30 кг (Ноуо et al., 1994; Карякин, 1998). Окраска малоконтрастная, обычно охристо- или рыжевато-бурая до темно-бурой, практически без пестрин (алтайский подвид). Низ светлый, почти белый с каплевидными или продольными бурыми пестринами. Цевка опушена на треть или наполовину. Молодые птицы окрашены более ярко: низ с частыми продольными пятнами, которые по окраске соответствуют основному фону спины. Восковица и кольцо вокруг глаз, а также лапы у взрослых птиц ярко-жёлтые, у молодых – голубовато-серые (рис. 4).

Выделяют от двух (Ноуо et al., 1994) до пяти (Карякин, 2011) подвидов балобана.



Рис. 4. Внешний вид балобана: А молодая птица, Б взрослая птица светлой морфы.

Вокализация. В литературе выделяют два сигнала у взрослых птиц. Первый ("кек-кек") является сигналом тревоги, второй ("бэк-бэк") используется самцами во время ухаживаний (Bergman, Helb, 1982; Ноуо et al., 1994). Более подробное описание и классификация сигналов в литературе отсутствует.

Размножение. Обычно балобаны начинают гнездиться на втором–третьем году жизни. Как и остальные сокола, балобаны сами не строят гнезд (Ноуо et al., 1994; Карякин, 1998). Основным поставщиком гнездовых построек для них являются могильник и курганник, но могут заниматься и другие. Занимают гнезда других хищных птиц или воронов, которые располагаются на деревьях, в нишах скал, закрытых сверху, или в глубоких щелях на большой высоте (Дементьев и др., 1951; Баранов, 1991; Ноуо et al., 1994). В кладке от 2 до 5 яиц, редко 6, рыжевато- или буровато-охристых с некрупными пестринками. Выводок обычно состоит из 4

птенцов, но известен случай успешного выведения 6 птенцов из 6 яиц (Levin, 2008). Сроки размножения растянуты: первые кладки в южных регионах появляются уже в марте (Levin, 2008), в более северных – в двадцатых числах апреля (Карякин, 2008). Насиживают оба родителя, но главным образом самка. Птенцы вылупляются в апреле–мае. Первый пуховой наряд шелковистый, желтовато-белый. Примерно на второй неделе после вылупления птенцы сменяют первый пуховой наряд на второй (матово серовато-белый) и начинают оперяться. В конце июня – начале июля птенцы становятся на крыло (возраст 45–50 дней, Ноуо et al., 1994). Как старые птицы, так и выводки держатся у гнезда до августа, причем взрослые продолжают подкармливать молодых, даже когда те уже сами способны охотиться (Дементьев др., 1951).

Питание. Основой питания балобана являются грызуны (суслики, полевки), а также пищухи. В зимний период среди добычи балобана обычны и птицы. Балобаны ловят их как в полете, так и на земле: куропаток, голубей, крупных воробьиных (Watson, Clarke, 2000; Карякин, 1998). Добычу балобан держит двумя лапами (Данченков, Константинов, 2008), выедает мясо, оставляя неповреждёнными голову и конечности у млекопитающих, крылья, голову и иногда лапы у птиц (Карякин, 1998).

### III.2. Кречет (*Falco ruficolus* Linnaeus, 1758)

Распространение. Циркумполярный ареал, охватывающий арктические регионы Евразии, Северной Америки, Гренландии и Исландии. Некоторые оседлые (Гренландия, Исландия, Таймыр), остальные зимой откочевывают к югу (Дементьев и др., 1951; Ноуо et al., 1994).

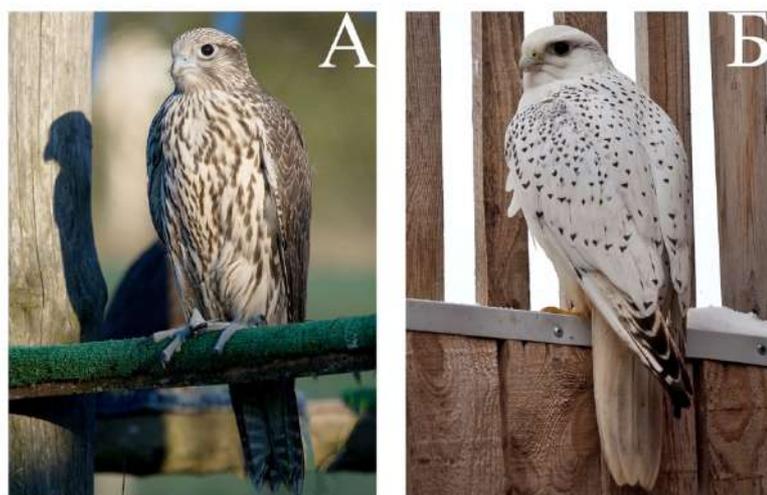


Рис. 5. Внешний вид кречета: А молодая птица серой морфы, Б взрослая птица белой морфы.

Внешний вид. Очень полиморфный окрас, выделяют три главные морфы: белая, серая и темно-коричневая (рис. 5). Спина и грудь покрыты полосками или пятнами, особенно у серой и

белой морфы. Морфы сильно перемешаны, но в высоких широтах Арктики и на востоке Сибири преобладают светлые птицы. Молодые темнее и интенсивнее покрыты пестринами. Восковица, кольцо вокруг глаза и лапы у взрослых ярко-желтые, у молодых светло серые (Дементьев и др., 1951; Hooyo et al., 1994).

Ранее выделили несколько подвидов (Дементьев, 1951; Дементьев и др., 1951), сейчас вид считается монотипичным (Hooyo et al., 1994; Billerman et al., 2020).

Вокализация. Выделяют несколько типов вокализации: токовые сигналы самца и самки, агрессивное "чириканье", а также протяжные "плачущие" сигналы (Wrege, Cade, 1977; Bergman, Helb, 1982).

Размножение. Сезон размножения обычно с марта по июль, но если кречеты не покидали гнездовые территории зимой, то может начаться и раньше. Самостоятельно гнезда не строят, яйца откладывают в нише скал, занимают чужие гнезда (воронов или зимняков), реже гнездятся на деревьях или человеческих постройках (Дементьев, 1951; Дементьев и др., 1951; Hooyo et al., 1994). В кладке обычно 3–4 яйца, буровато-красных с различным рисунком из крапинок. Насиживание длится 34–36 дней (Дементьев, 1951; Дементьев и др., 1951; Hooyo et al., 1994). Первые две недели после вылупления самка практически не отлучается от гнезда и обогревает птенцов. Короткие отлучки случаются, только когда самец приносит добычу. Обычно пока самка ест сама, самец обогревает птенцов. Но как только самка возвращается, он покидает гнездо (Jenkins, 1978). В возрасте 15–20 дней птенцы надевают второй пуховой наряд, в это время самка обогревает их только в случае дождя или защищает от яркого солнца. Примерно с трехнедельного возраста самка перестает обогревать птенцов совсем и присоединяется к самцу, отлучаясь за кормом (Дементьев, 1951; Дементьев и др., 1951; Jenkins, 1978). После окончания периода насиживания, родители только приносят еду на гнездо, но долго не остаются. Хотя некоторые самки и продолжают кормить птенцов в течение всего гнездового периода (Jenkins, 1978; наши наблюдения). Птенцы покидают гнездо в возрасте 43–53 дней (Дементьев, 1951; Дементьев и др., 1951; Hooyo et al., 1994).

Питание. Кречет охотится на различных птиц и млекопитающих. В сезон размножения основу питания составляют куропатки (род *Lagopus*), а также суслики (род *Spermophilus*). Добычу догоняет в быстром полете и ловит чаще на земле, чем в воздухе (Hooyo et al., 1994).

### **III.3. Сапсан (*Falco peregrinus* Tunstall, 1771)**

Распространение. Ареал охватывает все континенты, Гренландию и Индо-Австралийский Архипелаг. Отсутствует на ровных открытых ландшафтах, например, степи юго-восточной Европы (Дементьев и др., 1951; Hooyo et al., 1994).

Внешний вид. Выделяют до 19 подвидов сапсана, отличающиеся как размером, так и интенсивностью окраски. Самые маленькие и светло-окрашенные птицы обитают в пустынях Африки и Евразии, самые крупные – на северо-западе Северной Америки, самые темные – в тропиках Старого Света и на юге Южной Америки (Ноуо et al., 1994). Для всех подвидов характерно наличие "усов", верх окрашен от голубого до черного, грудь от белого до красновато коричневого с продольными полосками (рис. 6). У молодых птиц в окраске нет голубого, больше коричнево-черных оттенков и пестрины на передней стороне продольные (Дементьев и др., 1951; Ноуо et al., 1994).



Рис. 6. Внешний вид сапсана: А молодая птица, Б взрослая птица.

Вокализация. Выделяют токовый (скрипучий, "ee-chip"), плачущий (воплъ, "wailing") и недовольный ("кьяк-кьяк") сигналы. Активность вокализации самцов и самок не отличается. Классификация в основном качественная, спектрограммы звуков и небольшая количественная характеристика дана в нескольких работах (Ingram, Salmon, 1929; Wrege, Cade, 1977; Bergman, Helb, 1982; Carlier, 1995; Jurisevic, 1998).

Размножение. Сроки размножения зависят от ареала: февраль–март — в умеренных широтах, апрель–май — в северных широтах, август–октябрь — в Южном полушарии. Гнезд не строят, занимают ниши в скалах, реже чужие гнезда, иногда гнездятся на земле или используют человеческие постройки (высокие здания или мосты). Размножаться начинают обычно со второго года жизни, но самки нередко и в возрасте года. В кладке обычно 3–4 охристых в крапинку яйца (Дементьев и др., 1951; Ноуо et al., 1994). Как и у других представителей рода *Falco*, самка является доминантом в паре. Кладку и птенцов в основном обогревает самка, самец кормит ее и приносит корм для птенцов. Обычно самец обогревает только во время коротких отлучек самки для еды. Птенцы покидают гнездо в возрасте 35–42 двух дней и еще около двух месяцев зависимы от родителей. Расселению молодняка часто способствует

агрессия родителей. Молодые птицы из одной кладки еще некоторое время держатся вместе (Ingram, Salmon, 1929; Дементьев и др., 1951; Hooyo et al., 1994; Carlier Gallo, 1995; Ratcliffe, 2010).

Питание. Сапсан преимущественно орнитофаг, самка может ловить добычу весом до 1 кг. Сапсан высматривает добычу с большой высоты, пикирует на большой скорости и ловит в воздухе, реже на земле или даже в воде (Hooyo et al., 1994; Ratcliffe, 2010).

#### **III.4. Ястреб-тетеревятник (*Accipiter gentilis* Linnaeus, 1758)**

Распространение. Ястреб-тетеревятник населяет лесные зоны Северной Америки, Европы, северной и Средней Азии (Дементьев, 1951; Hooyo et al., 1994).

Внешний вид. Довольно сильная географическая изменчивость по размеру и внешнему виду. Выделяют от 8 (Hooyo et al., 1994) до 10 подвидов (Kenward, 2006): 7 в Евразии и 3 в Северной Америке.

Взрослые птицы обычно на спинной стороне серовато-бурые, самцы более серые и несколько светлее, чем самки. Окраска темени темновато-бурая, лоб светлый. Брюшная сторона светлая с бурым поперечным рисунком. Птицы подвида *albidus* имеют светлый окрас, вплоть до белого без пестрин (рис. 7). Маховые и рулевые перья темно-бурые. Радужина желтая или оранжевая, иногда до красного, восковица бледно-желтая, ноги желтые. Молодые птицы на спинной стороне имеют бурый окрас с неправильными охристыми пестринами на плечевых и кроющих пера. Брюшная сторона охристая с продольными пестринами, радужина бледно-желтая (Дементьев и др., 1951). Окраска молодых птиц более криптическая, так как они неопытные и должны прятаться как от хищников, так и от других ястребов-тетеревятников. Комбинация серо-белых и серо-черных цветов в оперении взрослой птицы делает ее незаметной для добычи, но привлекательной для партнера (Kenward, 2006).

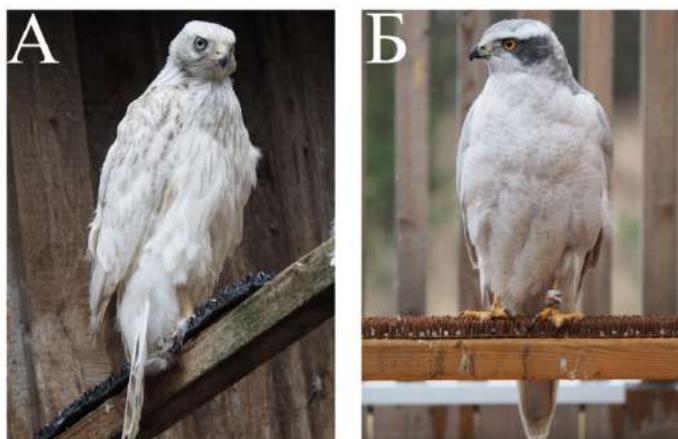


Рис. 7. Внешний вид ястреба-тетеревятника (подвид *A.g. albidus*):  
А молодая птица, Б взрослая птица.

Вокализация. В вокальном репертуаре ястреба-тетеревятника на основе качественных описаний выделяют 3 типа сигналов (Kenward, 2006). К первому типу относят контактные сигналы между самцом и самкой во время периода ухаживаний и размножения: токовый контактный сигнал (медленное повторение звуков "кек...кек") и сигнал самца, который он издает, появляясь на гнездовой территории с кормом. В период ухаживаний ястреба вокализируют активнее, чем в другое время года, индивидуальные сигналы имеют самую сложную структуру (Penteriani, 2001; Kenward, 2006). Также к первому типу сигналов относят сигнал тревоги: частое "кек-кек-кек". Интервалы между звуками зависят от возбуждения птицы: чем сильнее возбуждение, тем меньше интервалы (Schnell, 1958). Ко второму типу относят пищевые сигналы, которые в основном используются птенцами (Kenward, 2006). Вокальная активность птенцов увеличивает с момента вылупления до примерно 10 дня после вылета из гнезда. Примерно через 80 дней после вылупления (или 40 дней после вылета) молодые ястреба перестают вокализировать (Penteriani, 2001). К третьему типу относят сигналы дискомфорта (отдельные «твит» или серия из многократно повторяющихся "твит-твит-твит"), которые в равной степени используются и птенцами, и взрослыми ястребами (Kenward, 2006).

Размножение. Половая зрелость наступает на вторую весну после рождения, но молодые птицы редко приступают к размножению в таком возрасте. Пары постоянные. Каждая пара имеет на гнездовом участке несколько гнезд, которые используются птицами по годам посменно (Дементьев, 1951). Обычно для гнезда выбирают место у ствола, гнездо поддерживается несколькими ветвями снизу, на высоте 9–25 м (под пологом леса). Ястреба предпочитают селиться не ближе, чем в 600 м друг от друга. 100–200 м вокруг жилого гнезда используются для присад или поедания корма. Гнездо начинают строить примерно за месяц до откладки первого яйца, хотя иногда самец достраивает гнездо, когда самка уже положила яйца. Брачный полет начинается с конца февраля–начала марта (Brull, 1998). Пик токового поведения (в Европе) приходится на март. Примерно за месяц до откладки первого яйца пара уже поселяется на гнезде. В строительстве или обновлении гнезда принимают участие оба партнера. (Kenward, 2006). При ритуальном кормлении самец может передавать добычу самке на гнезде, но чаще на присаде или на земле. Копулируют в среднем 10 раз в день, 1–2 месяца до кладки (Moller, 1987). Первые кладки могут появиться уже в конце марта. В кладке от 1 до 6 яиц, обычно 3–4, реже 2–3. Окраска яиц голубовато-белая со слабозаметными темными пятнышками (Дементьев, 1951). Насиживание начинается с первого яйца и длится около 38 дней (от 35 до 43, в зависимости от размера кладки). Насиживает в основном самка, на груди у нее образуется наседное пятно (15 см в длину и 5 см в ширину). Самец подменяет самку, когда та отлучается поесть. Он приносит добычу к гнезду и оставляет в поле видимости самки. На само гнездо может нести добычу на поздних сроках инкубации. Наседное пятно у самца не образуется

(Карякин, 1998; Kenward, 2006). В первые дни после вылупления самка кормит птенцов 6–10 раз в день, маленькими кусочками (Schnell, 1958). Самец приносит еду 3–6 раз в день, в зависимости от размеров добычи. Самка часто прячет часть добычи около гнезда. Подрощим птенцам необходимо в среднем 250 г еды в день для успешного роста и развития (Rutz, 2003).

#### Развитие птенцов.

*Первая неделя.* Самка постоянно обогревает птенцов или сидит рядом на гнезде, отгоняет мух. Кормит часто, небольшими порциями (Boal, 1994). Первый пуховой наряд птенцов охристо-белый, лапы розовые, радужина черноватая.

*Вторая неделя.* Птенцы надевают второй пуховой наряд, он плотнее и гуще, сероватый на спинной стороне (Boal, 1994), радужина серая (Дементьев, 1951). Птенцы начинают активнее передвигаться по гнезду на цевке, помогая себе крыльями. В это же время самка перестает активно греть птенцов, больше времени проводит не в гнезде, а на гнездовом дереве, но закрывает птенцов в случае непогоды или активного солнца.

*Третья неделя.* У птенцов начинают расти перья (сначала маховые), они пробуют вставлять с цевки на пальцы. Становятся более активными и любопытными, но сами еще не едят. Самка отлетает уже дальше гнездового дерева, но активно защищает гнездо. Когда она издает сигнал тревоги, птенцы в гнезде затаиваются (Boal, 1994; Kenward, 2006).

*Четвертая неделя.* Уже видны из трубочек маховые и рулевые перья, начинает расти контурное оперение на спине и крыльях. Птенцы уверенно стоят на ногах и пробуют сами есть. С развитием пищевого поведения появляется типичное "укрывание" добычи крыльями и агрессивное поведение по отношению к другим птенцам (Schnell, 1958). Улучшается координация движений и начинаются первые тренировки крыльев.

*Пятая неделя.* Птенцы начинают есть самостоятельно добычу с шерстью и перьями. Родители только приносят еду и уже не задерживаются на гнезде. Еще активнее тренируют крылья, залезают на край гнезда. Пух остается только на голове и за глазами, остальные части тела уже оперены (Boal, 1994; Kenward, 2006).

*Шестая неделя.* Птенцы постепенно покидают гнездо, рассаживаясь на ветках вокруг. Самцы обычно раньше самок на 1–3 дня. Тренируют крылья по 10–15 минут. Маховые перья уже выросли на 2/3, рулевые на 1/2 своей длины (Boal, 1994; Kenward, 2006). После вылета из гнезда птенцы активно вокализируют, требуя еду от родителей. Пик вокальной активности приходится на десятый день после вылета. Затем активность вокализации снижается по мере обособления птенцов от родителей (Penteriani, 2001).

Вылет птенцов начинается с конца июня и длится до середины июля. Примерно через 2 недели молодые птицы начинают откочевывать к местам концентрации добычи (Карякин, 1998).

Питание. Тетеревятник главным образом орнитофаг и до 90% его добычи составляют птицы. Виды жертв могут меняться в зависимости от сезона, но соотношение доли птиц и млекопитающих остается постоянным. Тетеревятники, обитающие в лесных массивах, ведут себя скрытно и выслеживают добычу с присады. Ястреба же в лесостепных районах довольно часто парят во время поиска жертв (Карякин, 1998). Пойманную птицу ястреб ощипывает, затем разгрызает грудь и выедает грудные мышцы и внутренние органы. Далее съедает голову, остатки туловища и мышцы лап. Главным инструментом является клюв, а в качестве основной используется левая лапа (Данченков, Константинов, 2008).

## ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

**Сбор данных.** Запись звуков взрослых птиц и птенцов, а также сбор образцов крови и наблюдение за птицами проводили в питомнике редких видов птиц "ВИТАСФЕРА" (Россия, Раменский район Московской области) с 2017 по 2022 год.

### I. Вокализация

#### I.1. Взрослые птицы

##### I.1.1. Соколообразные

Три вида соколов (балобан *Falco cherrug*, кречет *F. ruscicouls*, сапсан *F. peregrinus*) содержатся в вольерах парами, самца и самку не разделяют в течение всего года. В вольерах есть несколько присад на разных уровнях, несколько гнездовых полок или гнезд и кормовой столик, где птицы получают корм. Для записи вокализации на стену вольера со стороны коридора мы вешали автоматический рекордер Song Meter SM4 (сонгметр). Запись при помощи автоматического рекордера позволяет в полной мере оценить вокальный репертуар птиц, чем запись при помощи микрофона, т.к. отсутствует стрессовый фактор (человек). Перед записью каждой пары проводили длительное визуальное наблюдение (в том числе определение предпочитаемой присады самца и самки), а также маркировали голосом звуки самца и самок в тестовых записях, чтобы избежать ошибок при расшифровке.

- **Балобаны и кречеты.** Запись звуков вели по 30 минут каждый час (всего 12 часов в сутки) для 5 пар балобанов и 5 пар кречетов. Длительность записи для каждой пары составляла от 3 до 5 суток, в зависимости от активности вокализации. В основном запись вели в период весеннего токования (февраль–март 2020 и 2022 года), одна пара балобанов была записана в мае 2021 года (птицы активно токовали, но повторной кладки и птенцов на момент записи не было). Для записи звуков выбирали активно токующих птиц, предпочитая те пары, рядом с которыми расположены вольеры с группами молодых особей или не размножающиеся и потому вокально неактивные птицы, чтобы избежать излишнего зашумления сигналов от нужной пары.

Также вели запись импринтированной на человека самки балобана, воспитывающий трех птенцов (май 2021, 5 суток) и импринтированной на человека самки кречета (сентябрь 2020, 7 суток). Возраст птенцов у самки балобана составлял на момент начала записи 8–10 дней. Звуки у пар кречетов и балобанов, воспитывающих птенцов, не записывали, т.к. невозможно изолировать одну пару от соседних, чтобы вести запись без постороннего шума и четко определять записываемых особей. Всего для двух видов было собрано и проанализировано 548 часов записей.

Акустический анализ. Первичный анализ записей проводили в программе Kaleidoscope Pro Analysis Software, где отмечали типы звуков и их количество. Дальнейший анализ проводили в программе Avisoft-SASLab Pro, v. 5.2.09.

Для построения спектрограммы были использованы следующие параметры: окно Хэмминга (Hamming), длина быстрого преобразования Фурье (FFT-length) 512 точек, перекрытие по частотной оси (frame) 75%, перекрытие по временной оси (overlap) 93,75%. Для обработки выбирали звуки хорошего качества (без наложения звуков других особей и постороннего шума) и старались не выбирать звуки, идущие в записи подряд. Классификацию звуков по типам проводили в соответствии с функцией, звучанием и спектрографическими параметрами. Для сигнала каждого типа измеряли значение основной частоты в начале звука ( $F_{0\text{нач}}$ ), максимальное значение основной частоты ( $F_{0\text{max}}$ ), минимальное значение основной частоты ( $F_{0\text{min}}$ ), значение основной частоты в конце звука ( $F_{0\text{кон}}$ ), значение доминантной частоты ( $F_{\text{peak}}$ ) и длительность (рис. 8). Обычно у дневных хищных птиц минимальное и максимальное значение основной частоты совпадает с началом или концом звука. Также для каждого звука рассчитывали глубину частотной модуляции, как разность  $F_{0\text{max}}$  и  $F_{0\text{min}}$ . Так как структура звуков у балобана и кречета крайне сходная, пример измерений каждого звука приведен только для одного вида.

В токовании у самок присутствуют как одиночные звуки ("чап", рис. 8 В), так и трели ("кrrrrr..", рис. 8 Б). Трели представляют собой объединение коротких звуков, между которыми не остается промежутков, однако можно выделить количество этих коротких звуков (обозначены на рисунке цифрами). Поэтому для каждой трели у самок балобанов и кречетов помимо стандартных частотно-временных параметров отмечали также количество коротких звуков, объединённых в одну трель.

У каждой размножающейся пары в анализ включали 10 серий совместного токования, а также до 5 серий отдельного токования самки и самца (при их наличии). В сериях токования измеряли каждый звук у самца и у самки. Для этого выбирали такие серии тока, где звуки обоих полов наименее перекрывались друг с другом (при совместном) или с шумом из соседних вольеров. Всего было измерено 100 серий совместных токований (3229 звуков у балобанов и 3071 звуков у кречетов), 40 серий соло-токования самцов (958 звуков у балобанов и 709 звуков у кречетов) и 19 соло-токования самок (278 звуков у балобанов и 279 звуков у кречетов). У импринтированной самки балобана было измерено 10 серий токования, переходящего в кормление птенцов (всего 310 звуков), у импринтированной самки кречета 10 серий токования (141 звук).

Остальные сигналы в репертуаре балобана и кречета включали в анализ совместно от самцов от самок, ввиду редкого использования и невозможности вычленить сигналы каждого пола (оба типа воплей, окрикивание, "опасность сверху" и негативные сигналы). Все перечисленные сигналы обычно произносятся сериями. Из каждой записанной серии измеряли по 10 сигналов, выбираемых случайным образом. Если в серии было меньше 10 сигналов, измеряли все. Всего

было измерено у балобана и кречета соответственно: 146 и 106 сигналов окрикивания, 165 и 157 протяжных воплей, 290 и 173 собственно воплей, 40 и 161 сигнал "опасность сверху", 69 и 26 негативных сигналов (приложение 1, 2). Всего 5138 сигналов у балобана и 4823 сигнала у кречета.

Статистический анализ. Статистический анализ данных был проведен в программе Statistica 8.0. Статистически значимыми считали различия при  $p < 0.05$ . Для характеристики всех типов сигналов применяли методы описательной статистики, данные представлены как среднее  $\pm$  SD. Для характеристики сигналов в анализ включали все измеренные звуки.

Для оценки различий в частотно временных параметрах токовых сигналов ( $F_0$  max,  $F_0$  min,  $F_{peak}$ , длительности и глубины частотной модуляции) *внутри* каждого пола, количестве трелей и одиночных звуков у самок (отдельно для балобанов и кречетов) использовали непараметрический критерий для множественного сравнения Крускал–Уоллиса (Kruskal–Wallis ANOVA). Для сравнения частотно-временных параметров сигналов *самцов и самок* внутри вида и между видами, для сравнения количества сигналов в совместном токовании между самцами и самками (внутри и между видами), оценки инициации и завершения тока, а также длины трелей у самок балобанов и кречетов использовали непараметрический критерий парного сравнения для независимых выборок U-критерий Манна–Уитни (Mann–Whitney U-test). Для токовых сигналов в анализ включали медиану каждого параметра (по 1 медиане из каждой серии тока, всего 10 значений для одной птицы).

Для оценки различий протяжных воплей и собственно воплей *внутри вида*, использовали непараметрический критерий для парного сравнения зависимых выборок Wilcoxon signed-rank test. В анализ включали медиану по каждому измеряемому параметру от каждой измеренной серии только от тех пар, у которых были записаны оба типа сигнала (5 пар балобанов и 4 пары кречетов). Для сравнения частотно-временных характеристик протяжных воплей, собственно воплей и сигнала окрикивания у балобанов и кречетов в анализ включали медиану каждого параметра каждой серии и использовали непараметрический критерий парного сравнения для независимых выборок U-критерий Манна–Уитни (Mann–Whitney U-test). Для дискомфортных сигналов и сигнала "опасность сверху" статистический анализ не проводили ввиду малой выборке по этим сигналам.

Для оценки различий в токовых сигналах *импринтированной самки*, обращенных на человека и употребляемых при кормлении птенцов, был использован непараметрический критерий для парного сравнения зависимых выборок Wilcoxon signed-rank test. В этом случае также в анализ включали медиану каждой серии токов и кормовых сигналов (по 10 серий). В серии кормления включали только те звуки, во время которых человек отсутствовал в вольере (граница четко видна по моменту открытия и закрытия двери вольера).

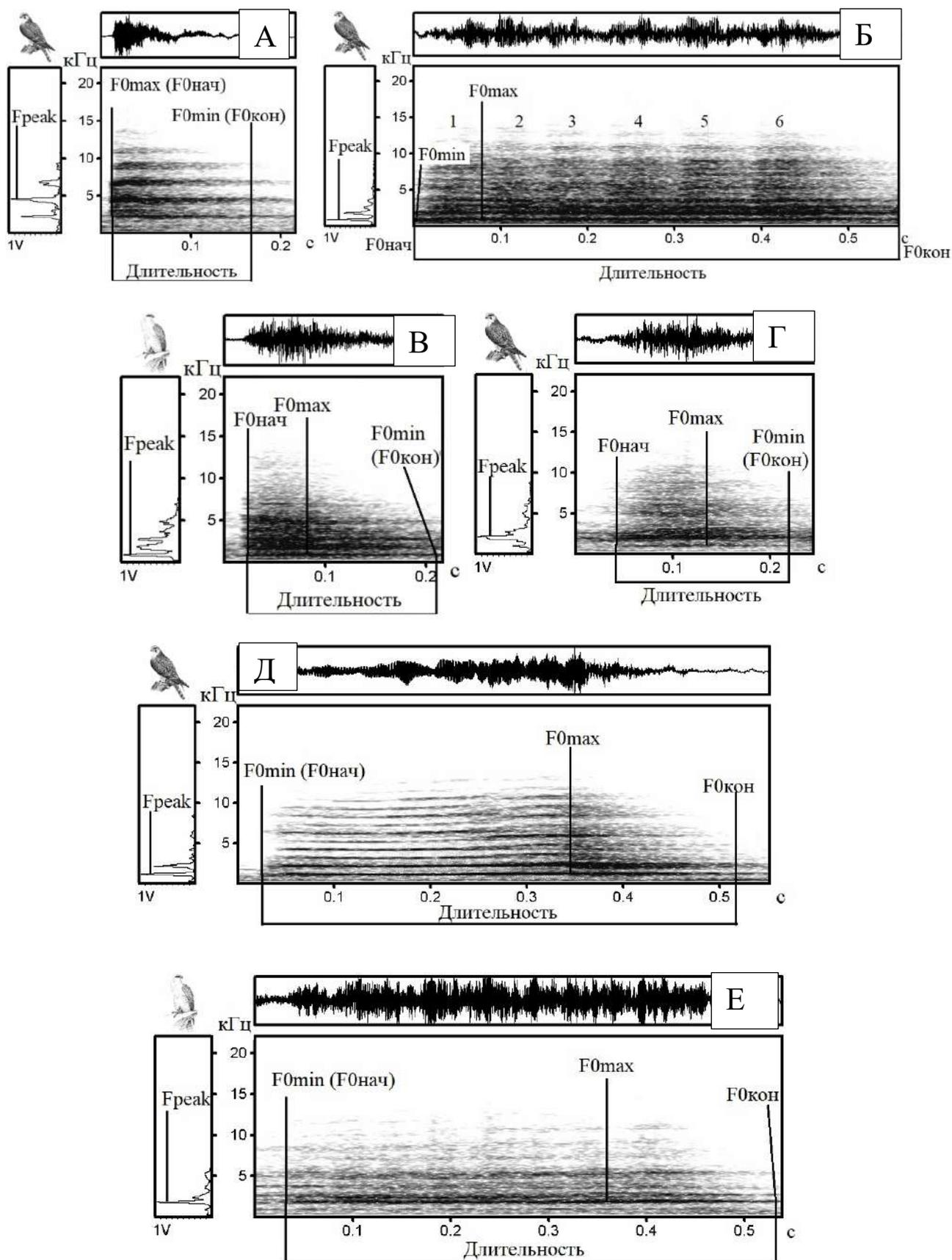


Рис. 8. Измеряемые параметры звуков у балобана и кречета: А одиночный "чап" самца, Б трель самки, В одиночный "чап" самки, Г окрикивание, Д собственно вопль, Е "опасность сверху".

- **Сапсаны.** Для характеристики вокального репертуара взрослых птиц звуки записывали у одной пары сапсанов, содержащейся в вольере. У данной пары запись вели при помощи Song Meter SM4 по 30 минут в течение 7 суток во время осеннего токования в сентябре 2019 года (пара была составлена недавно и весной не токовала). Всего было записано и проанализировано 84 часа записи. Токовые сигналы также записывали отдельно у двух импринтированных на человека особей (1 самца и 1 самки) при помощи магнитофона Marantz PMD-660 и репортерского микрофона Audio-Technica ATR 6550 (ATR 55). Микрофон находился на расстоянии не более 40 см от вокализирующей птицы. Импринтные особи токуют активно, поэтому каждая запись длилась не больше 5 мин.

Акустический анализ проводили аналогично, как для балобанов и кречетов, в звуках измеряли те же параметры (рис. 9). Токовый сигнал сапсана (рис. 9 А) состоит из двух звуков, которые мы будем называть "слогами". Во втором слоге присутствует частотный скачок (во все сигналах у всех записанных птиц). При характеристике основной частоты и для упрощения представления данных мы не делили второй слог на две части, измеряя как единую основную частоту. Т.к. токовый сигнал состоит из двух слогов, при его описании везде приводятся частотно-временные характеристики первого и второго слога отдельно.

Всего у сапсана было проанализировано 70 токовых сигналов (от 3 особей), 67 недовольных (2 особи), 13 окрикивающих и 12 сигналов "опасность сверху" (от одной особи).

Статистический анализ данных был проведен в программе Statistica 8.0. Для характеристики всех типов сигналов применяли методы описательной статистики, все данные представлены как среднее $\pm$ SD. Дальнейший статистический анализ звуков у сапсанов не проводили из-за маленькой выборки.

### **1.2.2. Ястребообразные**

**Ястребы-тетеревятники** (*Accipiter gentilis*, подвид *albidus*) содержатся в вольерах двух типов. Размножающиеся птицы содержатся парами в смежных вольерах. Они устроены таким образом, что птицы могут видеть друг друга в течение всего года через решетку, разделяющую индивидуальные вольеры. Гнездо располагается в вольере самца. С началом активного токования (март–апрель) решетку открывают, объединяя вольеры. В конце сезона размножения (или после взятия яиц или птенцов), разделительную решетку закрывают. Остальные особи содержатся в индивидуальных вольерах, где нет гнезд.

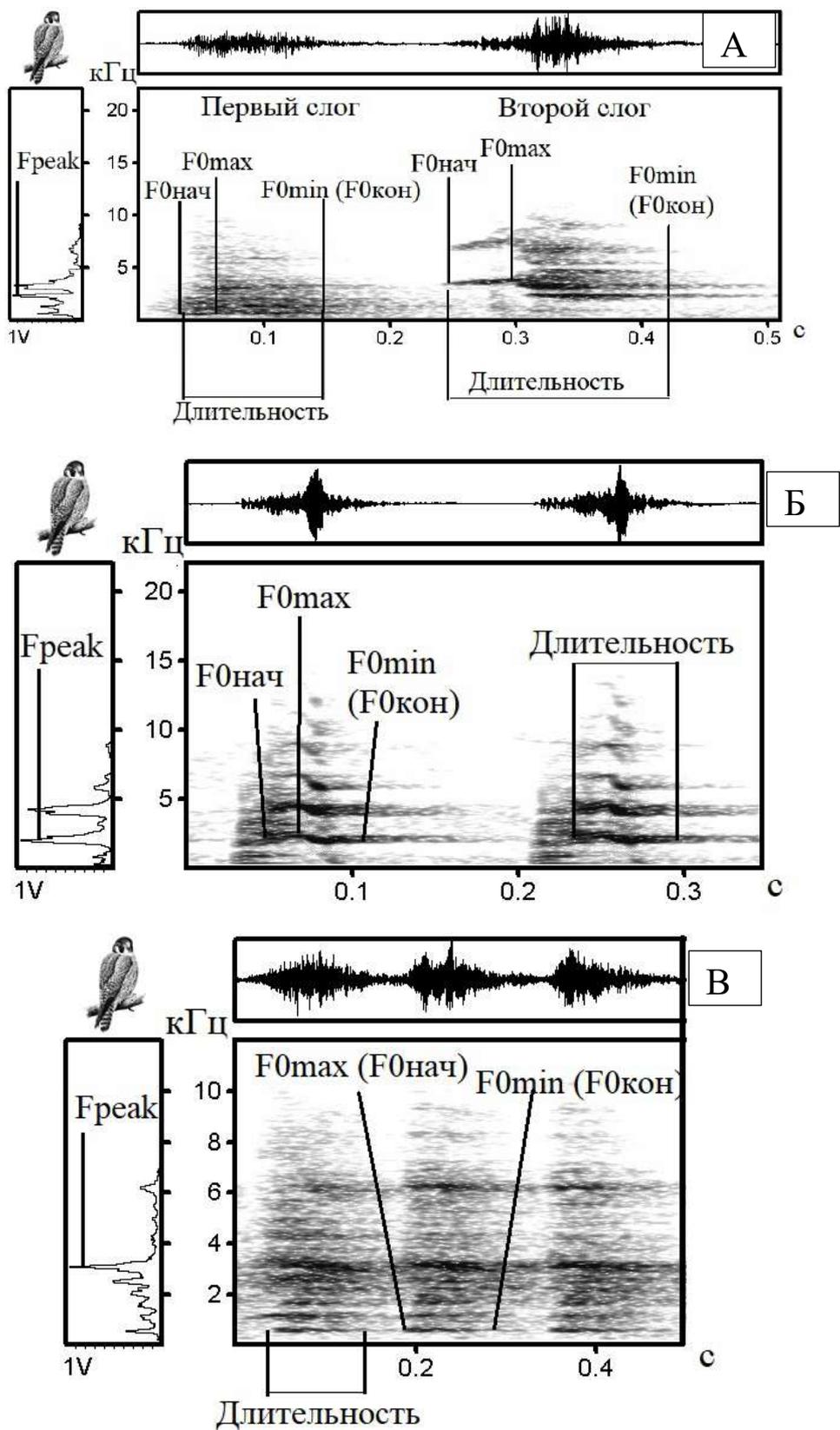


Рис. 9. Измеряемые параметры в сигналах сапсана на примере трех сигналов: А токовый сигнал, Б недовольный ("кьяк-кьяк"), В "опасность сверху".

Для описания репертуара взрослых ястребов-тетеревятников и оценки активности вокализации использовали автоматический рекордер Song Meter SM4 (сонгметр). Записи проводили в сезон размножения (апрель–май 2021 года) и предполагаемый период осеннего токования (вторая половина сентября и начало октября 2019 года). Запись велась круглые сутки, по 30 минут каждый час.

В период осеннего токования птиц записывали индивидуально (6 самцов и 6 самок). Сонгметр вешали на вольер каждой птицы со стороны коридора на 1 сутки в сентябре и на 3 суток в октябре. В сезон размножения, когда вольеры самца и самки объединены, индивидуальная запись невозможна, т.к. птицы перемещаются между вольерами. Поэтому сонгметр вешали в месте разделения вольеров самца и самки, чтобы записывать обоих. Запись вели 5 суток для каждой пары (всего 3 пары). Остальные 3 пары в этот год в размножении не участвовали.

Также в течение 3 суток записывали взрослую самку, воспитывающего одно птенца (возраст 22–25 дней). Запись также вели по 30 минут каждый час.

Всего было записано и проанализировано 792 часов записи.

Анализ активности вокализации. Первичная обработка и описание активности вокализации проводили в программе Kaleidoscope. Для каждого типа сигнала подсчитывали количество звуков каждый час (количество сигналов в течение 30 минут\*2). Для "воплей" и "кек" подсчитывали каждый звук. У окрикивания и спаривания (серия звуков) в анализе активности учитывали серию как 1 звук такого типа. Для каждой серии звуков отдельно подсчитывали количество элементов.

Акустический анализ. Спектрографический анализ звуков (рис. 10) проводили в программе Avisoft-SASLab Pro, v. 5.2.09 аналогично звукам соколов.

От каждой птицы измеряли 50 сигналов токовых сигналов "кек", 10 серий окрикивания, 10 серий спариваний (от пары) и 50 воплей у самок (при наличии). В случае сигналов окрикивания измеряли каждый звук в серии. Для звуков спаривания измеряли по 5 сигналов самца и самки в каждой серии (при наличии), а также общую длительность серии. Свистов было измерено всего 27 – это редкие высокочастотные сигналы, которые ястребы-тетеревятники издают при сильном дискомфорте (например, самец при агрессивном поведении самки по отношению к нему).

Всего было измерено 1826 сигнала (300 "кек", 974 сигналов окрикивания, 275 сигналов спаривания, 250 воплей и 27 свистов).

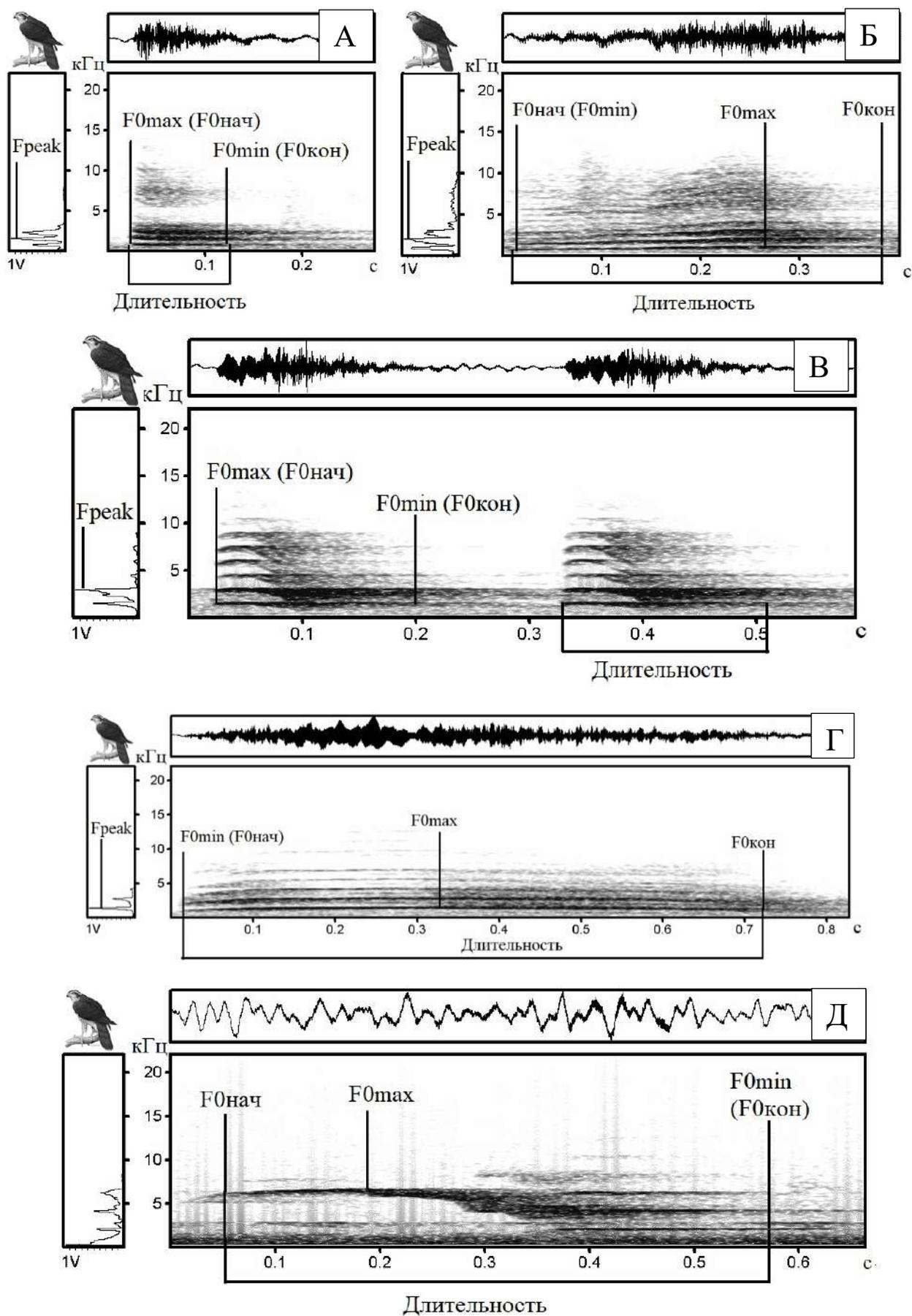


Рис. 10. Измеряемые параметры звуков ястреба-тетеревятника: А "кек", Б сигнал во время спаривания, В окрикивание, Г вопль самки, Д свист.

Статистический анализ. Статистический анализ данных был проведен в программе Statistica 8.0. Для характеристики всех типов сигналов применяли методы описательной статистики. Данные представлены как среднее±SD. Для сравнения частотно-временных характеристик сигналов у самцов и самок использовали непараметрический критерий парного сравнения U-критерий Манна–Уитни (Mann–Whitney U-test).

Для контактного сигнала "кек" и воплей в анализ включали все звуки, т.к. измеряли одинаковое количество у каждой особи. В сигналах окрикивания и спаривания в анализ включали медиану от каждой серии (10 значений для каждой особи).

Для сравнения частотно-временных характеристик сигналов одного типа между птицами одного пола использовали непараметрический критерий для множественного сравнения Крускал-Уоллиса (Kruskal-Wallis ANOVA). Для сравнения количества звуков в сигналах окрикивания весной и осенью (сезон и не сезон размножения), а также первого и остальных сигналов в каждой серии окрикивания использовали непараметрический критерий для парного сравнения зависимых выборок Wilcoxon signed-rank test. При сравнении активности вокализации в сезон размножения и два осенних периода в анализ включали только три пары, которые участвовали в размножении.

Статистически значимыми считали различия при  $p < 0.05$ .

## **1.2. Птенцы**

Ход вокального онтогенеза был прослежен 41 птенца балобана (19 самок, 19 самцов, пол 3 птенцов неизвестен) и 33 птенцов ястреба-тетеревятника (13 самок, 12 самцов, пол 8 птенцов неизвестен) с момента вылупления до 30 и 50 дня соответственно. Также развитие сигналов прослеживали для пяти птенцов сапсана (1 самка и 4 самца) с вылупления до 60-ого дня жизни.

Обычно до вылупления первого птенца кладку забирали у пары и помещали в инкубатор. Яйца инкубировали при температуре 37,5 °С, после проклева яйца переносили в температуру 37,0 °С. Сутки после вылупления птенцов оставляли при температуре 37,0 °С. Каждый птенец получал индивидуальную метку цветом на голове, спине или крыльях. До 5–6 дня птенцы находятся в брудере и получают корм от человека 3–4 раза в день.

Затем до 13–14 дней их помещают к самке-кормилке: взрослой самке соответствующего вида, импринтированной на человека (она воспринимает человека как полового партнера), которая имеет опыт и желание кормить птенцов. У такой самки или забирали кладку и меняли ее на птенцов, или меняли более младших птенцов на более старших. При кормлении птенцов самки осуществляют посев своей флоры в желудочно-кишечный тракт птенцов, что способствует более эффективной конверсии корма и улучшает здоровье птенцов. Так как импринтные самки не боятся человека, в этот период можно не только наблюдать за процессом

кормления, но и манипулировать с птенцами. В возрасте 14 дней птенец получает индивидуальное несъемное кольцо.

Птенцы ястреба-тетеревятника выращиваются социальными импринтами – взаимодействуют как с человеком, так и с особями своего вида. После возвращения от самки-кормилки птенцов помещают в группы по 3–4 (примерно одинакового возраста). С этого момента их снова кормит человек, 2–3 раза в день.

Птенцов балобана после 13–15 дневного возраста переводят к парам взрослых птиц (балобанов). Пара кормит и защищает птенцов, с этого момента запись звуков невозможна. Для осуществления данного исследования у самки-кормилки дважды оставляли птенцов до 30 дня.

Птенцов сапсана после вылупления выкармливал только человек, птенцы выращивались социальными импринтами (видели своих сибсов, но сидели по одному в "гнездах").

Запись сигналов птенцов проводили в утренние часы (обычно между 9:00 и 11:00) до того, как птенцы получали корм. Длительность одной записи была в среднем 1–2 мин при активной вокализации птенца. Сигналы записывали индивидуально, птенца для этого изолировали от группы (что не представляло сложности, т.к. у птенцов нет страха перед человеком). Запись сигналов проводили на магнитофон Marantz PMD-660 при помощи репортерского микрофона Audio-Technica ATR 6550 (ATR 55). Микрофон находился на расстоянии не более 40 см от птенца. Звуки от одного птенца (самец, возраст 22–25 дней) были записаны при помощи сонметра (см. I.2.1. Ястребообразные).

Акустический анализ. Спектрографический анализ звуков проводили в программе Avisoft-SASLab Pro, v. 5.2.09 аналогично взрослым птицам. Использовали те же параметры, что и для вокализации взрослых птиц (рис. 11, рис. 12).

От каждого птенца в анализ включали 20 сигналов выпрашивания пищи из каждой записи, которые выбирали случайным образом. Если в записи было меньше 20 сигналов, обрабатывали все. Всего было измерено 1078 сигналов выпрашивания пищи у балобана, 1293 у ястреба-тетеревятника и 320 сигналов у сапсана. Сигналы дискомфорта обрабатывали все. Всего было измерено 84 сигнала дискомфорта у балобана (от 9 птенцов) и 232 сигнала дискомфорта у ястреба-тетеревятника (11 птенцов). У сапсана сигналы дискомфорта птенцов записаны не были. У птенца ястреба-тетеревятника, которого выращивала самка ястреба-тетеревятника с возраста 7 дней, было записано 2 серии окрикивания ("кекеке"), всего 13 сигналов.

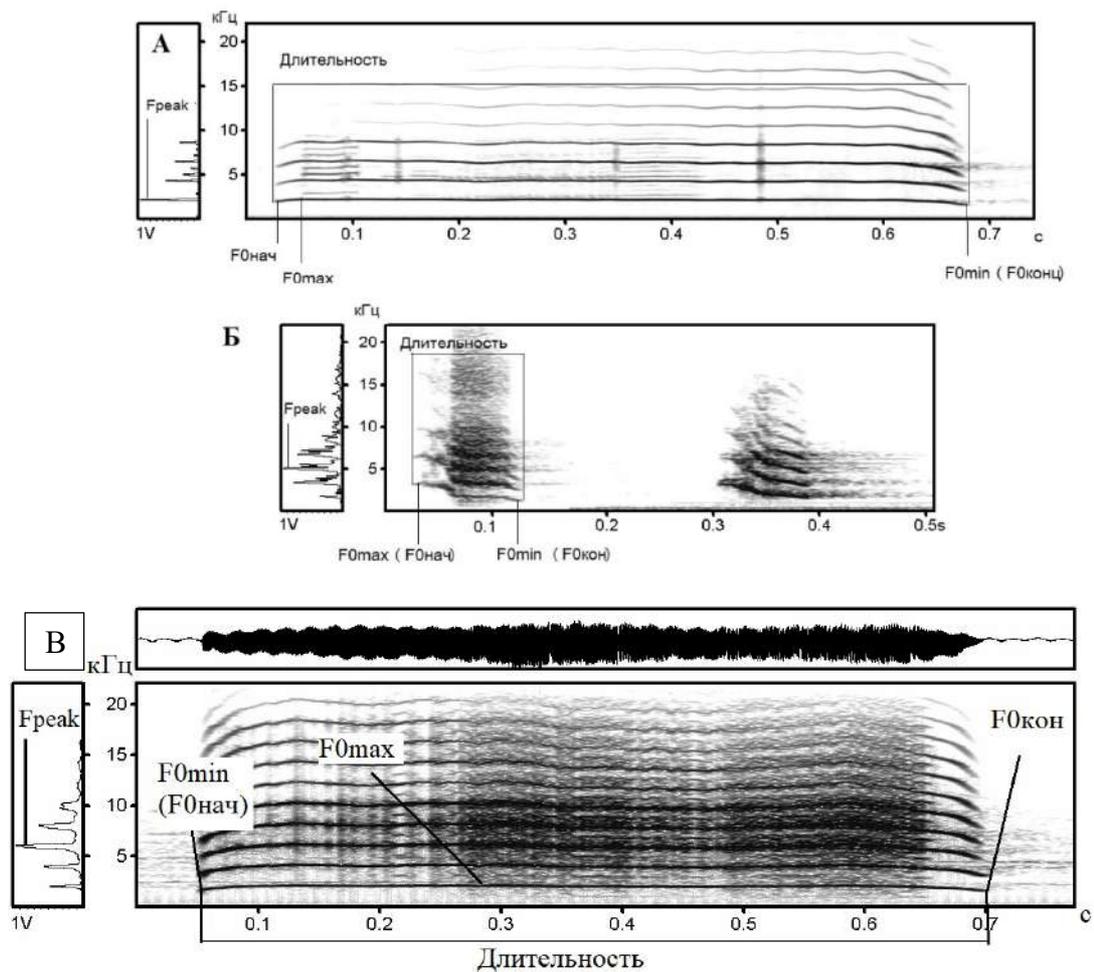


Рис. 11. Измеряемые параметры звуков у птенцов соколов: А выпрашивание пищи балобана, Б сигнал дискомфорта балобана, В выпрашивание пищи у сапсана.

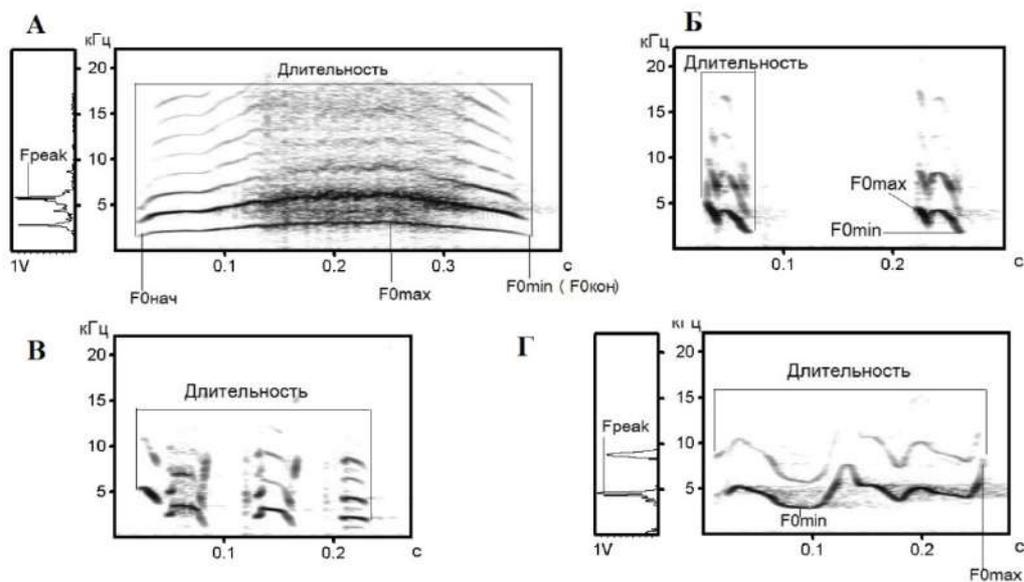


Рис. 12. Измеряемые параметры звуков у птенцов ястреба-тетеревятника: А выпрашивание пищи, Б и В сигнал дискомфорта "твит", Г сигнал дискомфорта "трель".

В сигналах выпрашивания пищи всех трех видов для каждого измеренного звука учитывали наличие или отсутствие нелинейных феноменов (Володин и др., 2005; рис. 13): детерминированного хаоса, субгармоник, сайдебанд (или боковых частот). Для каждого возрастного периода считали процент присутствия нелинейных феноменов (количество звуков с нелинейным феноменом/общее количество звуков в периоде\*100%).

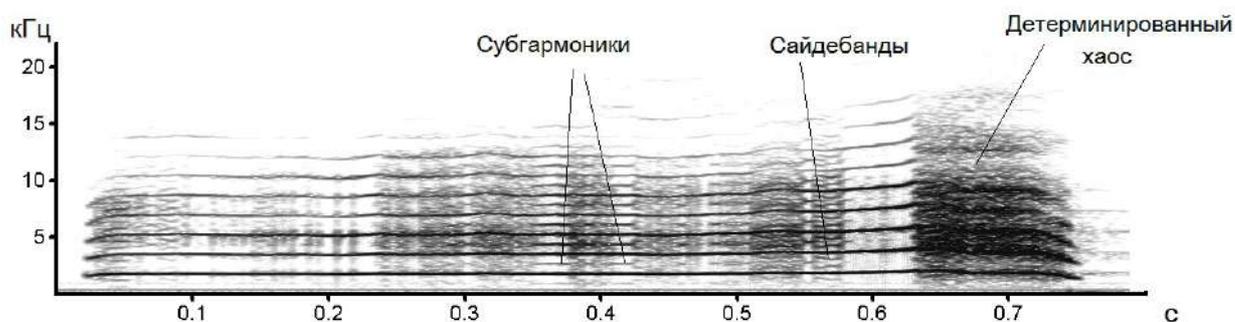


Рис. 13. Нелинейные феномены в сигнале выпрашивания пищи (для примера взят сигнал балобана).

Статистический анализ. Для удобства представления данных, мы разделили период наблюдений за птенцами (30 и 50 дней) на возрастные периоды, где 1 период равен 10 дням. Таким образом, мы получили 3 возрастных периода для балобана и 5 возрастных периодов для ястреба-тетеревятника (0–9 дней, 10–19 дней, 20–29 дней, 30–39 дней и 40–49 дней). Был выбран период именно 10 дней с тем расчетом, чтобы в каждый возрастной период попало минимум 5 птенцов. Птенцы ни внутри периода, ни между ними не повторяются. Подобное разделение дало возможность использовать непараметрический критерий Крускал-Уоллиса (Kruskal-Wallis ANOVA) для сравнения значений минимальной ( $F0_{min}$ ), максимальной ( $F0_{max}$ ) и длительности сигналов выпрашивания пищи между возрастными периодами.

Для птенцов сапсана также весь период наблюдений разделили на отрезки по 10 дней (0–9 дней, 10–19 дней, 20–29 дней, 30–39 дней и 40–49 дней и 60 дней). В каждой группе было 2–4 птенца, в последней – один. Статистический анализ не проводили ввиду маленькой выборки.

Для сравнения параметров сигналов выпрашивания пищи у самок и самцов использовали непараметрический критерий парного сравнения U-критерий Манна–Уитни.

Статистически значимыми считали различия при  $p < 0.05$ .

## II. Гормональный статус

Размножающиеся птицы. Мы собирали образцы крови у 12 взрослых ястребов-тетеревятников (6 самцов и 6 самок) с ноября 2017 года по октябрь 2018 года. Все пары, у которых брали кровь, успешно размножались.

Пробы крови брали 8 раз в год (не позднее 12 числа месяца). В связи с особенностями работы питомника, кровь не брали в феврале и июле. В мае кровь брали не у размножающихся пар (чтобы не стрессировать самку, инкубирующую яйца), а у ястребов-тетеревятников, содержащихся поодиночке и не участвующих в размножении, но демонстрировавших элементы полового поведения.

Для взятия крови птиц отлавливали, надевали клобучок и удерживали в руках во время всей процедуры взятия крови (до полной остановки течения крови). От момента входа в вольер до взятия крови проходило не более 3 мин (Рис. 14).



Рис. 14. Процедура взятия крови у самца ястреба-тетеревятника.

Для того, чтобы процедура взятия крови не сказалась на благополучии птиц, кровь брали только один раз в месяц. Если не удавалось взять из вены одного крыла, брали из второго. Если не удавалось из обоих крыльев, в этот месяц повторного взятия крови не проводили.

Кровь брали из плечевой вены (*vena brachialis*). Сразу после взятия образцы центрифугировали в течение 15 минут и отбирали сыворотку, которую затем замораживали. Уровень тестостерона и кортикостерона определяли иммуноферментным анализом при помощи стандартных наборов производства DRG (Германия).

Неразмножающиеся птицы. Образцы крови собирали у 12 птиц (6 самцов и 6 самок), содержащихся поодиночке с ноября 2018 года по декабрь 2019 года (кроме февраля и июля) не

позднее 12 числа каждого месяца. Все птицы были старше двухлетнего возраста и демонстрировали элементы полового поведения (распушение подхвостовых перьев, использование контактных токовых сигналов и брачный полет).

Отлов, взятие и анализ образцов проводили аналогично сбору материала по размножающимся птицам.

Эксперимент по воздействию стресса. Эксперимент проводили в марте 2019 года. Экспериментальные группы составляли по 11 птиц (6 самцов и 5 самок). У птиц контрольной группы брали кровь сразу после отлова, птиц экспериментальной группы удерживали в руках без клубочков в течение 15 минут и затем брали кровь. Анализ образцов проводили аналогично сбору материала по размножающимся птицам.

Статистический анализ. Результаты обрабатывали в программе STATISTICA 8.0. Использовали метод попарного сравнения (Wilcoxon signed-rank test для всех месяцев, кроме мая и Mann–Whitney U test для сравнения мая с остальными месяцами) отдельно для тестостерона и кортикостерона и для самцов и самок, а также для сравнения концентраций гормонов у размножающихся и неразмножающихся птиц. Mann–Whitney U test использовали для сравнения контрольной и экспериментальной группы, а также для сравнения самцов и самок внутри каждой группы.

## ГЛАВА 3. ВОКАЛИЗАЦИЯ ВЗРОСЛЫХ ПТИЦ

### I. Балобан и кречет

#### I.1. Вокальный репертуар

Репертуар балобана и кречета крайне схож и состоит из одинакового набора сигналов, поэтому описание репертуара будет дано для этих видов совместно, а отличия описаны ниже.

В репертуаре взрослых птиц можно выделить несколько типов сигналов (рис.16–18): токовые, вопли (протяжные и собственно вопли), окрикивание ("опасность сверху" и собственно окрикивание) и конфликтные сигналы. Частотно-временные характеристики сигналов репертуара представлены в таблице 3. Все сигналы обычно употребляются сериями, отдельные звуки довольно часто зашумлены, вплоть до скрытия структуры.

**Токовые сигналы** используются птицами в разных контекстах: при взаимодействии на гнездовой полке, на общей присаде, а также обязательно до, во время и после ритуала передачи корма. По-видимому, это единственный сигнал в репертуаре, демонстрирующий исключительно "дружественные" намерения птицы.

Токовый сигнал самца состоит из одиночных, часто повторяемых сигналов "чапов", в типичном случае с основной частотой на уровне 1.7–2.1 кГц (рис. 16 А, Б). Реже используются сигналы с основной частотой до 1.0 кГц (рис. 15) или выше 2.5 кГц.

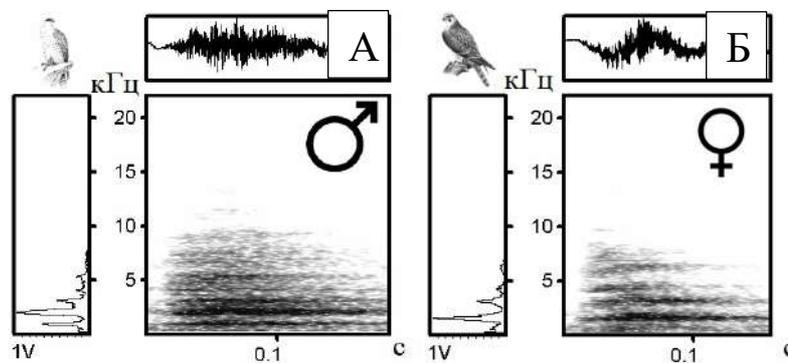


Рис.15. Нетипичные токовые сигналы: А низкий сигнал самца на примере кречета; Б высокий сигнал самки на примере балобана.

Токовый сигнал самок может быть представлен как одиночным сигналом, сходным по структуре с самцовым, так и трелью (звучащей как "кrrr..."). В типичном случае основная частота не превышает 1.1 кГц, а звуки равномерно зашумлены. Однако встречаются и более высокие звуки с основной частотой не более 1.8 кГц. Количество одиночных сигналов и трелей не отличается у самок как внутри вида, так и между самками балобана и кречета ( $p=0.754$ , Mann–Whitney U test) и используются в токованиях в равной степени (рис. 19).

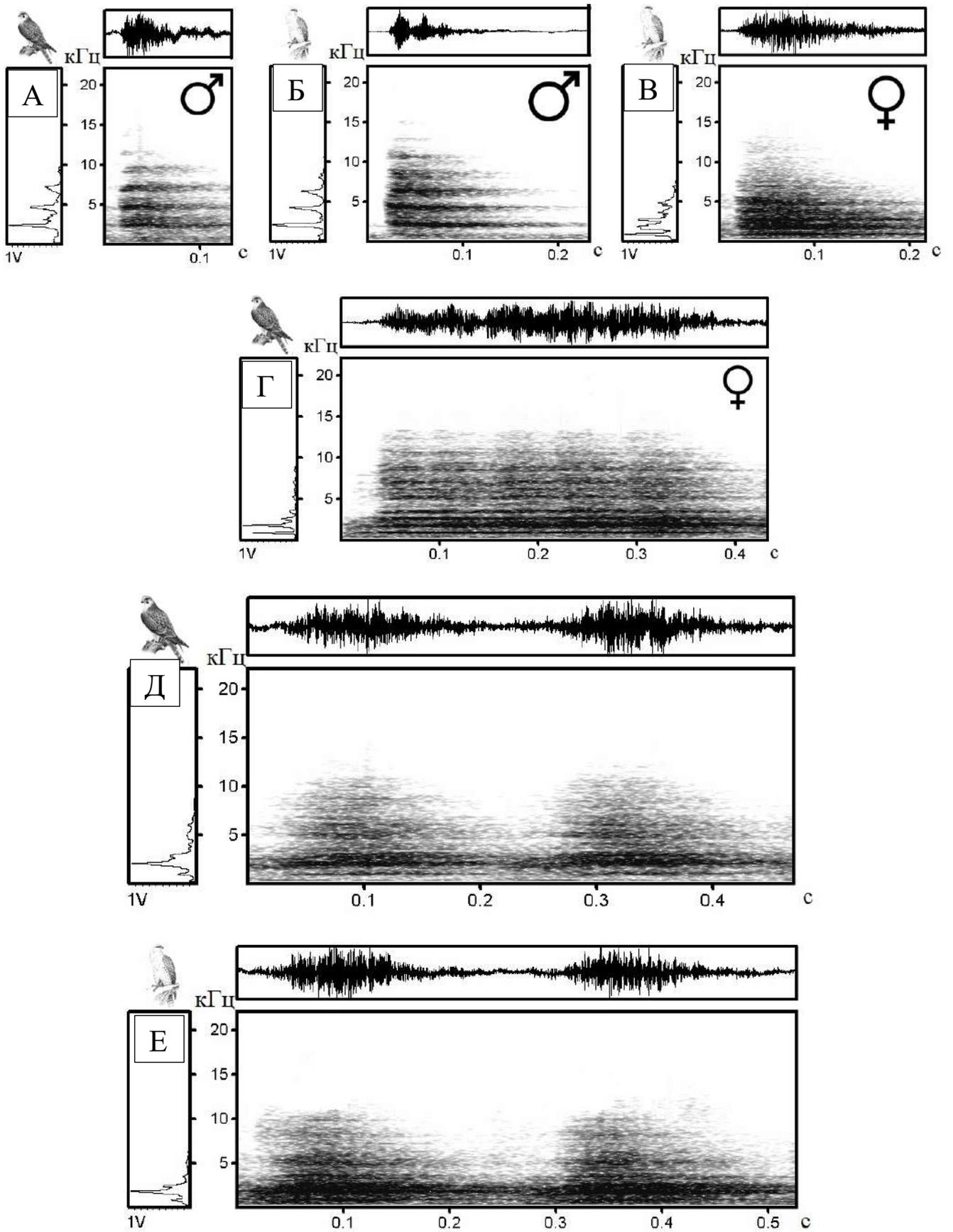


Рис. 16. Репертуар балобана и кречета, часть 1.  
 Токковые звуки самца А балобан, Б кречет, В одиночный звук самки на примере кречета, Г трель ("крррр") самки балобана, окрикивание Д балобан, Е кречет.

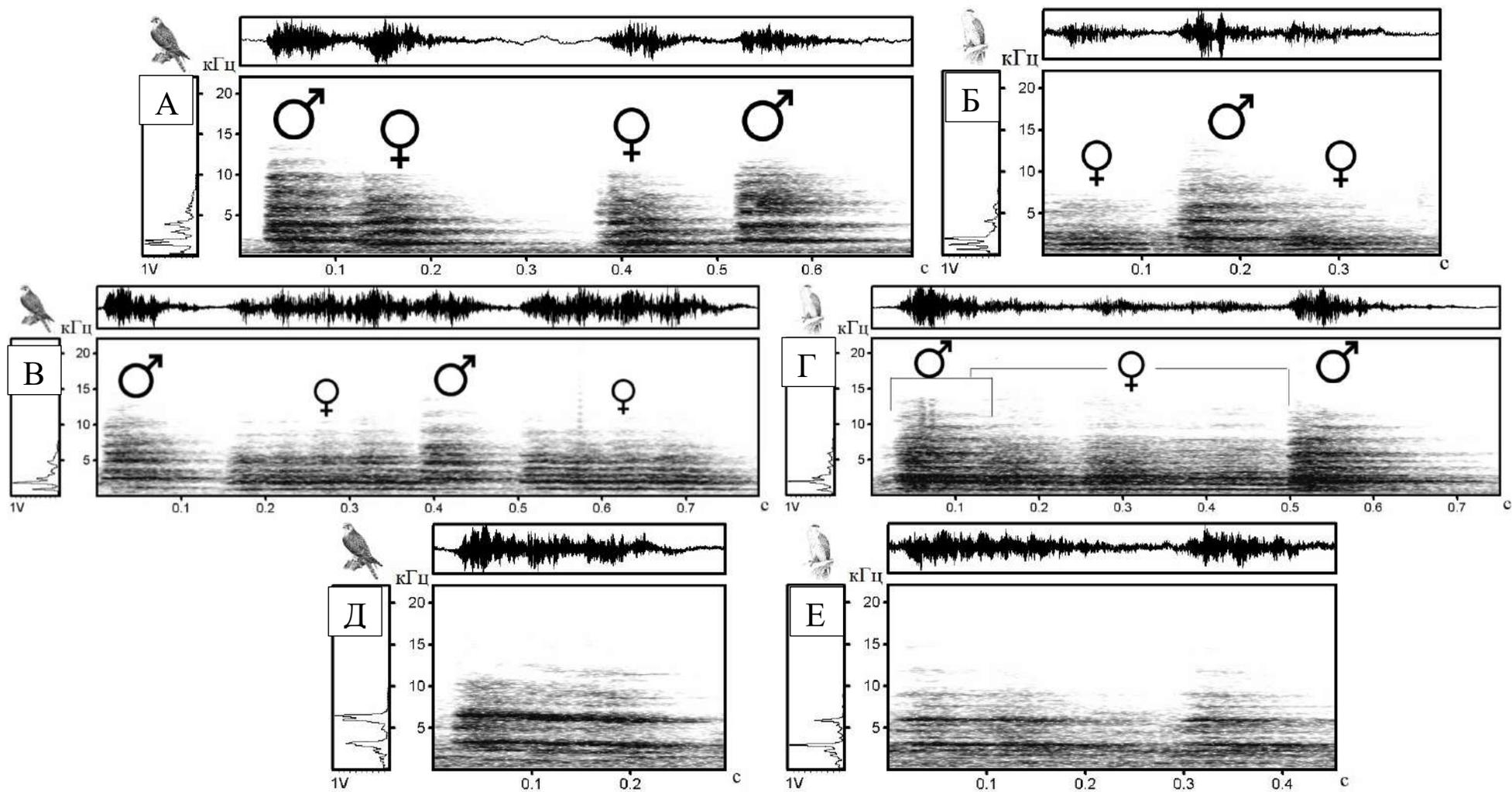


Рис. 17. Репертуар балобана и кречета часть 2. Токование с одиночными сигналами самки А балобаны, Б кречеты, токование с трелью самки В балобан, Г кречет, сигнал "опасность сверху" Д балобан Е кречет.

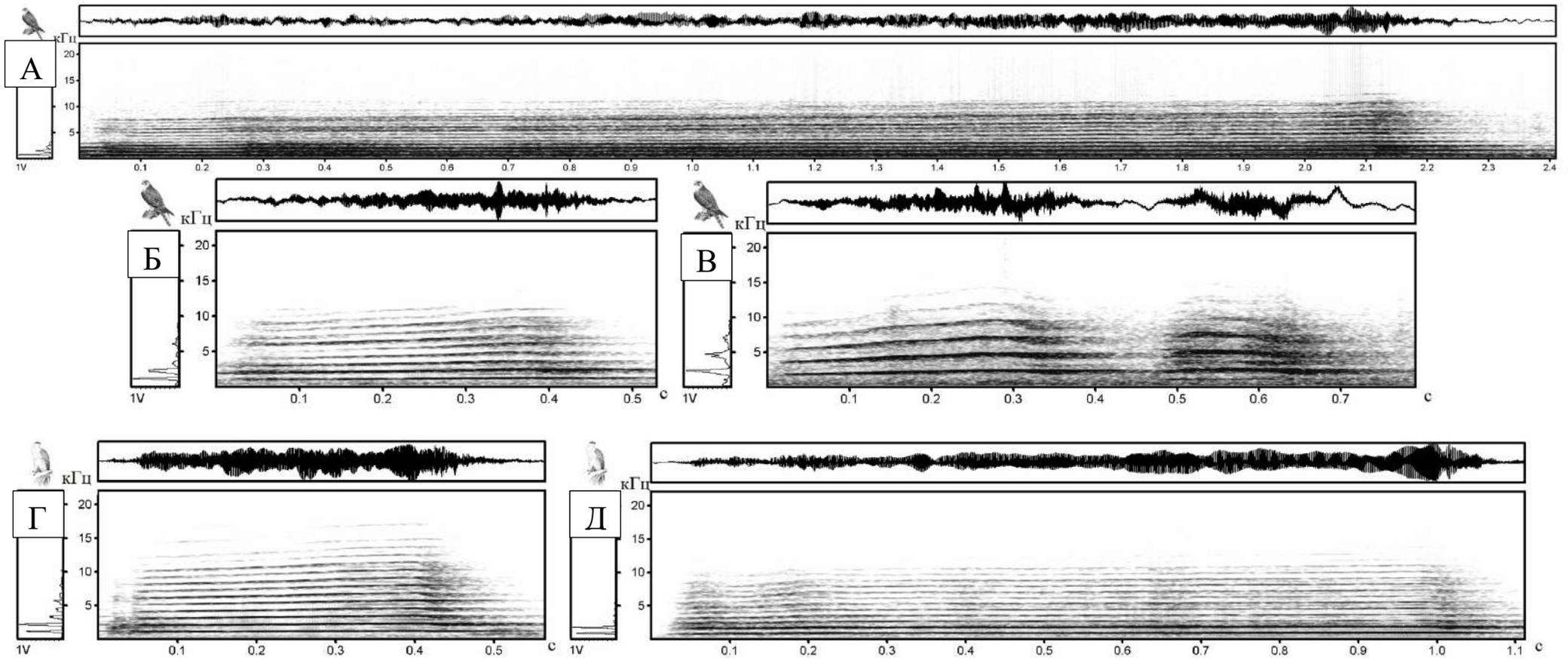


Рис. 18. Репертуар балобана и кречета часть 3. А протяжный вопль балобана, Б собственно вопль балобана, В конфликтные сигналы балобана, Г собственно вопль кречета, Д протяжный вопль кречета.

Таблица 3. Частотно-временные характеристики сигналов репертуара балобанов и кречетов. Данные представлены как среднее±SD.

Тип сигнала / Параметр	F0 max, кГц	F0min, кГц	Доминантная частота, кГц	Длительность, с	Глубина частотной модуляции, кГц
<b>Балобаны</b>					
Ток самцы	1.79±0.551	1.74±0.540	2.26±0.727	0.097±0.030	0.10±0.089
Ток самки	1.01±0.288	0.97±0.283	1.79±0.425	0.185±0.134	0.08±0.100
Протяжные вопли	0.95±0.354	0.91±0.113	1.23±0.508	1.068±0.484	0.14±0.300
Собственно вопли	1.06±0.227	1.01±0.121	1.7 0±0.606	0.398±0.112	0.09±0.200
Окрикивание	0.97±0.156	0.91±0.159	1.99±0.311	0.186±0.082	0.09±0.111
Опасность сверху	2.01±0.783	2.00±0.758	2.56±1.183	0.360±0.139	0.15±0.157
Конфликтные	1.49±0.638	1.35±0.574	1.76±0.661	0.313±0.217	0.16±0.237
<b>Кречеты</b>					
Ток самцы	1.95±0.366	1.87±0.352	2.05±0.312	0.105±0.026	0.12±0.110
Ток самки	0.97±0,316	0.95±0.315	1.53±0.437	0.218±0.134	0.08±0.074
Протяжные вопли	0.95±0.175	0.93±0.17	1,29±0.470	1.05±0.373	0.09±0.085
Собственно вопли	1.06±0.096	1.04±0.104	1.62±0.524	0.367±0.096	0.08±0.073
Окрикивание	0.97±0.243	0.95±0.250	1.99±0.240	0.152±0.035	0.080±0.075
Опасность сверху	2.34±0.466	2.25±0.471	2.41±0.501	0.301±0.101	0.185±0.171
Конфликтные	1.01±0.526	0.86±0.352	1.09±0.584	0.297±0.081	0.209±0.393

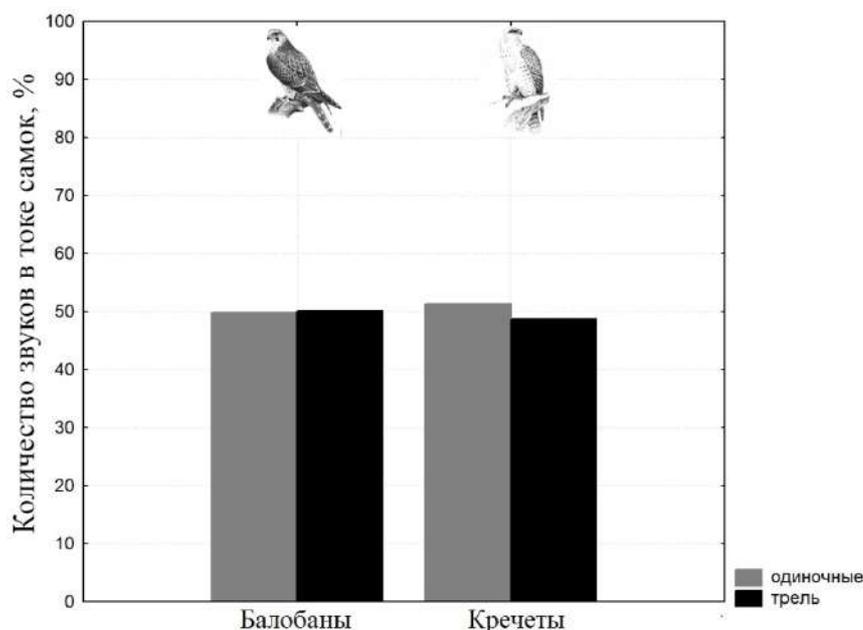


Рис. 19. Процент использования одиночных сигналов и трелей в токовании у самок балобана и кречета ( $p > 0.05$ , Mann–Whitney U test).

Обычно токование начинает самец. В типичном случае самец слетает на кормовой столик, берет корм и начинает токовать, перелетая на присаду или гнездовую полку, призывая самку последовать за ним. При готовности самки к размножению, она отвечает самцу и перелетает к нему, забирая корм. После ритуала передачи оба партнера еще несколько секунд продолжают вокализировать. У обоих видов токование чаще инициирует самец, ему же принадлежит больший процент звуков в токовании (рис. 20). Последний звук в серии токования в равной степени может принадлежать как самке, так и самцу.

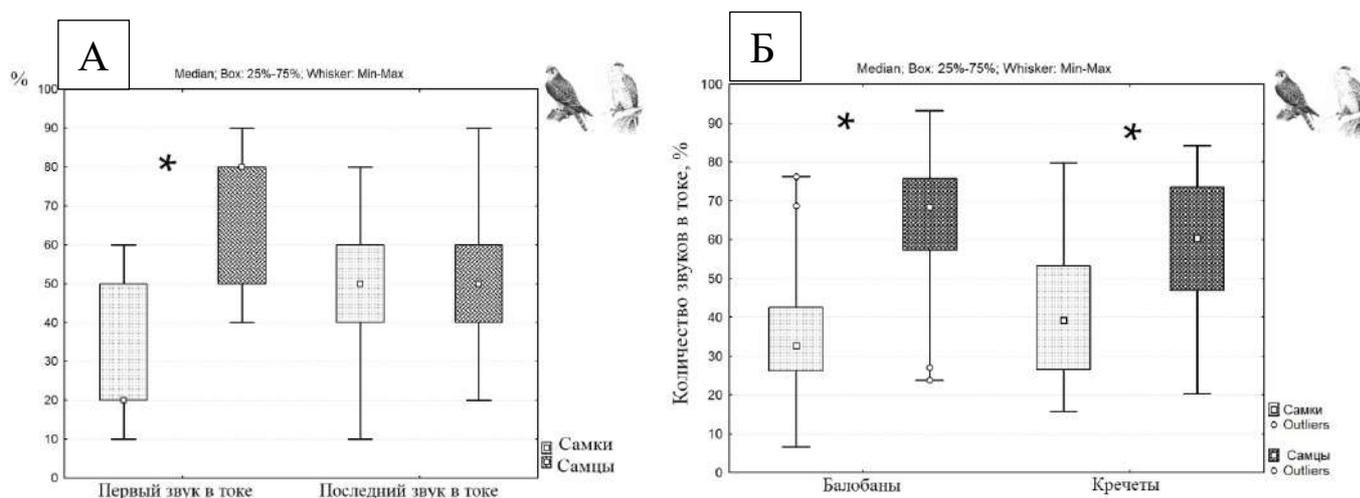


Рис. 20. Процент участия самцов и самок в токовании. А первый и последний звук в токовании Б процент сигналов самки и самца в токовании.

\* $p < 0.05$  (Mann–Whitney U test).

Самки и самцы каждого вида здесь приведены вместе, т.к. между ними нет статистически значимых различий.

Самка начинает токование, по-видимому, в случае, когда самец не замотивирован в ухаживаниях (или не голоден) и не инициирует ритуал передачи корма самостоятельно. Также самка иногда токует при виде сотрудника питомника с кормом. В большинстве случаев, однако, в ответ на токовые звуки самки самец также включается в токование.

Соло-токования самок (без участия самца) было записано всего 19 серий (от 6 из 10 самок обоих видов). При этом у самок в наиболее сложившихся парах, которые успешно выводили птенцов больше 3-х лет, соло-токования отсутствовали. Чаще всего токовали одиночно две самки, которые частично импринтированы на человека (но размножаются с самцом своего вида) во время визуального контакта (например, раздачи корма). У всех самцов были записаны серии одиночного токования вне зависимости от отношений в паре (40 серий от 10 самцов).

Различие сигналов самцов и самок, а также балобанов и кречетов будет описано ниже.

**Вопли** (рис. 18) являются наиболее полифункциональным сигналом. Нами было выделено два подтипа: протяжные вопли и собственно вопли. Несмотря на схожую структуру

(продолжительные тональные сигналы), они отличаются как по контексту использования, так и по длительности (рис. 18 А, Б), что было заметно даже при первичном анализе. В дальнейшем была подтверждена и частотная разница протяжных воплей и собственно воплей внутри вида у балобанов и кречетов (рис. 22). Протяжные вопли ниже по частоте, менее вариативны и доминантная частота обычно совпадает с основной частотой, а у собственно воплей она может располагаться на 1 или 2 гармонике. При этом у балобана и кречета вопли не отличаются, что, возможно, связано с недостатком выборки. Различий по глубине частотной модуляции у воплей нет как внутри, так и между видами.

Функции как протяжных, так и собственно воплей разнообразны. Это вторые по частоте использования сигналы (после токовых), в равной мере употребляемые самцами и самками. Основная их функция, по-видимому, это привлечение внимания партнера. Часто серия токования начинается с 2–3 протяжных воплей, также встречается смешение токовых звуков и вопля (рис. 21). Вторая функция – требовательная. Серией воплей самка требует от самца корм для себя или для птенцов. При этом в такую "требовательную серию" входят как протяжные, так и собственно вопли. Обычно серия начинается 2–3 протяжными, за которыми следуют 3–20 собственно воплей.

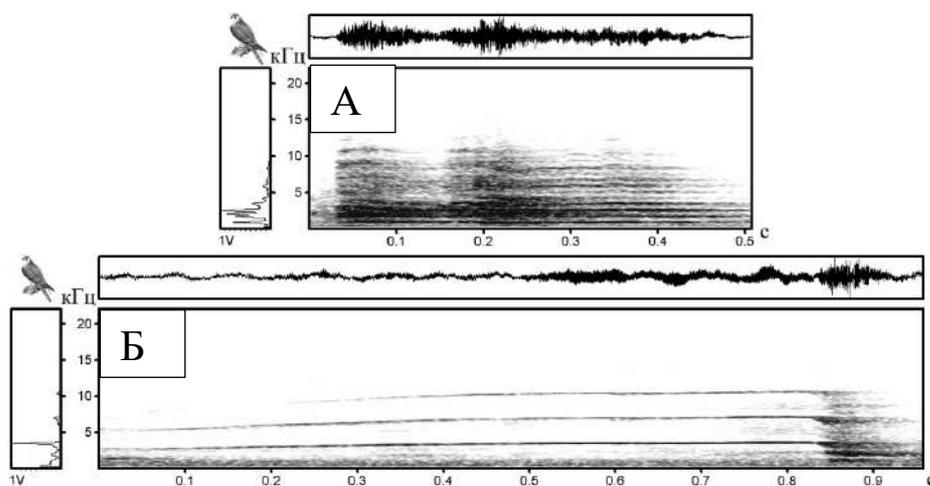


Рис. 21. Необычные вопли на примере балобана

А смешение токовых сигналов и вопля, Б протяжный вопль с частотным скачком.

Протяжные вопли также несут функцию дискомфорта или угрожающего сигнала. Обычно птицы используют его в темное время суток, если замечают необычное движение в вольере (часто это связано с появлением наземного хищника – крысы). Как дискомфортный сигнал по отношению к партнеру вопли напрямую не употребляются, только как "переходное звено", после чего звучит негативный сигнал или демонстрируется угрожающая поза.

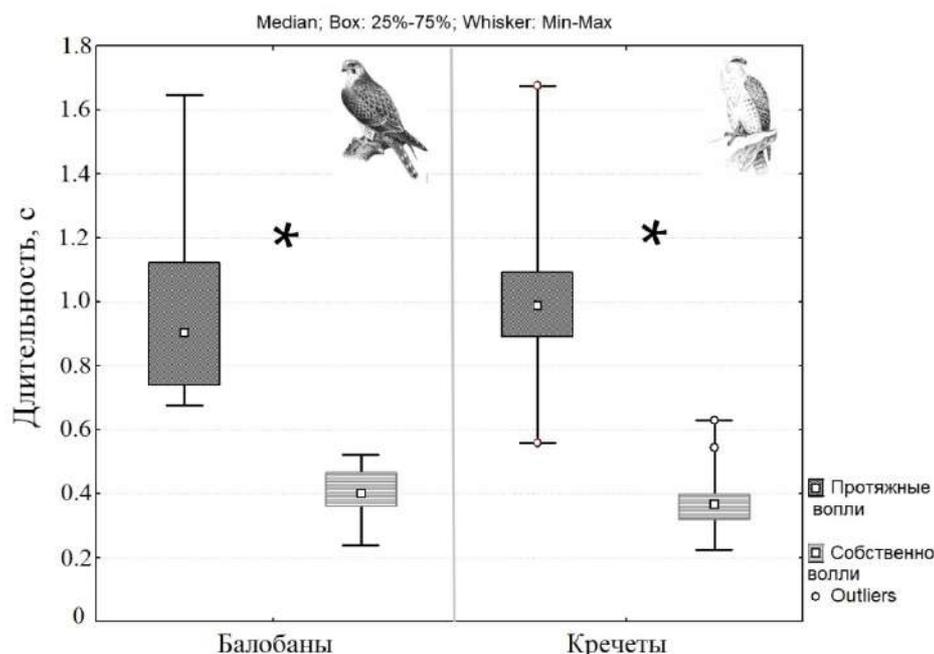


Рис. 22. Различие в длительности воплей у балобанов и кречетов.

(N=5 пар для балобанов и N=4 пары кречетов, звуки самцов и самок объединены,  $p < 0.05$ , Wilcoxon signed-rank test).

К сигналам **окрикивания** (рис. 16 Д, Е) мы относим отрывистые и шумные сигналы, звучащие как "кре-кре-кре". Обычно их использует самка, если ощущает угрозу для кладки или птенцов. Самцы, активно включенные в процесс насиживания яиц и кормление птенцов, также используют этот сигнал. Именно этот сигнал окрикивания является реакцией на присутствие человека в коридоре вольера или попытке проверить гнездо в сезон размножения. Также подобная реакция сопровождается появлением крупного хищника (например, собаки) в поле зрения птицы.

Сигналы окрикивания самые шумные в репертуаре как балобанов, так и кречетов. Часто их структура полностью замаскирована шумом. Отчетливо видно только основную частоту, находящуюся на уровне 1 кГц, и яркую первую гармонику, на которую приходится максимум энергии в звуке. Отличия в частотно-временных параметрах и глубине частотной модуляции в сигнале окрикивания балобанов и кречетов статистически не значимы. Возможно, это связано с маленькой выборкой (по 10 серий для каждого вида).

Еще один негативный сигнал, "**опасность сверху**", был выделен нами в отдельный тип из-за специфического контекста использования и структуры (рис. 17 Д, Е). Как и другие, он произносится серией. Это один из высокочастотных сигналов в репертуаре (основная частота обычно выше 2 кГц), средне зашумленный, но нередко с нелинейными феноменами (субгармониками и боковыми частотами).

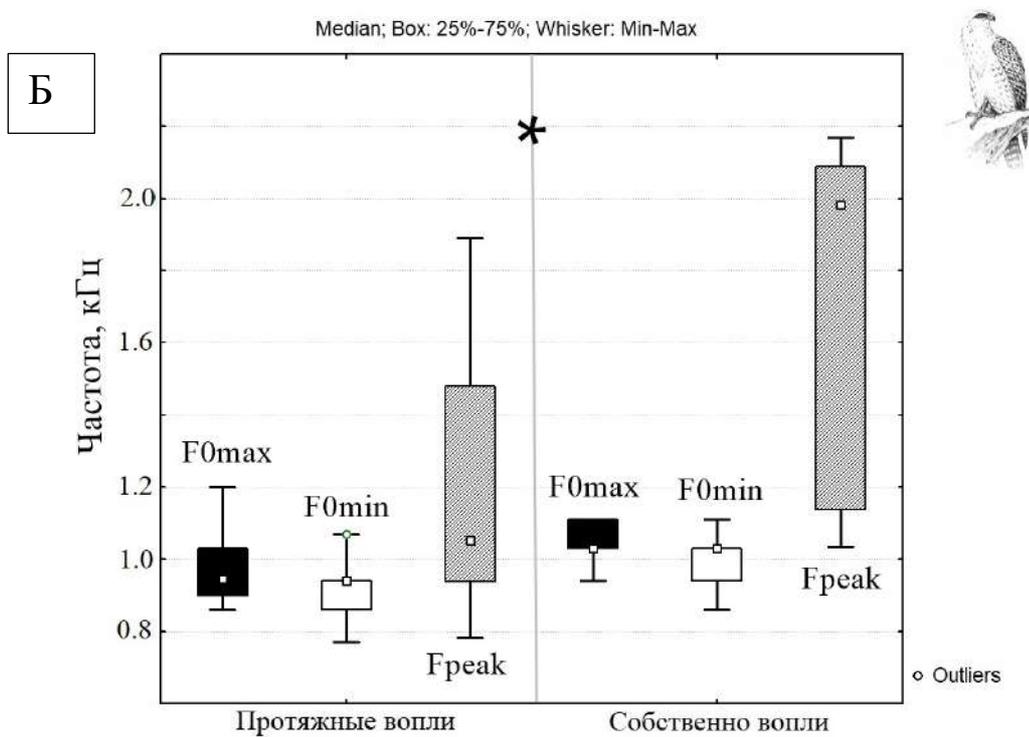
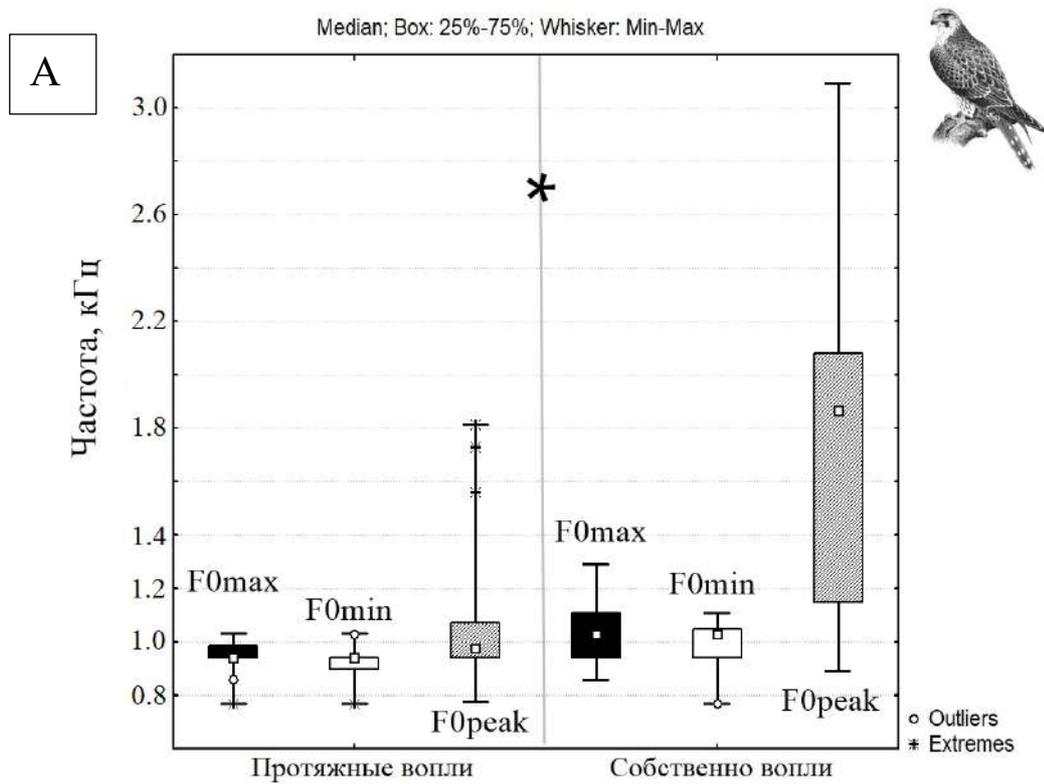


Рис. 23. Частотные характеристики протяжных и собственно воплей у А балобана и Б кречета.

\* $p < 0.05$  (Mann–Whitney U test).

Сигнал "опасность сверху" используется балобанами и кречетами, когда над ними пролетает крупная птица – ворон, сарыч, черный коршун или осоед. Сравнения частотно-временных характеристик для этого сигнала между видами не проводили, т.к. было измерено всего несколько серий для каждого вида. Сигнал используется нередко, но все соколы начинают вокализовать одновременно и выделить серию от одной особи крайне сложно.

К последнему типу – **конфликтные или недовольные сигналы** – мы относим все разнообразие звуков, используемых птицами при конфликте с партнером (рис.18 В). В типичном случае это чередование низких и высоких звуков (4–6 в серии), после чего птица, издающая их, отлетает от обидчика и замолкает. Эти сигналы используются редко и являются результатом физической агрессии между особями, например, попытка насильно отобрать корм или конкуренции за присаду. В сложившихся и успешно размножающихся парах партнеры могут использовать его при нежелательном близком соседстве на присаде. 80% записанных серий дискомфортных сигналов принадлежат молодым птицам, которые сидят группами (3–4 особи).

## **I.2. Отличия в токовых сигналах самцов и самок**

### **I.2.1. Балобаны**

Частотно-временные параметры токовых звуков самцов не отличаются между собой у особей из разных пар ( $p > 0.05$ , Kruscal-Wallis ANOVA). У самок из пар также нет отличий ( $p > 0.05$ , Kruscal-Wallis ANOVA). Токование импринтированной на человека самки балобана отличается от токования остальных по длительности (она использует только одиночные сигналы), параметрам основной частоты и доминантной частоте, поэтому ее сигналы были исключены из дальнейшего анализа. По активности участия в токовании (процент сигналов в совместном токовании) самки и самцы из разных пар не отличаются.

Токовые сигналы самок и самцов балобанов отличаются по всем измеряемым параметрам ( $p < 0.001$ , Mann–Whitney U test). Сигналы самцов значительно короче (рис. 24 Б), выше по основной и доминантной частотам (рис. 24 А), а также более модулированы по частоте, чем сигналы самок (приложение 3). Максимум энергии звука в сигналах самок обычно расположен на первой гармонике, реже на основной частоте. У самцов чаще на основной частоте, реже на первой гармонике, совсем редко – на второй гармонике (около 6 кГц).

Одиночные сигналы самок и самцов также отличаются по длительности ( $p = 0.028$ , Mann–Whitney U test).

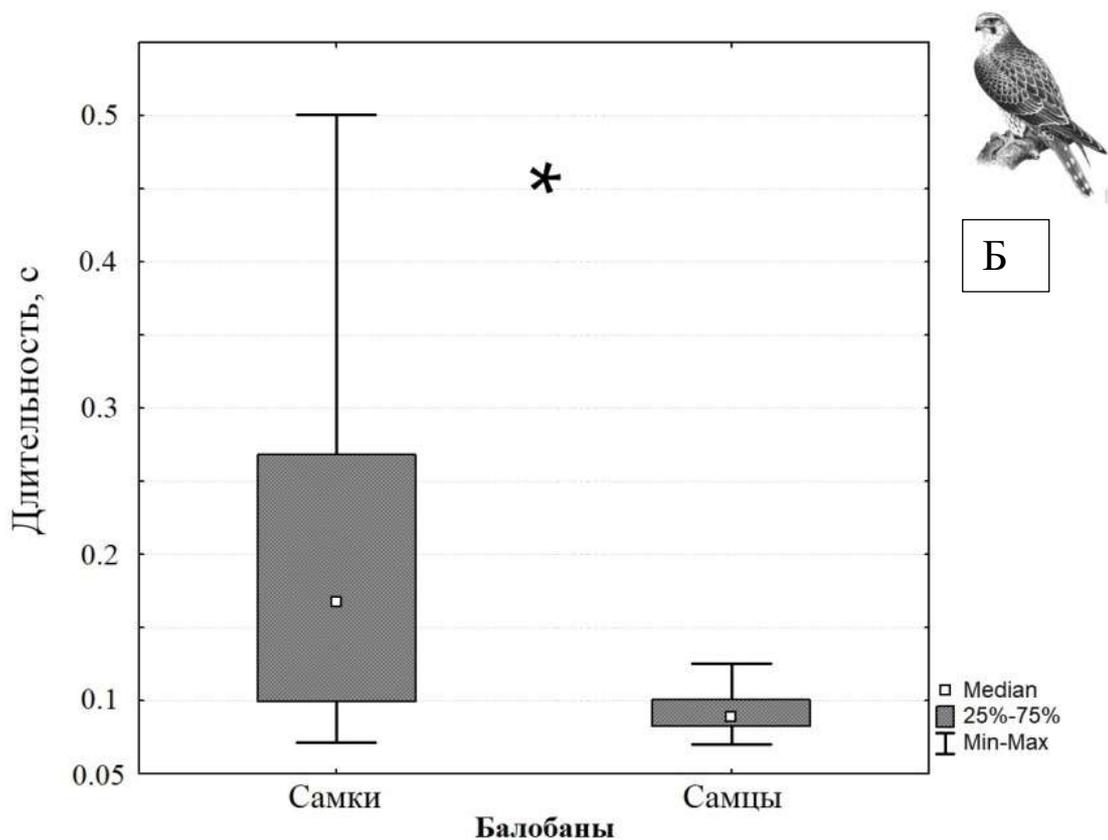
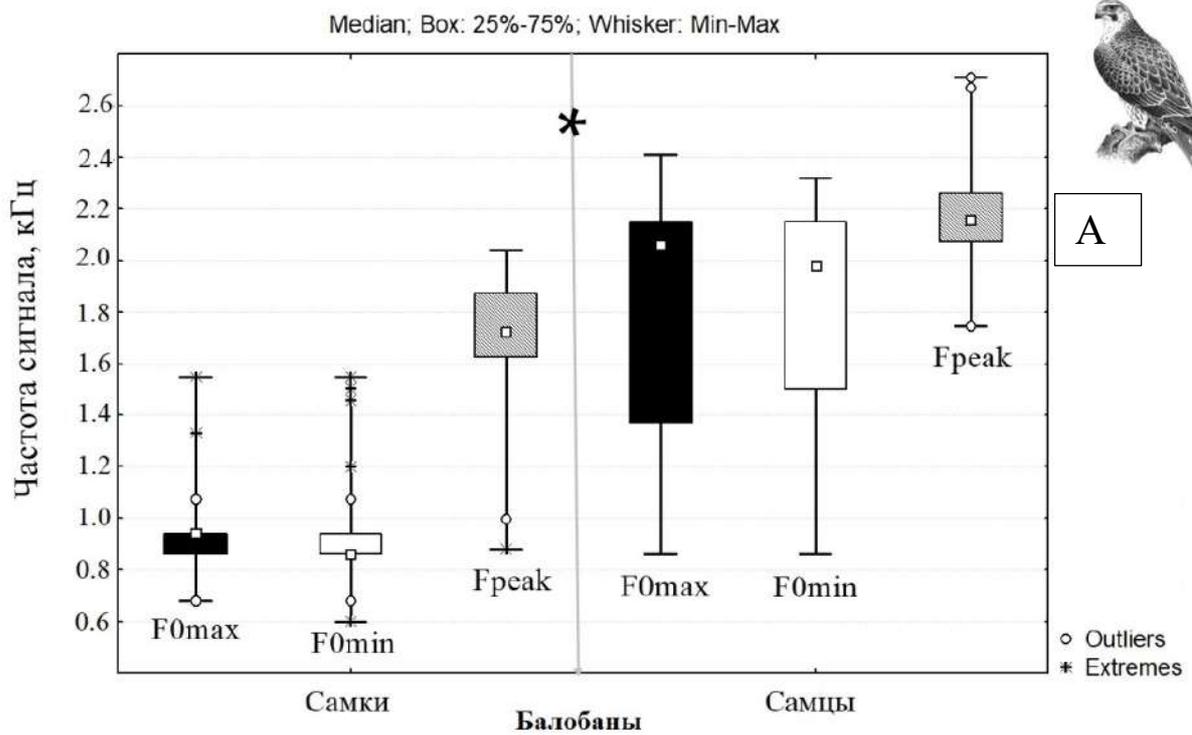


Рис. 24. Отличия токовых сигналов у самок и самцов балобана. А частотные характеристики токовых сигналов, Б длительность токовых сигналов (для самок включены и одиночные сигналы, и трели).

N=5, \*  $p < 0.01$ , Mann-Whitney U-test.

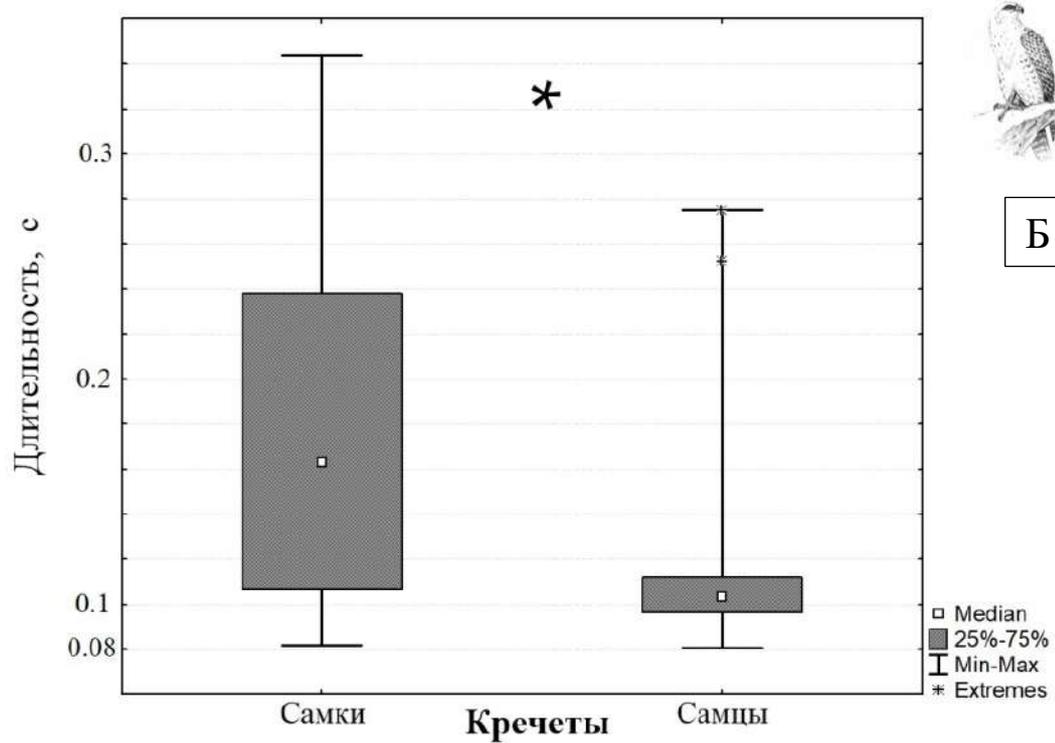
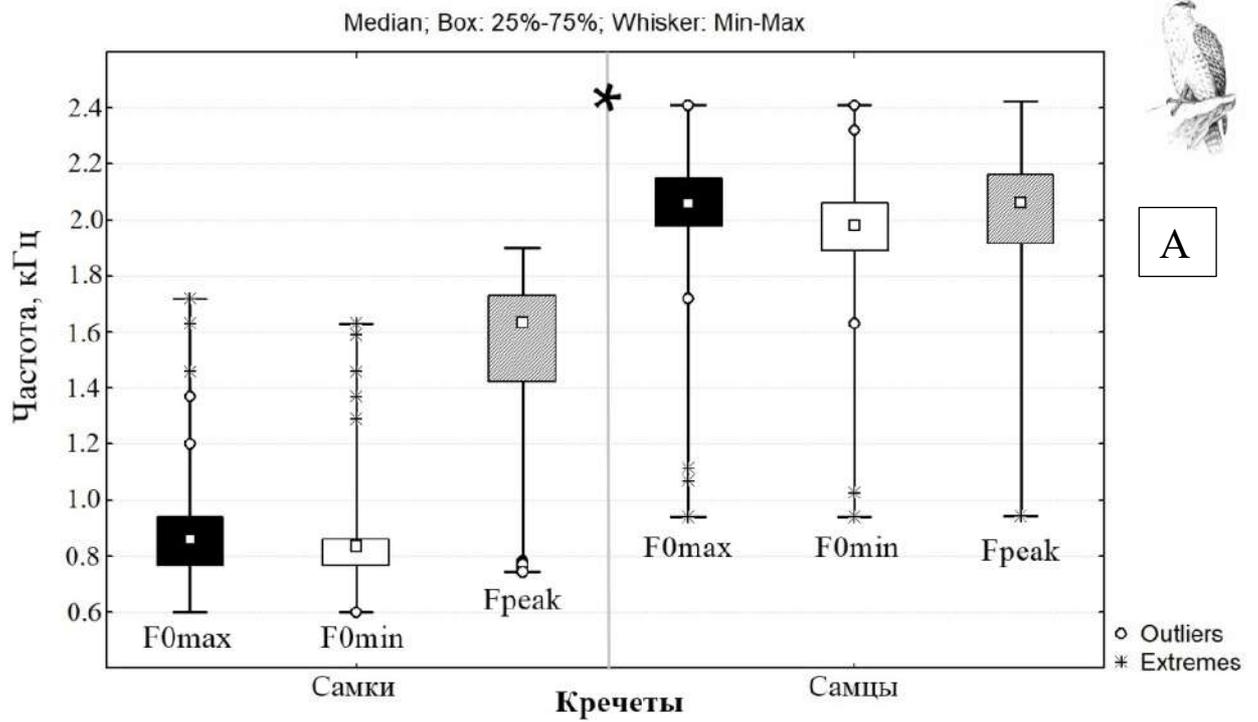


Рис. 25. Отличия токовых сигналов у самок и самцов кречета.

А частотные характеристики токовых сигналов,

Б длительность токовых сигналов (для самок включены и одиночные сигналы, и трели)

N=5, \* p<0.0001, Mann-Whitney U-test

### **I.2.2. Кречеты**

Как и у балобанов, у самцов кречета из разных пар нет отличий по частотно-временным параметрам сигналов ( $p > 0.05$ , Kruscal-Wallis ANOVA). У всех шести самок (включая импринтированную на человека) нет отличий по глубине частотной модуляции в токовых сигналах. Однако, у импринтированной самки кречета токовые сигналы отличаются от остальных тем, что в ее репертуаре отсутствуют одиночные сигналы, она использует только трели. У другой самки (из пар) доминантная частота выше, чем у остальных, третья отличается параметрами основной частоты ( $p > 0.05$ , Kruscal-Wallis ANOVA). Параметры звуков у тех самок, которые отличаются от остальных, были исключены из анализа и в результате по каждому параметру в анализе участвовали 5 особей.

Также как у балобана, токовые сигналы самок и самцов кречета отличаются по всем измеряемым параметрам, но отличия более значимы ( $p < 0.0001$ , Mann-Whitney U test). Токовые сигналы самцов кречета короче (рис. 25 Б), выше по основной и доминантной частоте (рис. 25 А) и более модулированы, чем сигналы самок (приложение 3).

### **I.2.3. Сравнение токовых сигналов самок и самцов у балобана и кречета**

Токовые сигналы самцов балобана и кречета не отличаются по значениям максимума и минимума основной частоты ( $p = 0.105$  и  $p = 0.607$  соответственно, Mann-Whitney U test) и глубине частотной модуляции ( $p = 0.054$ , Mann-Whitney U test).

Однако доминантная частота токовых сигналов у балобана выше, чем в сигналах самцов кречета (рис. 26 А), различия статистически значимы ( $p = 0.046$ , Mann-Whitney U test). Токовые сигналы самцов кречета длиннее, чем у самцов балобана ( $p < 0.0001$ , Mann-Whitney U test, рис. 27). В анализ были включены только одиночные сигналы, хотя в крайне редких случаях при частом повторении у самцов одиночные звуки сливаются в короткие трели (2–3 сигнала).

Токовые сигналы самок балобанов и кречетов отличаются во всем частотным параметрам ( $p < 0.01$ , Mann-Whitney U test, рис. 26 Б), несмотря на значительное пересечение параметров. При этом глубина частотной модуляции между видами у самок одинаковая ( $p = 0.734$ , Mann-Whitney U test).

Длительность сигналов (в анализ включены как одиночные сигналы, так и трели, т.к. процент их использования одинаковый у самок обоих видов) также не отличается ( $p = 0.674$ , Mann-Whitney U test). Количество сигналов внутри трелей статистически значимо не различается ( $p = 0.789$ , Mann-Whitney U test), хотя трели у балобанов несколько длиннее, чем у кречетов (среднее количества сигналов у балобана  $4 \pm 0,84$ , у кречета  $3 \pm 0,45$ ).

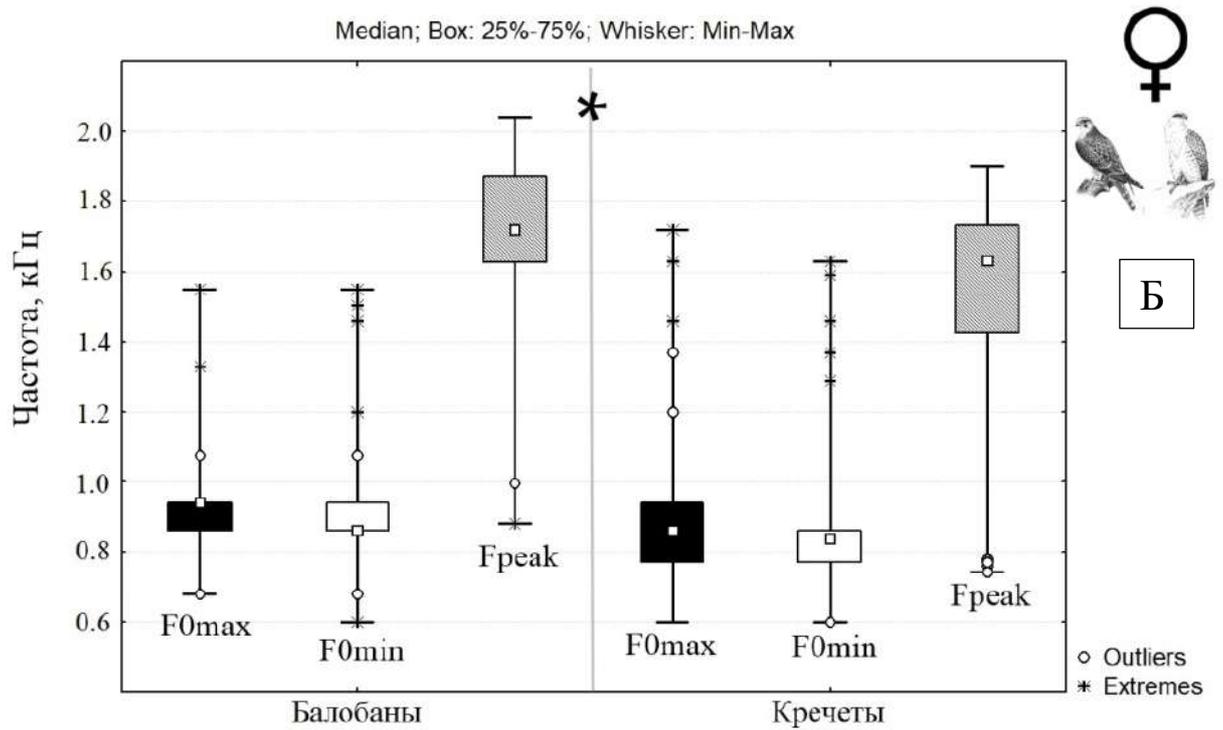
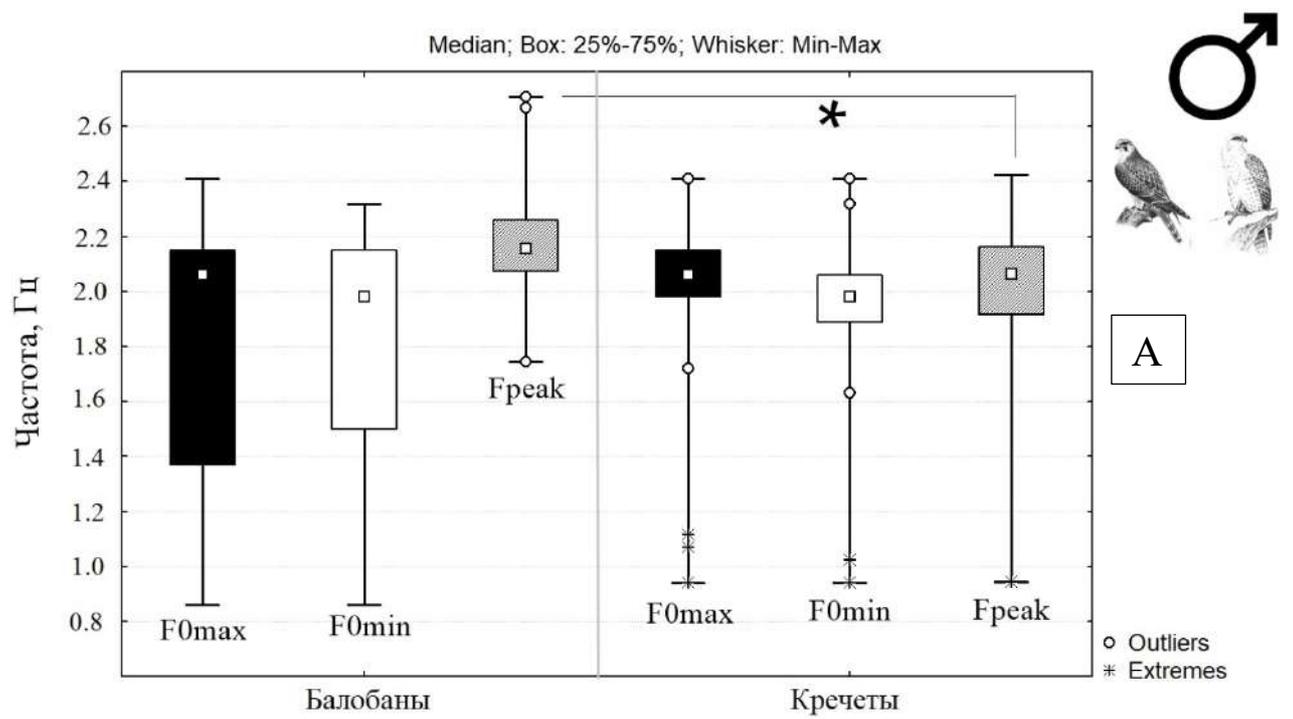


Рис. 26. Отличие частотных характеристик токовых сигналов у А самцов и Б самок балобана и кречета.  
(N=5,  $p < 0.001$ , Mann-Whitney U test).

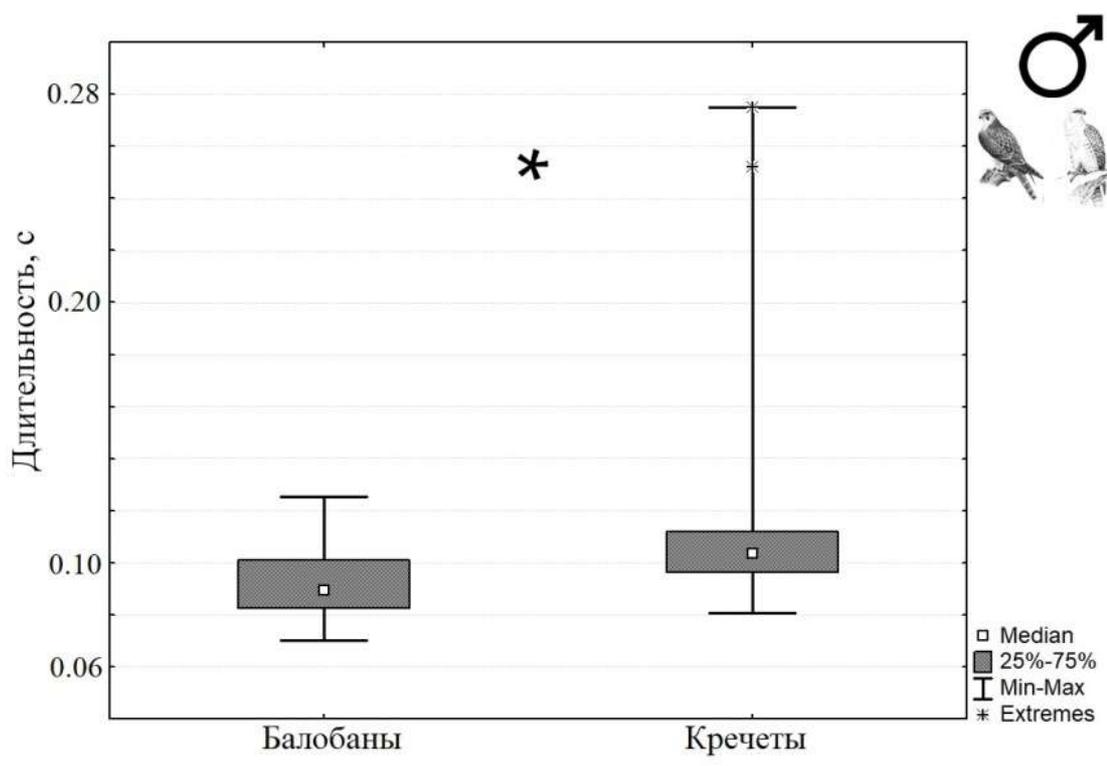


Рис. 27. Длительность токовых сигналов у самцов балобана и кречета (N=5,  $p < 0.0001$ , Mann–Whitney U test).

### 1.3. Токовые сигналы самки балобана и сигналы при кормлении птенцов

При визуальном контакте с человеком (половым партнером импринтированной на человека птицы), самка балобана издает одиночные токовые сигналы. Человек оставляет корм на гнезде или передает самке в клюв, имитируя ритуал передачи корма самцом при ухаживании и выкармливание птенцов. После того, как человек выходит из вольера, самка начинает кормить птенцов, продолжая издавать сходные с токованием звуки, с целью привлечения внимания птенцов к кормлению.

Сигналы, обращенные к человеку, и сигналы, используемые во время кормления птенцов, не отличаются на слух, также нет различий по основной частоте, длительности и глубине частотной модуляции. Эти сигналы отличаются только по доминантной частоте ( $p = 0.028$ , Wilcoxon signed-rank test, рис. 28). При кормлении птенцов максимум энергии звука может быть сосредоточен не на первой гармонике (как в токовых сигналах), а на второй или третьей.

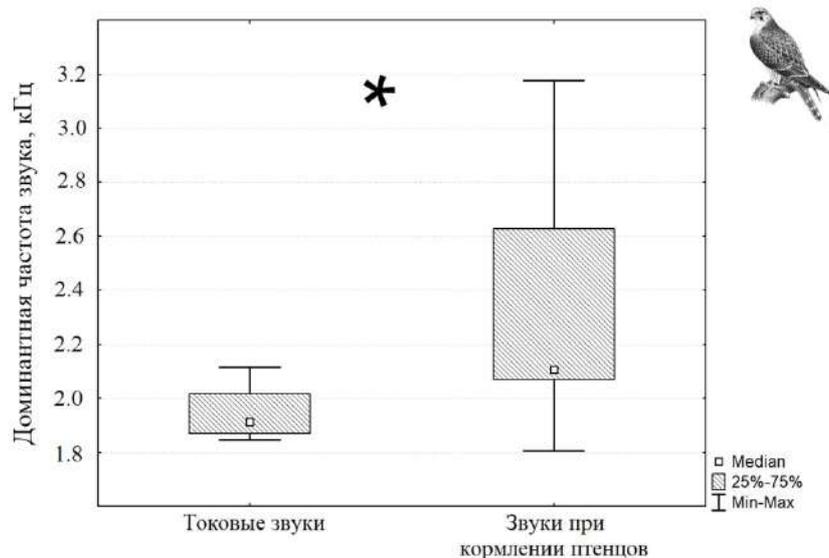


Рис. 28. Отличия в доминантной частоте у токовых звуков и звуков при кормлении птенцов у импринтированной на человека самки балобана (N=10 серий, p=0.028, Wilcoxon signed-rank test).

## II. Сапсаны

Репертуар сапсанов по типу звуков сходен с репертуаром кречетов и балобанов. Нами было выделено 5 типов звуков: токовые сигналы, недовольные сигналы, окрикивание, "опасность сверху" и вопли (рис. 29, табл. 4). Вопли не были записаны, т.к. в паре птицы совсем не использовали этот тип звука, а импринтные особи только эпизодически, что не позволило записать их.

Таблица 4. Частотно-временные параметры в сигналах взрослых сапсанов.

Тип сигнала (N=количество особей)	F0 max, кГц	F0min, кГц	Доминантная частота, кГц	Длительность, с	Глубина частотной модуляции, кГц
Токовый					
1 слог	0.50±0.08	0.48±0.08	1.23±0.86	0.113±0.012	0.06±0.06
2 слог	3.31±0.49	2.10±0.28	3.38±0.90	0.142±0.046	1.21±0.40
N=3					
Недовольство	1.70±0.32	1.61±0.25	1.75±0.41	0.114±0.064	0.11 ±0.13
N=2					
Окрикивание	0.84±0.32	0.74±0.30	1.78±1.12	0.336±0.151	0.12±0.087
N=1					
Опасность сверху	0.57±0.07	0.57±0.07	2.90±0.30	0.061±0.012	0.02±0.03
N=1					

Все данные представлены как среднее±SD.

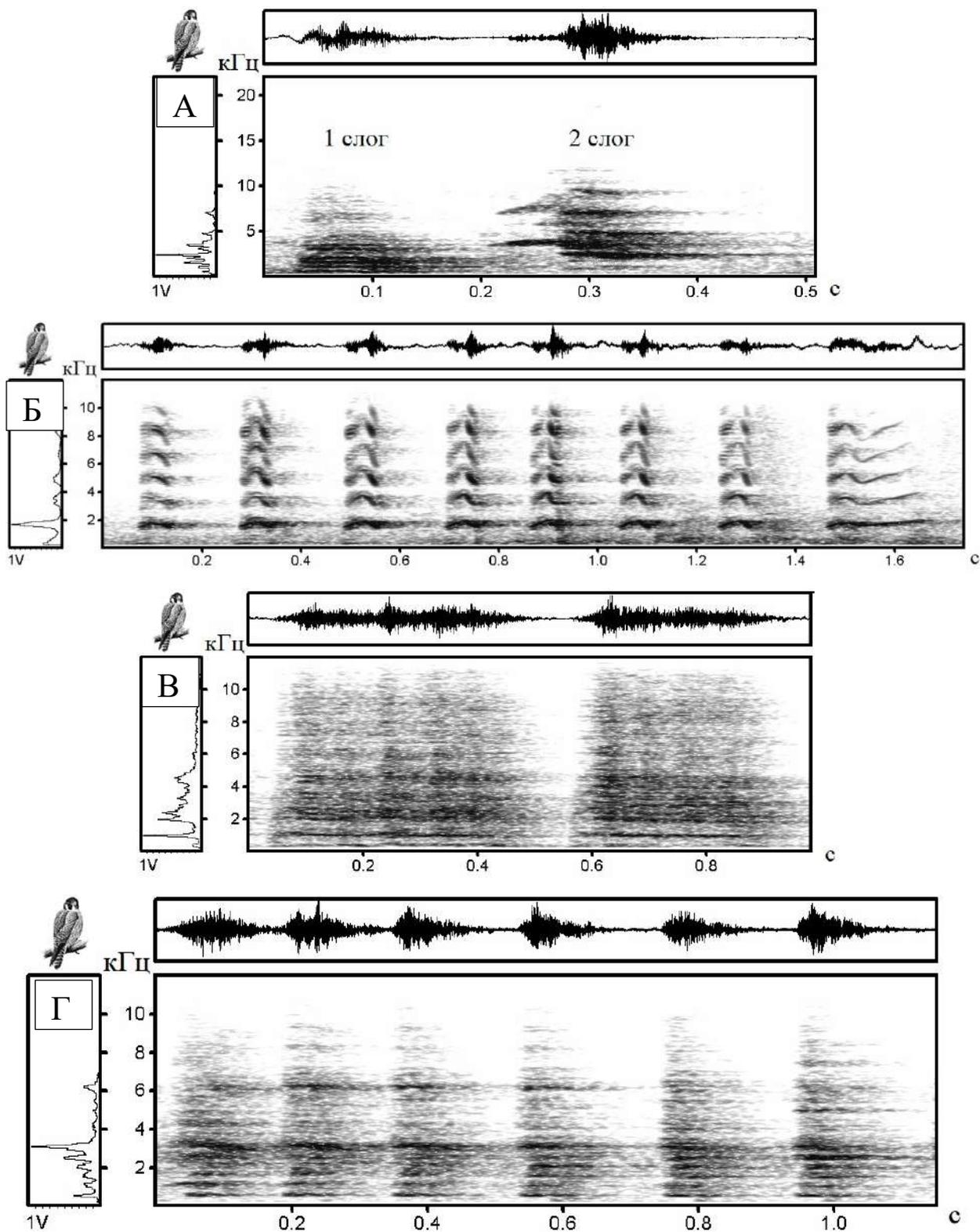


Рис. 29. Репертуар сапсана А двусложный токовый сигнал, Б контактный-недовольный сигнал "кьяк-кьяк", В окрикивание, Г сигнал "опасность сверху".

**Токовые сигналы** сходны у самцов и самок, имеют два слога (рис. 29 А). Первый низкочастотный ( $F0_{max} 0.50 \pm 0.08$  кГц,  $F0_{min} 0.48 \pm 0.08$  кГц), второй гораздо выше по частоте и обычно с частотным скачком ( $F0_{max} 3.31 \pm 0.49$  кГц,  $F0_{min} 2.10 \pm 0.28$  кГц). В серии токования первый и второй слог чередуются, однако иногда второй слог повторяется 2–3 раз без первого. Доминантная частота первого слога обычно располагается на 2 гармонике, у второго слога на основной частоте (рис. 30). Длительность первого и второго слога сходная ( $0.113 \pm 0.012$  и  $0.142 \pm 0.046$  соответственно). Как и у балобана, и у кречета, токовые сигналы используются при ритуале передачи корма, рекламы гнездования, при визуальном контакте с партнером (у импринтных особей).

Сигнал **недовольства** ("кьяк-кьяк", рис. 29 Б) - самый часто используемый сигнал в паре сапсанов и второй по частоте использования у импринтных особей. Обычно это серия из 3–10 отрывистых звуков.

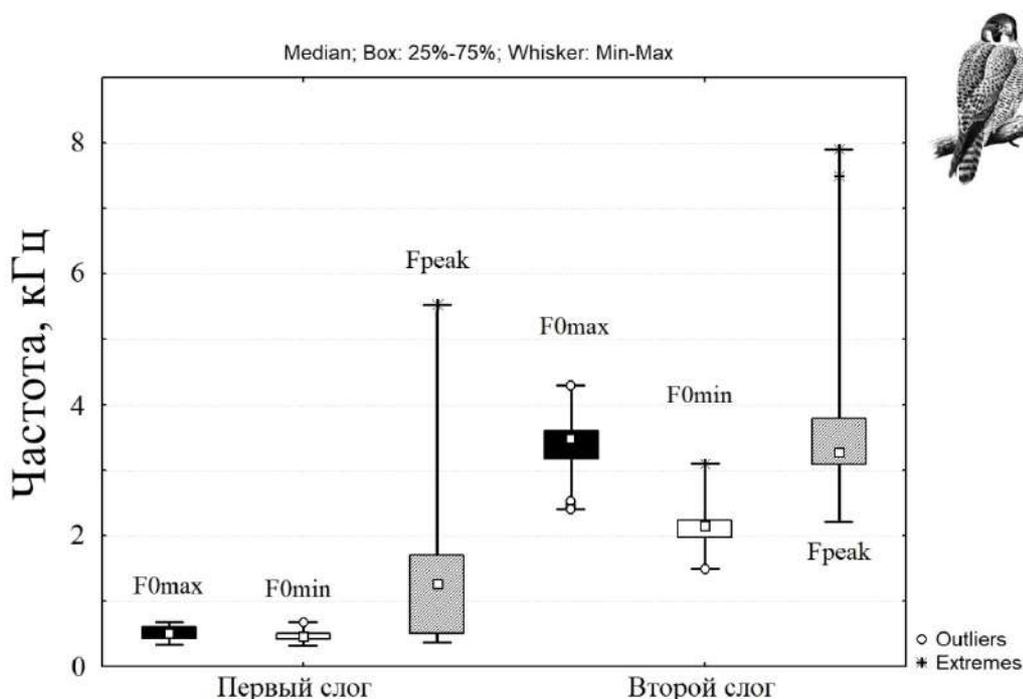


Рис. 30. Частотные характеристики токового сигнала у сапсанов (звуки от 2 самцов и 1 самки без разделения по полу).

По-видимому, "кьяк-кьяк" частично выполняет и роль контактного сигнала. Он употребляется как реакция на перемещения партнера и в случае, если приближение нежелательно (например, одна из птиц садится на ту же присаду), но не несет агрессивного контекста (вокализирующая птица никогда не принимает угрожающую позу). Характеристики основной частоты:  $F0_{max} 1.70 \pm 0.32$  кГц,  $F0_{min} 1.61 \pm 0.25$  кГц. Доминантная частота чаще совпадает с основной, но может быть и на первой гармонике.

**Окрикивание** (рис. 29 В) – резко негативный сигнал, употребляющийся при нежелательном физическом контакте (обычно после него следует отлет атакуемой и вокализирующей птицы) или угроза для хищника (например, крысы). Это довольно продолжительный ( $0.336 \pm 0.15$  с) и самый шумный сигнал в репертуаре.

Как и у балобана, и у кречета, у сапсана в репертуаре есть специальный сигнал, обозначающий "**опасность сверху**", рис. 30 Г. Аналогично двум другим видам соколов, сапсаны используют его, заметив в небе крупную птицу (ворона, сарыча, коршуна или осоеда). Сигнал состоит из очень коротких (0.06 с) часто повторяемых звуков. Основная частота не превышает 1 кГц ( $F_{0max}=F_{0min} 0.57 \pm 0.07$  кГц), но доминантная довольно высокочастотная:  $2.90 \pm 0.30$  кГц.

### III. Ястреб-тетеревятник

#### III.1. Вокальный репертуар

В репертуаре взрослых ястребов-тетеревятников было выделено пять типов сигналов: контактные или токовые (короткие "кек...кек...") – ими обмениваются партнеры в паре, вопли – протяжные требовательные сигналы, используемые только самками, окрикивание – серия коротких повторяющихся звуков "кекекеке", в основном использующиеся для охраны территории и защиты гнезда, реже при взаимодействии с партнером, и свисты – высокочастотные дискомфортные сигналы. Пятый тип – это звуки, издаваемые при спаривании. Обычно самец и самка кричат хором непосредственно во время копуляции. Контактные сигналы, окрикивания и свисты присутствуют в репертуаре в течение всего года, вопли были отмечены только вне сезона размножения.

**Контактный сигнал** ("кек") используют самец и самка в паре. Обычно одна птица повторяет его в медленном темпе, сохраняя зрительный контакт с партнером. В репертуаре взрослых птиц он присутствует как в сезон размножения, так и вне его. Самый тихий сигнал из всех, он слышен на расстоянии нескольких метров от вокализирующей птицы.

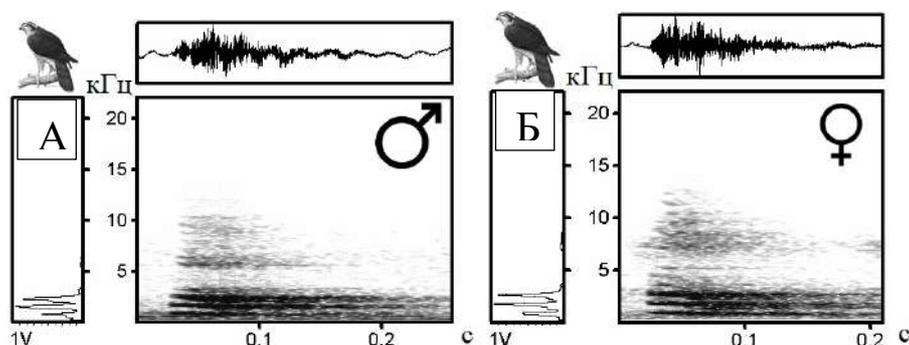


Рис. 31. Контактный сигнал "кек" ястреба-тетеревятника: А самец, Б самка.

Звук тональный, короткий и довольно консервативный – частотные и временные параметры мало изменяются как у одной птицы, так и между птицами (табл. 5, рис. 31, 34). Частотные характеристики сигнала и глубина частотной модуляции не имеют статистически значимых различий внутри самок и самцов. Однако у одной из самок сигналы "кек" длиннее, чем у остальных ( $p < 0.001$ , Kruskal-Wallis ANOVA).

Таблица 5. Частотно-временные характеристики сигналов в репертуаре взрослых ястребов-тетеревятников.

Данные представлены как среднее $\pm$ SD, N=6 (6 самок и 6 самцов). Для амцов и самок значения приведены вместе в том случае, когда нет статистически значимых различий.

	F0max, кГц	F0min, кГц	Fpeak, кГц	Длительность, с	Глубина частотной модуляции, кГ
<b>Контактный сигнал ("кек")</b>					
Самцы	0.813 $\pm$ 0.092	0.721 $\pm$ 0.075			0.09 $\pm$ 0.067
Самки	0.88 $\pm$ 0.096	0.76 $\pm$ 0.086	1.65 $\pm$ 0.471	0.127 $\pm$ 0.03	0.12 $\pm$ 0.087
Mann-Whitney U test	$p < 0.001$ Z=6,01 U=28012	$p < 0.001$ Z=4,48 U=29091	$p = 0.443$	$p = 0.147$	$p < 0.005$ Z=2,60 U=3458
<b>Окрикивание</b>					
Самцы	1.49 $\pm$ 0.259	1.37 $\pm$ 0.246			
Самки	1.37 $\pm$ 0.176	1.26 $\pm$ 0.168	2.34 $\pm$ 0.489	0.138 $\pm$ 0.030	0.13 $\pm$ 0.12
Mann-Whitney U test	$p < 0.05$ Z=-2.31 U=899.5	$p < 0.05$ Z=-2.37 U=888.5	$p = 0.228$	$p = 0.168$	$p = 0.812$
<b>Вопли</b>					
Самки N=5	1.94 $\pm$ 0.462	1.13 $\pm$ 0.272	2.50 $\pm$ 0.629	0.560 $\pm$ 0.069	0.81 $\pm$ 0.478
<b>Спаривание</b>					
Самцы	1.02 $\pm$ 0.110	0.814 $\pm$ 0.156	1.32 $\pm$ 0.81	0.325 $\pm$ 0.04	0.22 $\pm$ 0.140
Самки	0.77 $\pm$ 0.112	0.77 $\pm$ 0.115	0.86 $\pm$ 0.740.1	0.223 $\pm$ 0.06	0.115 $\pm$ 0.107
Mann-Whitney U test	$p < 0.01$ Z=-11.56 U=823	$p < 0.01$ Z=-6.63 U=3447	$p < 0.01$ Z=-6.35 U=3592	$p < 0.01$ Z=-10.491 U=1434	$p < 0.01$ Z=-5.395 U=4090
<b>Недовольство (свисты)</b>					
Оба пола	6.90 $\pm$ 1.746	2.14 $\pm$ 0.211	5.84 $\pm$ 1.127	0.550 $\pm$ 0.150	4.76 $\pm$ 0.765

Несмотря на перекрывание в частотных характеристиках этих сигналов у самцов и самок, есть статистически значимые различия как по максимальной, так и по минимальной основной частоте (рис. 32), а также по глубине частотной модуляции – звуки самок более модулированы (рис. 33). Доминантная частота (Fpeak) смещается с основной частоты на первую или вторую гармонику, ее значение не отличается у самцов и самок.

При подношении самцом добычи или перед спариваниями партнеры "кекают" поочередно, дуэтом (рис. 34). В этом случае часто можно отличить звуки самца и самки на слух. Обычно первым начинает самец, показывая самке добычу и призывая ее с гнезда на присаду рядом.

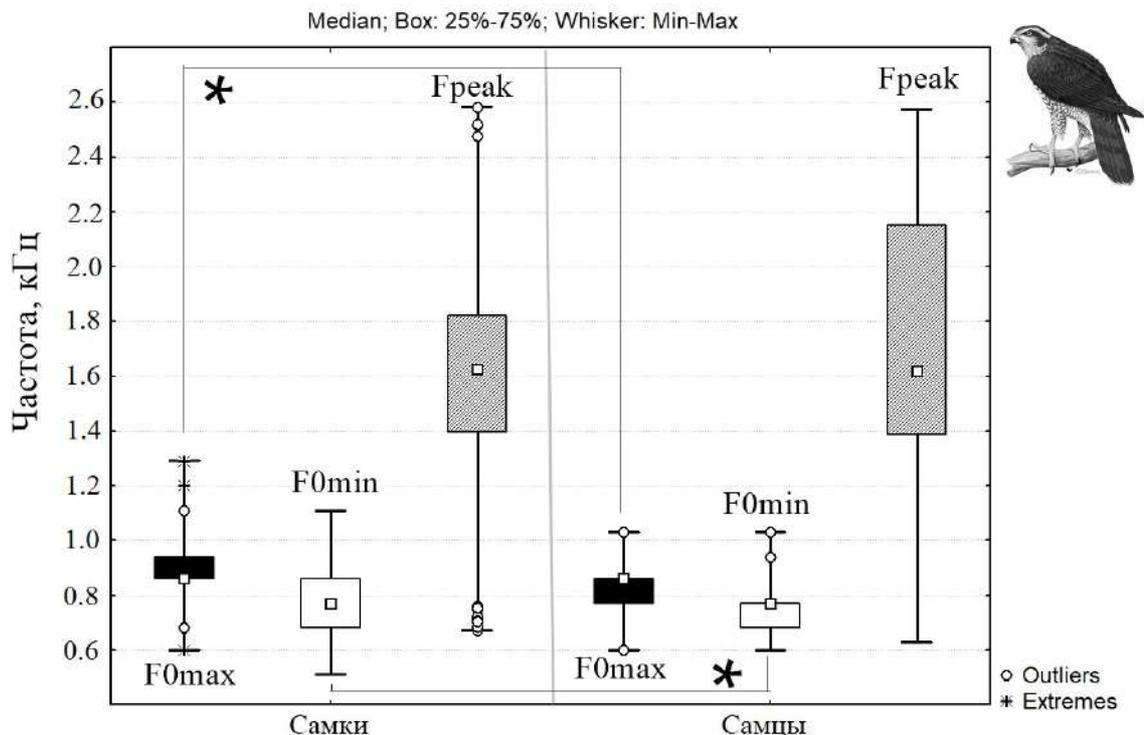


Рис. 32. Частотные характеристики контактного сигнала "кек" у самцов (N=6) и самок (N=6) ястреба-тетеревятника, Mann–Whitney U-test, \* p<0.05.

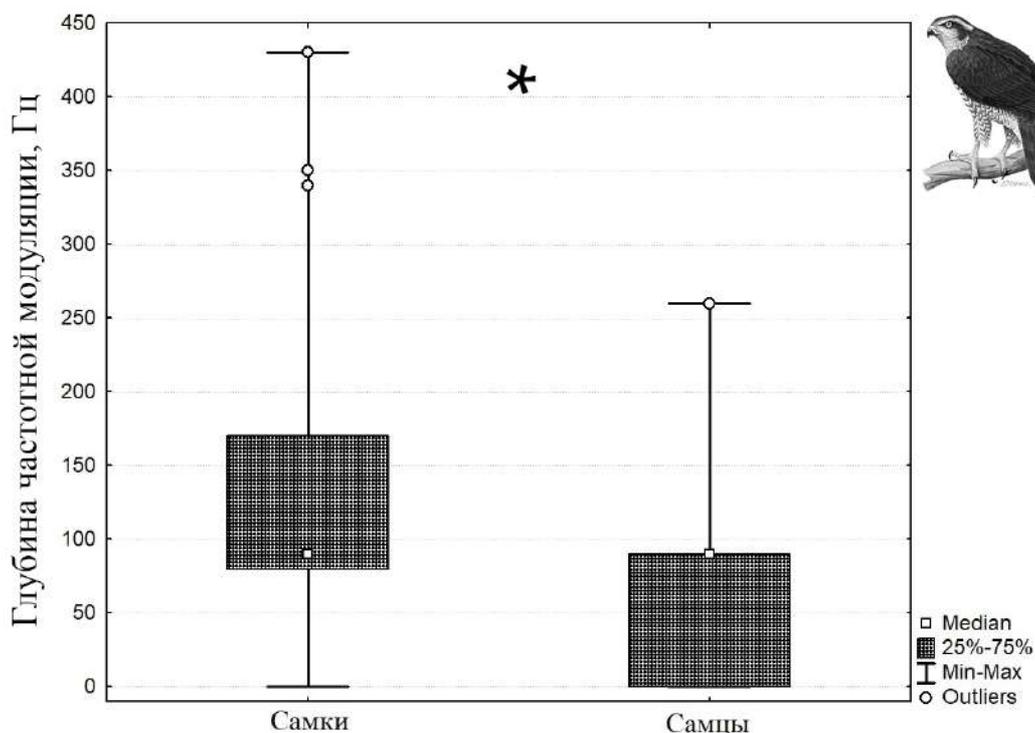


Рис. 33. Глубина частотной модуляции контактного сигнала "кек" у самцов (N=6) и самок (N=6) ястреба-тетеревятника, Mann–Whitney U-test, \* p<0.05.

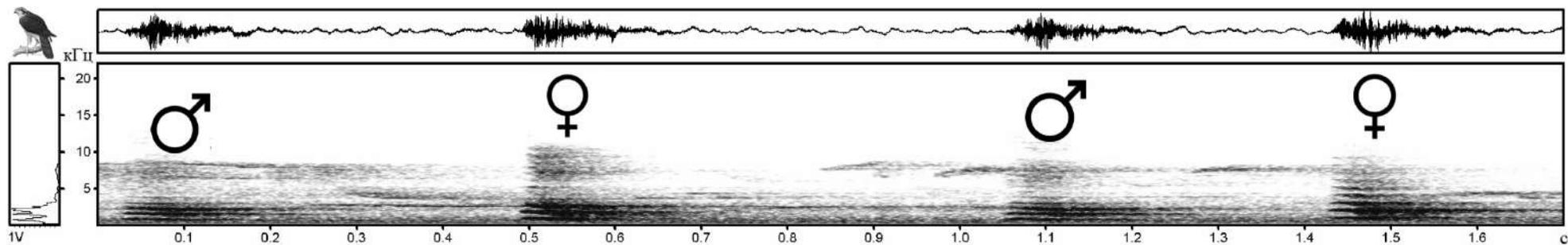


Рис. 34. Дуэт самца и самки. Контактный сигнал "kek" ястреба-тетеревятника.

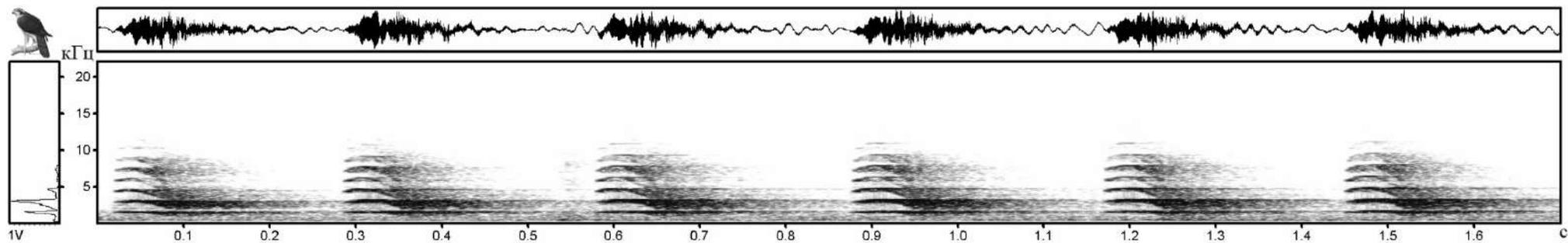


Рис. 35. Серия сигналов окрикування ястреба-тетеревятника.

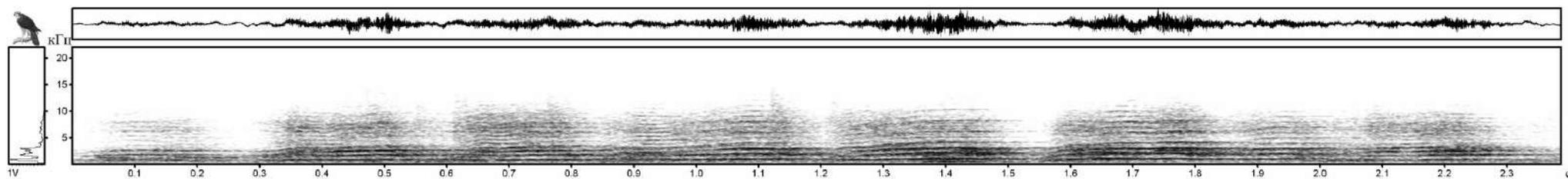


Рис. 36. Вокализация во время копуляции ястреба-тетеревятника.

Несколько раз (один раз на записи, остальные при наблюдении) был отмечен двойной сигнал "кек", которые издавали самки (рис. 37). Функция остается непонятной, возможно, его можно расценивать как нетерпение самки при желании получить еду.

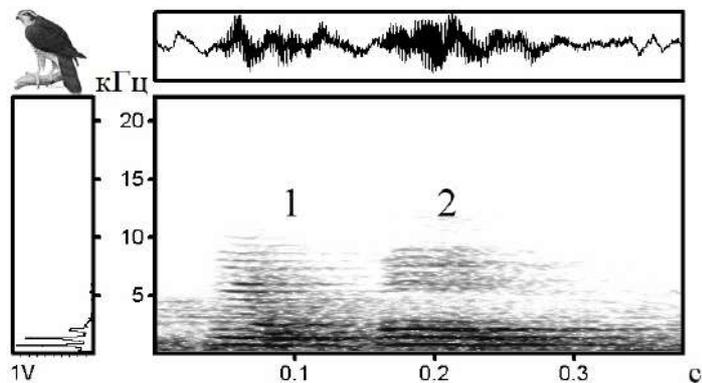


Рис. 37. "Двойной" контактный сигнал "кек" ястреба-тетеревятника, отмеченный только у самок.

**Окрикивание** (часто повторяющиеся звуки "кекекеке") является оборонительным сигналом для охраны территории или гнезда. Его используют как самки, так и самцы в течение всего года. Обычно это серия коротких звуков, издаваемых подряд. Длина серии составляет  $9 \pm 4.6$  звуков (максимальное количество звуков в серии – 40). Звуки простые, они практически не модулированы по частоте (рис. 35, табл. 5).

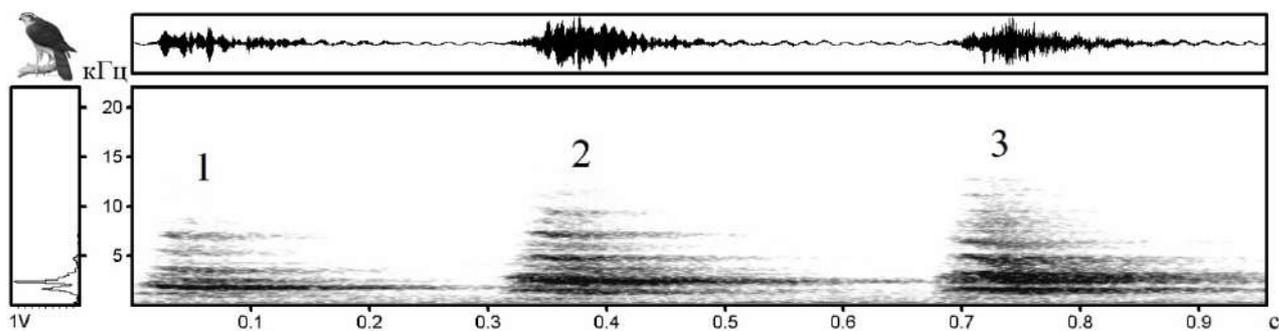


Рис. 38. Серия из окрикиваний ястреба-тетеревятника для иллюстрации отличия первого звука от остальных.

Первый звук серии часто отличается от остальной серии. Только у одного самца и одной самки частотные характеристики первого звука не отличаются от остальных звуков серии. У 5 самок и 5 самцов первый звук отличается по основной или доминантной частоте, или по обоим этим параметрам. ( $p < 0.05$  Wilcoxon signed-rank test, рис. 38). Первый звук часто ниже или выше остальных в серии по частоте (у разных птиц по-разному), но доминантная частота ниже, чем у остальных звуков.

Звуки самцов и самок (без первого звука) отличаются только по значениям основной частоты. Статистически значимых различий по доминантной частоте, длительности и глубине частотной модуляции нет (рис. 39).

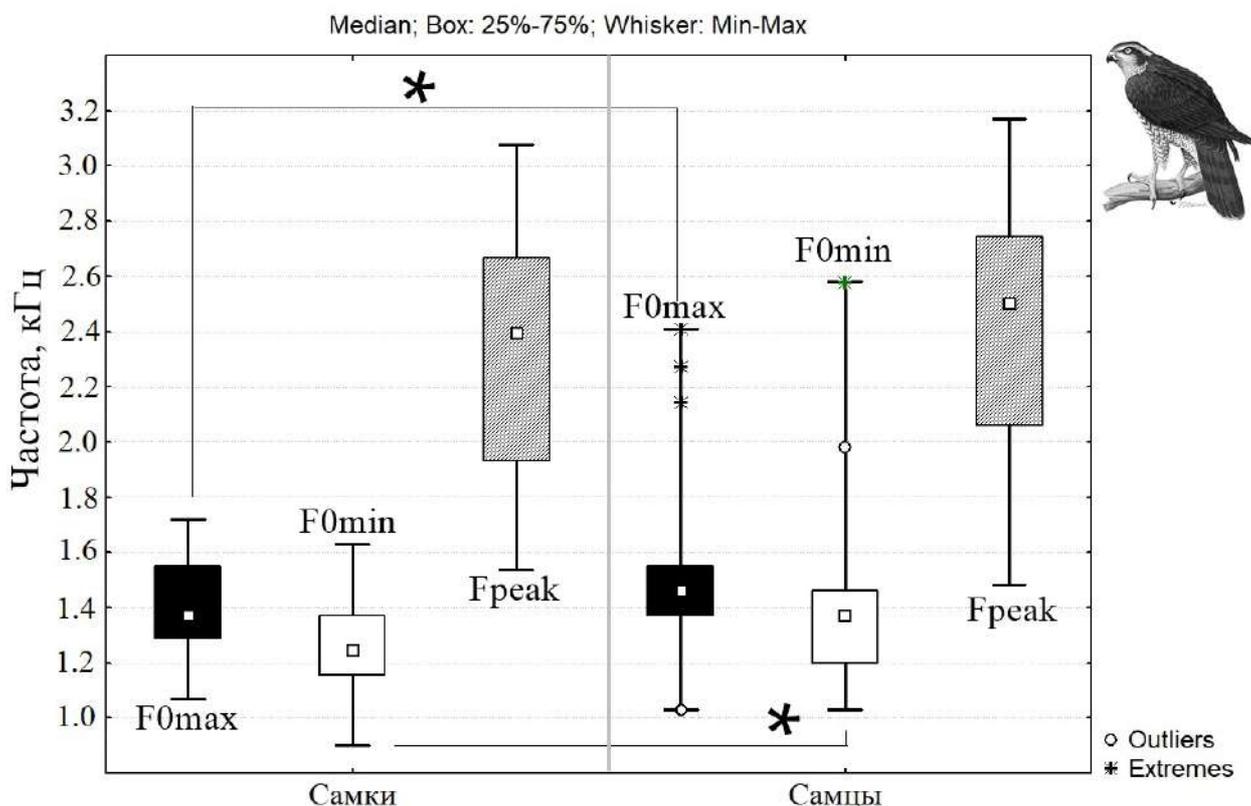


Рис. 39. Частотные характеристики сигналов окрикивания у самцов (N=6) и самок (N=6) ястреба-тетеревятника, Mann–Whitney U-test, \*  $p < 0.05$ .

Количество сигналов в серии у самок и самцов не отличается, но у обоих полов в сезон размножения серии длиннее, чем в осенний период:  $11 \pm 5.1$  и  $8 \pm 3.8$  соответственной ( $p < 0.05$ , Wilcoxon signed-rank test).

**Вопли** ("виииииа") были отмечены только у самок. Это сигнал требования – им самка выпрашивает еду у самца. Самый длительный сигнал в репертуаре ястреба-тетеревятника  $0.560 \pm 0.08$  сек. По частотным характеристикам он выше как контактного сигнала, так и окрикивания, и сильнее модулирован по частоте (табл. 5).

При общем сходстве воплей (тонального протяжного сигнала), вопли разных самок хорошо отличимы как на слух, так и по спектрограмме (рис. 40, 41). Вопли у пяти записанных нами самок отличаются друг от друга по всем измеряемым параметрам ( $p < 0.001$ , Kruskal-Wallis ANOVA, рис. 41, приложение 4).

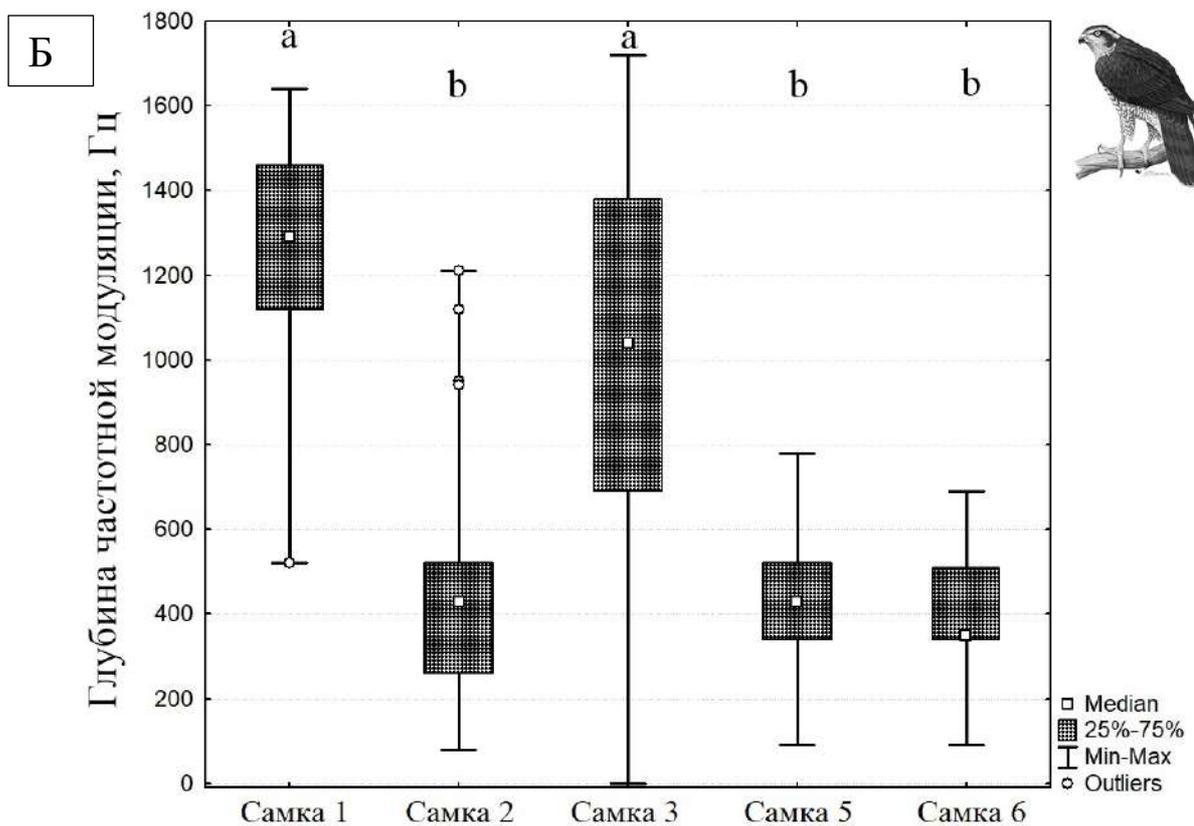
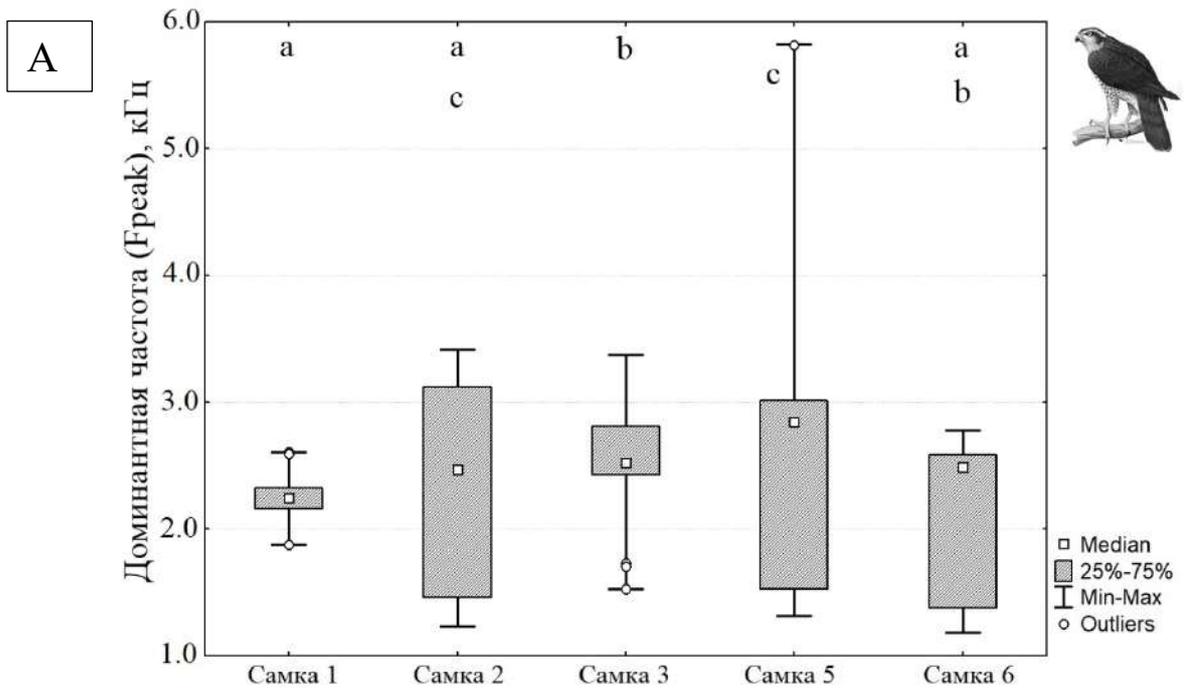


Рис. 40. Индивидуальная изменчивость воплей у самок ястреба-тетеревятника. А доминантная частота, Б глубина частотной модуляции. Одинаковыми буквами обозначены "ящики с усами" без статистически значимых различий ( $p > 0.05$ , Kruskal-Wallis ANOVA)  
От самки 4 воплей записано не было.

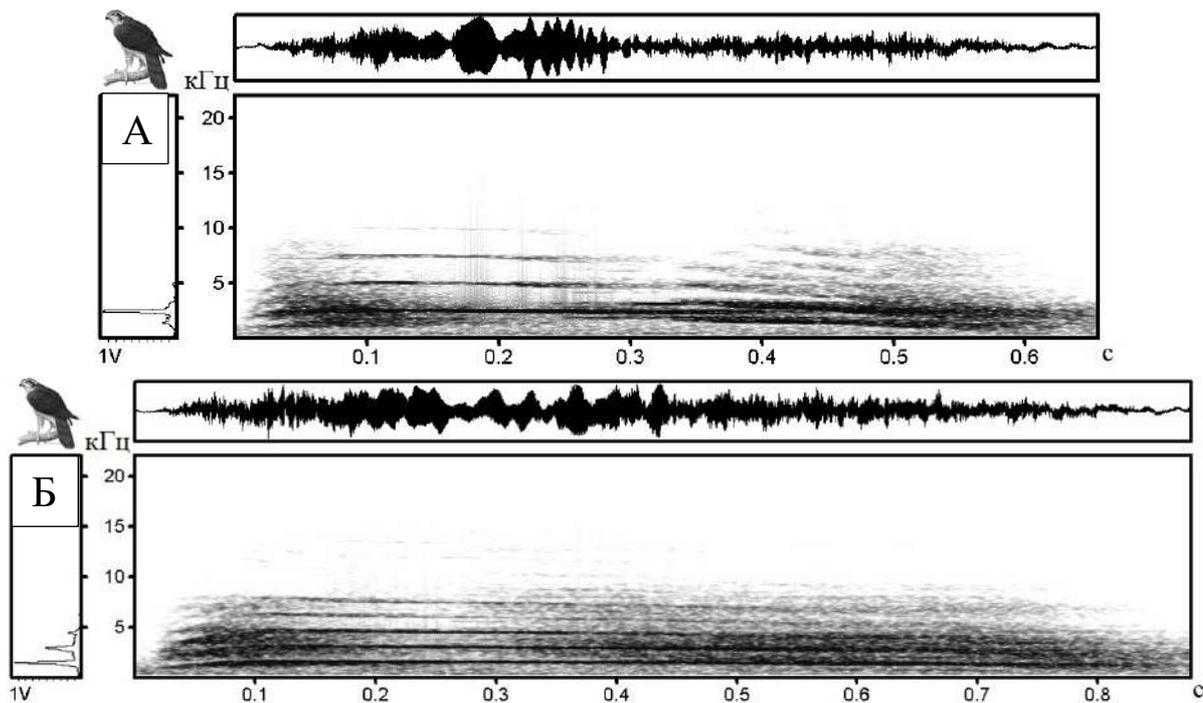


Рис. 41. Вопль самки ястреба-тетеревятника  
А самка 1, Б самка 6.

Для воплей характерно наличие шума, различных нелинейных феноменов (субгармоник или боковых частот), а также частотные скачки.

Сигналом **недовольства** являются свисты. Это сигнал дискомфорта или беспокойства, и обычно издаются в ответ на нежелательное агрессивное поведение партнера (или другой птицы), а также присутствие человека вблизи вольера. Сигнал состоит из двух частей (рис. 42): высокочастотная свистовая часть и тональная часть. Из 27 измеренных сигналов вторая часть отсутствовала только у трех.

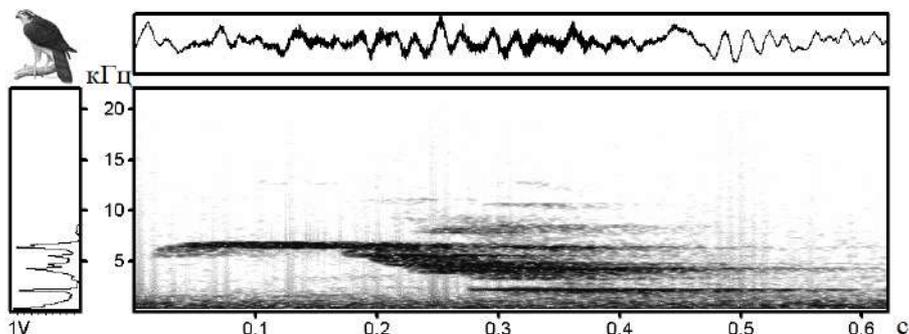


Рис. 42. Свист ястреба-тетеревятника.

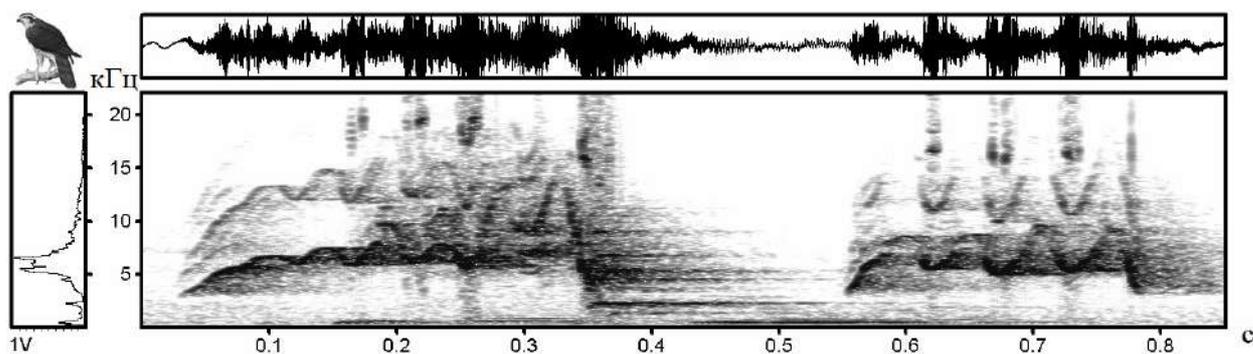


Рис. 43. Свист взрослого ястреба-тетеревятника, схожий с птенцовой трелью.

Один раз был записан сильно модулированный свист (рис. 43), похожий на птенцовую трель (см. ниже).

**Вокализация при копуляции.** Копуляция у ястреба-тетеревятника сопровождается громкими криками как самца, так и самки. Они вокализируют одновременно и их крики перекрываются (рис. 36), строгой очередности в вокализации нет. Длительность одной копуляции составляет  $10.6 \pm 4.1$  с. В 94% вокализация при копуляции начинается с сигнала самки. Заканчивается сигналом самки в 76% случаев. Число сигналов (подсчет по сигналам самца) варьирует от 5 до 43 ( $29 \pm 9.96$ ).

У трех наблюдаемых пар инициация копуляции отличалась. У пары 1 самец начинает издавать контактный сигнал, самка отвечает (дуэт по 3–4 сигнала), затем начинается копуляция. Сигналы самца и самки отличаются хорошо, вокализируют оба. У пары 4 иницирует спаривание самка, начиная издавать сигналы, аналогичные сигналам по время копуляции. У пары 5 отсутствует дуэт "кек" непосредственно перед копуляцией и длительные сигналы самки. Копуляция происходит без иницирования другими звуками. Самка вокализирует 1–3 раза в начале и 4–5 раз в конце, непосредственно во время копуляции вокализирует только самец.

Сигналы самцов и самок при спаривании сходны по внешнему виду: тональные и слабо модулированные (рис. 44). Однако они хорошо отличаются по всем измеряемым параметрам (рис. 45–47, табл. 5). Звуки самцов выше по частоте, более модулированы и продолжительнее. У обоих полов присутствует шум, у самок его больше, часто даже маскируется тональная структура сигнала.

Две самки (самка 4 и самка 5) издавали сигналы аналогичные сигналам при спаривании ( $p > 0.05$  по всем измеряемым параметрам, Wilcoxon signed-rank test), которые, однако, не приводили к началу копуляции. На рис. 44 Б, представлен такой сигнал от самки 4.

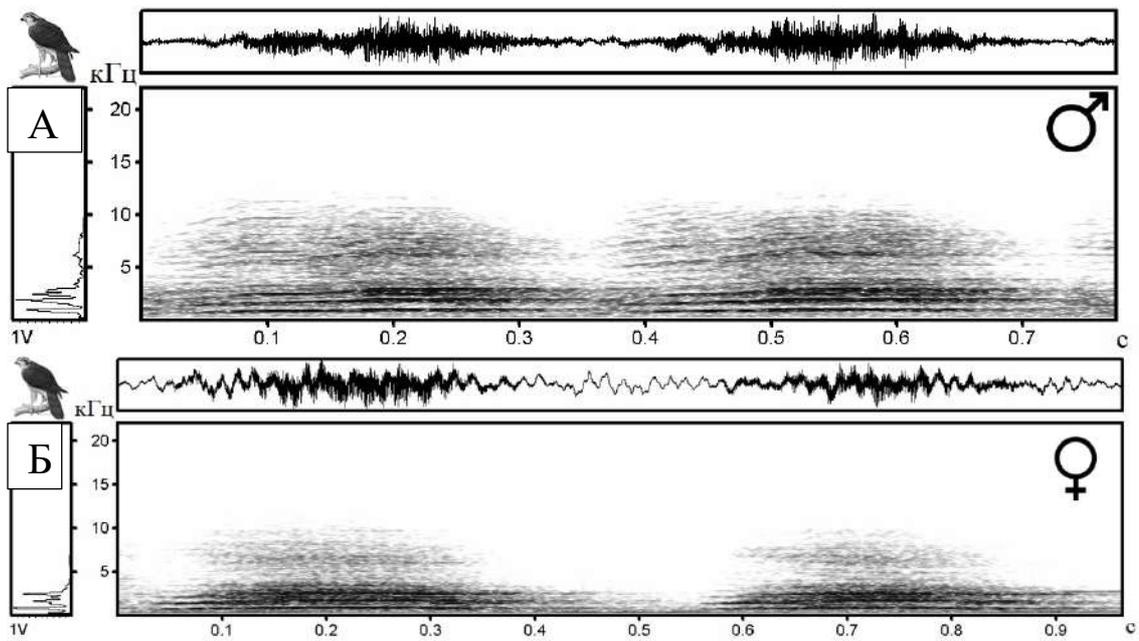


Рис. 44. Вокализация во время копуляции ястреба-тетеревятника . А самец (пара 5), Б самка (пара 4).

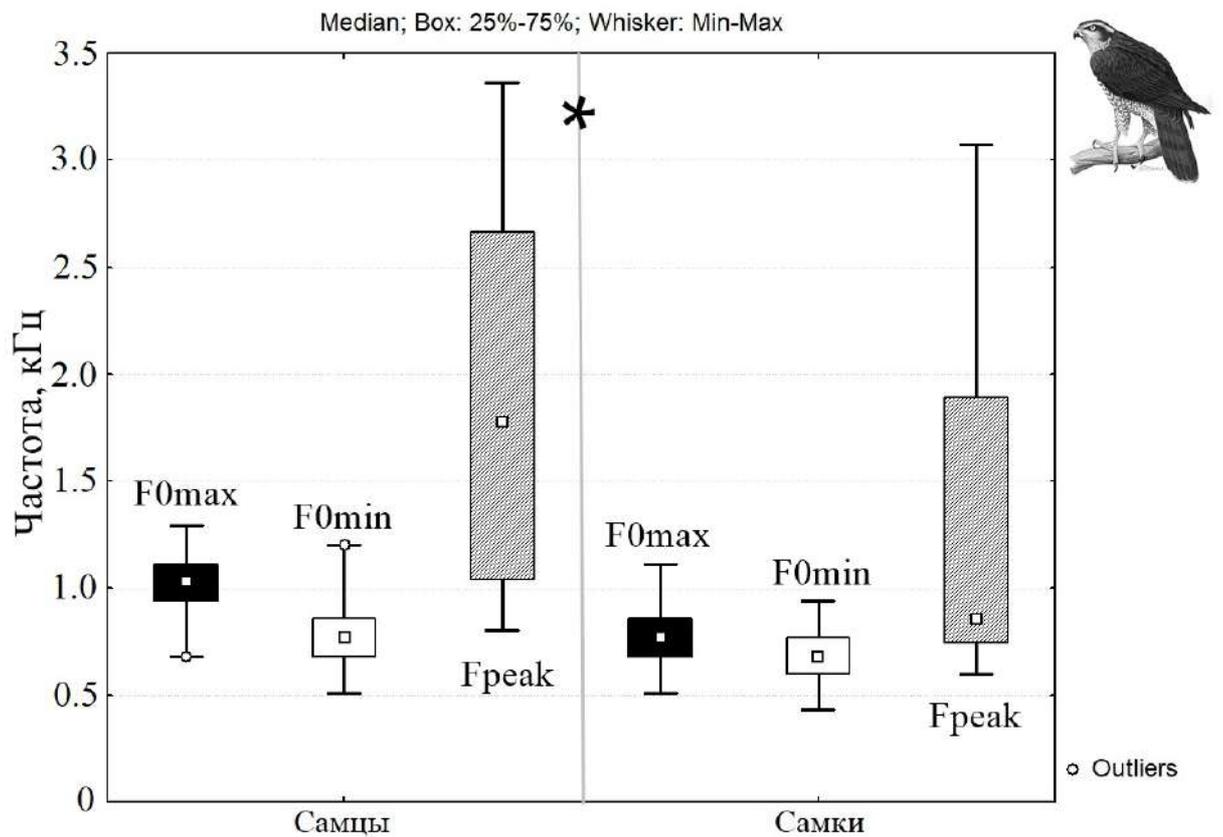


Рис. 45. Основная частота в сигналах при копуляции у самцов и самок ястреба-тетеревятника (N=3, \*  $p < 0.05$ , Mann-Whitney U-test).

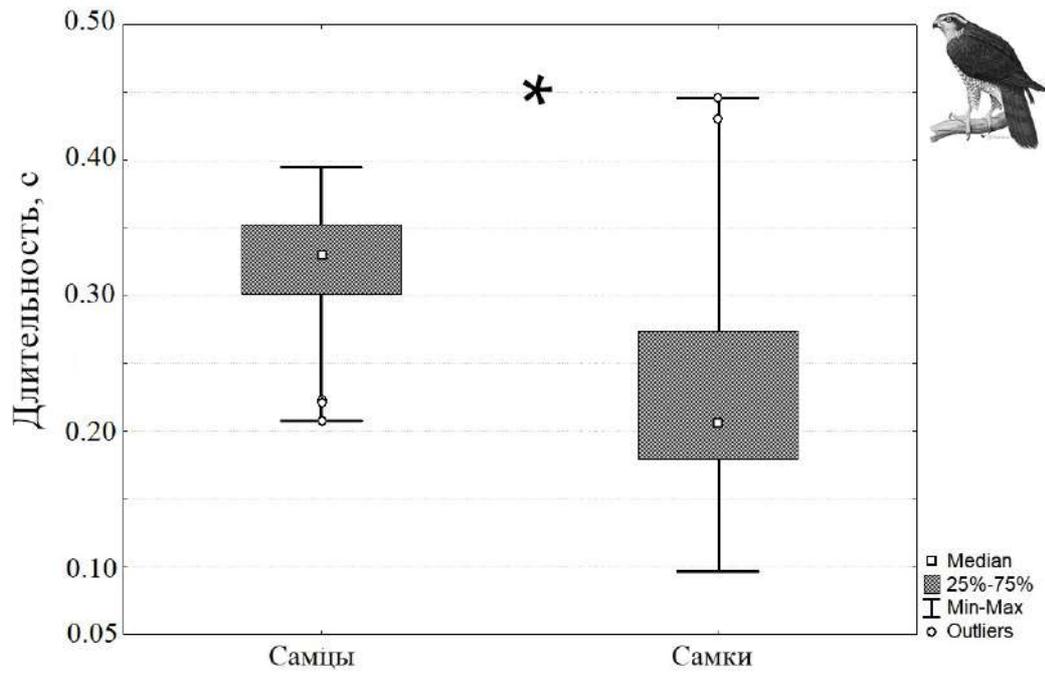


Рис. 46. Длительность сигналов при копуляции у самцов и самок ястреба-тетеревятника (N=3, Mann–Whitney U-test, \* p<0.05).

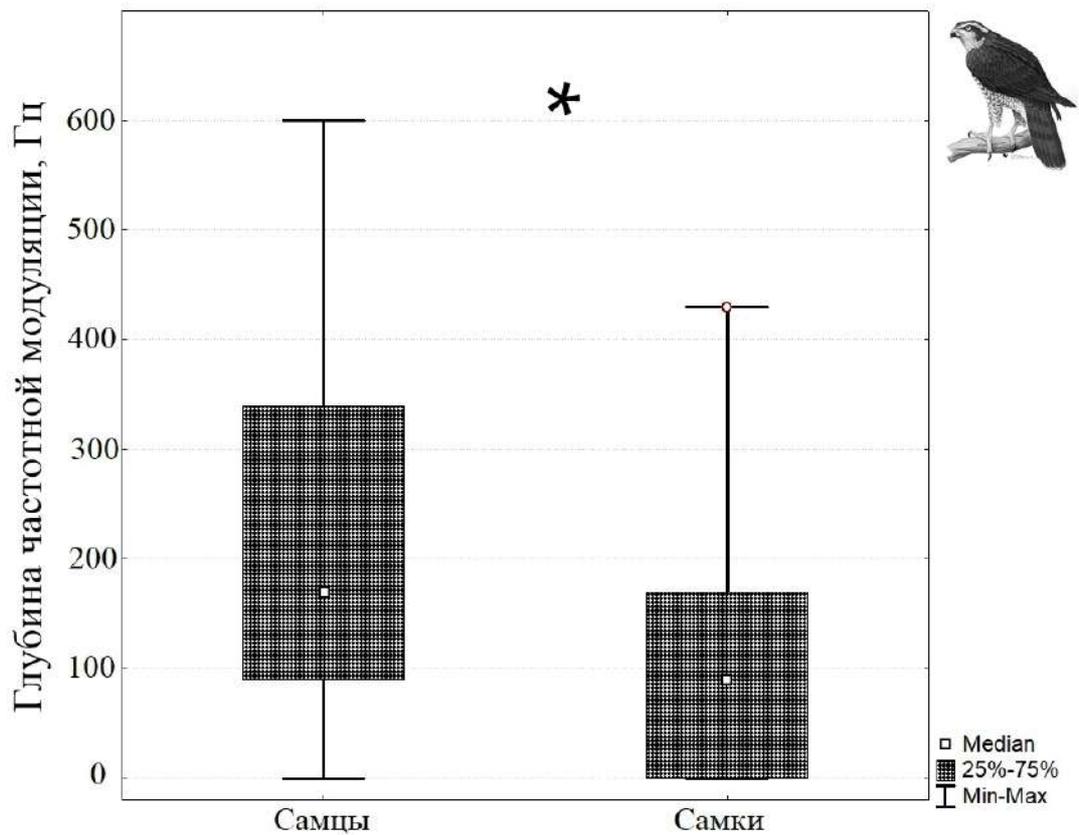


Рис. 47. Глубина частотной модуляции в сигналах при копуляции у самцов и самок ястреба-тетеревятника (N=3, Mann–Whitney U-test, \* p<0.05).

## "Плач" взрослого ястреба-тетеревятника в руках

От одной особи (импринтированный на человека самец, возраст 10 месяцев) была записана дискомфортная вокализация при взятии в руки человеком и надевании клобучка и опутенок. При этом были отмечены два типа вокализации: при простом удержании в руках (без манипуляций) самец издавал простые тональные звуки (сходные по структуре с сигналом выпрашивания пищи и воплями). При надевании опутенок характер вокализации менялся, переходя на свистовые звуки, сходные с птенцовой трелью (рис. 48).

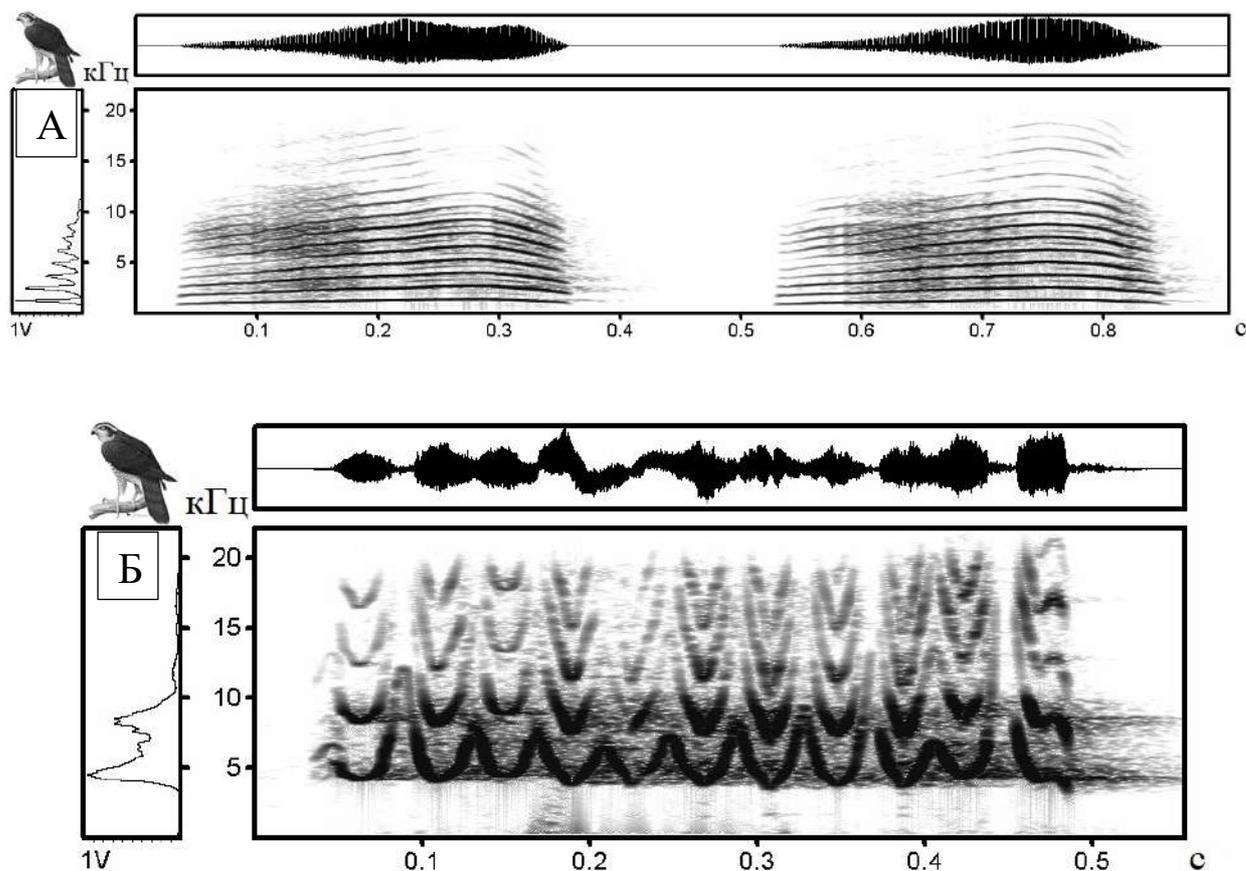


Рис. 48. Вокализация при удержании в руках А тональные звуки ("плач") Б свист.

### III.2. Активность вокализации

Активность вокализации меняется в зависимости от сезона. Наиболее активно ястребы-тетеревятники вокализируют в сезон размножения. В этот период преобладает контактный сигнал "кек" (рис. 49). Однако полностью отсутствуют требовательные вопли самки.

В период осеннего токования появляются требовательные вопли самки. Контактные сигналы также часто используются, но примерно в 2 раза менее интенсивно, чем в сезон

размножения. Сигнал окрикивания, используемый как для защиты территории, так и кладки и птенцов, наиболее часто используется в сезон размножения (более 150 серий окрикиваний в день). В период осеннего токования он не исчезает из репертуара, но частота использования заметно снижается (до 50 серий в день).

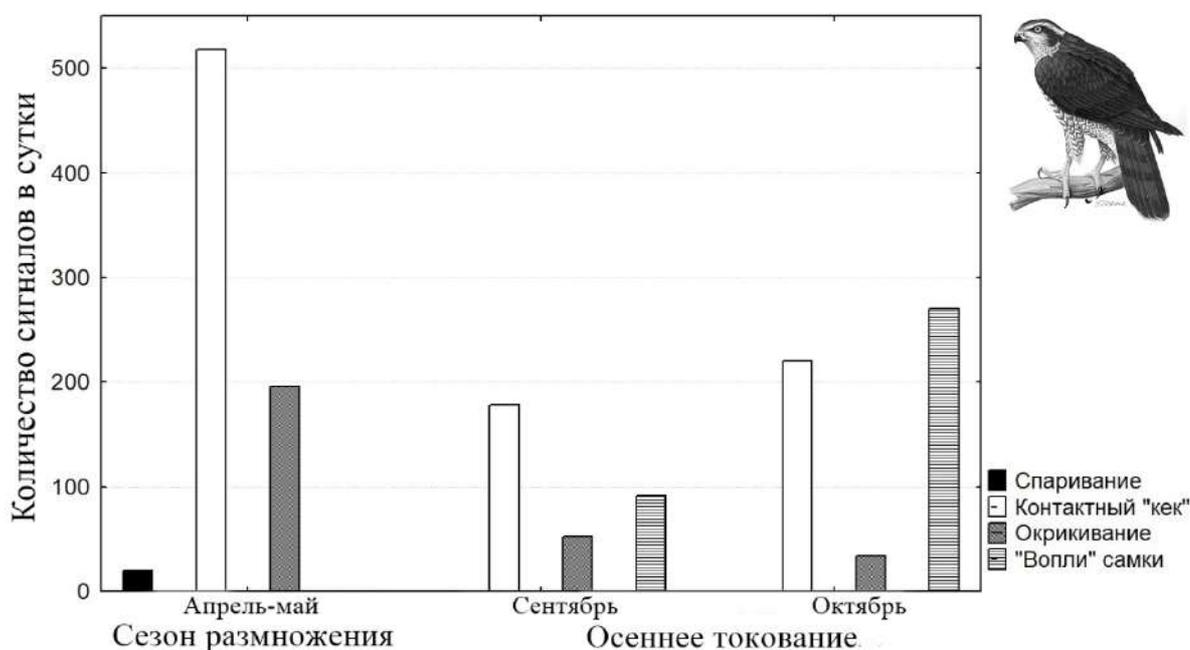


Рис. 49. Активность вокализации в течение года. Представлены средние значения для одной птицы по каждому типу сигнала в сутки. Для окрикивания за 1 принимается серия, а не одиночный звук.

(в анализе участвовали 3 самца и 3 самки из пар 1, 4 и 5).

## ГЛАВА 4. РЕПЕРТУАР И РАЗВИТИЕ ВОКАЛИЗАЦИИ ПТЕНЦОВ

### I. Вокальный репертуар

В птенцовом вокальном репертуаре балобана и ястреба-тетеревятника нами были выделены два типа сигналов: сигнал выпрашивания пищи и сигнал дискомфорта. Оба типа присутствуют в репертуаре птенцов с момента вылупления. У одного птенца ястреба-тетеревятника, который с недельного возраста воспитывался самкой своего вида, в репертуаре появляется "взрослый" сигнал окрикивания. У птенцов сапсана был записан только сигнал выпрашивания пищи. Далее мы подробнее остановимся на каждом типе сигнала для каждого вида.

#### I.1. Балобан

Сигнал выпрашивания (табл. 6, рис. 50) пищи птенцов балобана обращен к кормящему объекту (сотруднику питомника, импринтированной на человека самке-кормилке или самке своего вида в дальнейшем). Это требовательный, протяжный сигнал, направленный на получение корма от кормящего объекта. Основной сигнал в репертуаре птенцов.

Сигнал дискомфорта (табл. 6, рис. 51) птенцы издают чаще всего при испуге (при взятии в руки сотрудником питомника), чувстве холода или при конкуренции за пищу с другими птенцами. Это короткие отрывистые звуки, обычно издаваемые подряд.

Оба сигнала птенцов имеют гармоническую структуру. Основная частота сигнала выпрашивания пищи почти не модулирована или представляет собой слабо выраженный купол. В сигнале дискомфорта основная частота понижается от начала звука к его концу.

Таблица 6. Характеристика сигналов выпрашивания пищи и дискомфорта птенцов балобана. Для характеристики сигнала выпрашивания пищи в анализ включали по 20 звуков от каждого птенца.

Возраст	Птенцы N (звуки)	F0 max (кГц)	F0 min (кГц)	Доминантная частота (кГц)	Частотная модуляция (кГц)	Длительность (с)
<b>Сигнал выпрашивания пищи</b>						
0-9 дней	22	2.41±0.29	1.65±0.23	2.96±0.94	0.76±0.20	0.606±0.10
10-19 дней	10	1.80±0.25	1.21±0.12	2.57±0.77	0.59±0.21	0.540±0.12
20-29 дней	9	1.39±0.24	1.03±0.16	2.74±0.76	0.36±0.15	0.266±0.07
Kruskal-Wallis ANOVA		H=29.4, p<0.001	H=30.3, p<0.001	H=2.7, p=0.257	H=16.6, p<0.001	H=21.2, p<0.001
<b>Сигнал дискомфорта</b>						
0-9 дней	5 (54)	2.93±0.47	1.60±0.25	2.82±1.22	1.33 ±0.20	0.112±0.02
10-19 дней	2 (30)	1.70±0.25	0.67±0.17	2.65±0.77	1.03±0.21	0.112±0.08
20-29 дней	2 (30)	1.61±0.46	0.74±0.18	3.07±1.16	0.87±0.43	0.166±0.05
Kruskal-Wallis ANOVA		H=80.8, p<0.001	H=85.6, p<0.001	H=4.9, p=0.087	H=44.7, p<0.001	H=17.4, p<0.001

Значения представлены как среднее±SD.

В сигнале выпрашивания пищи (рис. 50) птенцов всех возрастов присутствует детерминированный хаос, однако в сигналах птенцов в возрасте 0–9 дней он сосредоточен обычно только в конце звука (рис. 50 А). У старших птенцов хаос распределен равномерно по всему сигналу.

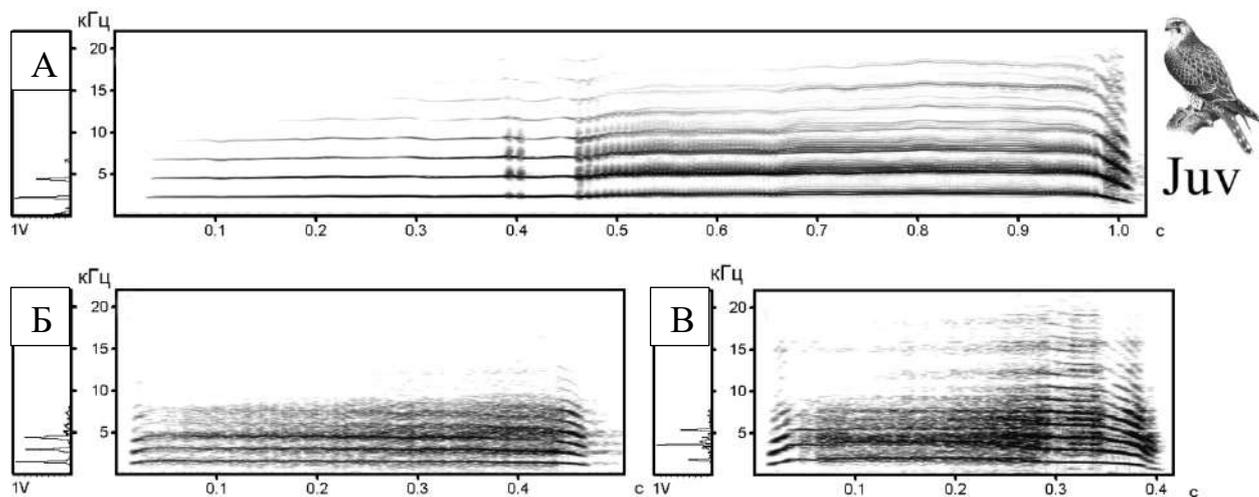


Рис. 50. Сигнал выпрашивания пищи птенцов балобана. А возраст 0–9 дней. Б возраст 10–19 дней, В возраст 20–29 дней.

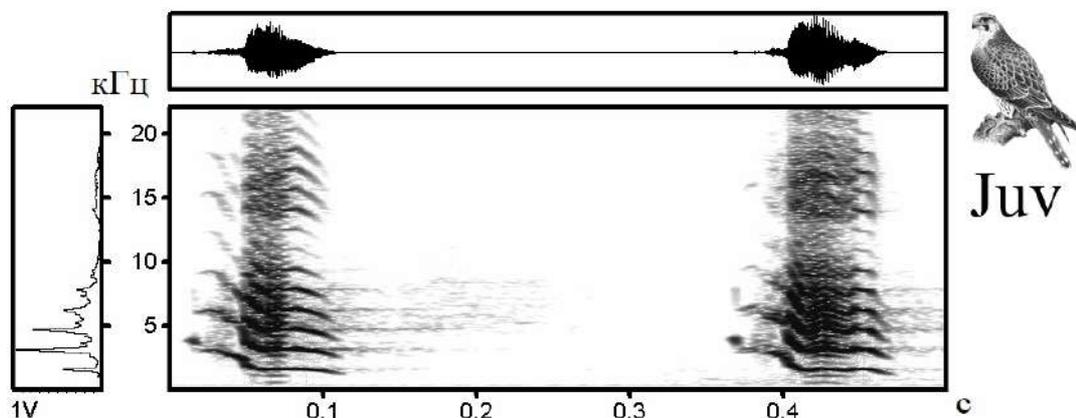


Рис. 51. Сигнал дискомфорта птенца балобана, возраст 6 дней.

## 1.2. Сапсан

У птенцов сапсана нами был записан только сигнал выпрашивания пищи (рис. 52, табл. 7). Так как птенцов выращивали социальными импринтами, сигнал был всегда направлен на человека. Сигнал выпрашивания пищи имеет гармоническую структуру, у птенцов всех возрастов она маскируется шумом. У птенцов в возрасте до двух недель в звуках присутствуют нелинейные феномены, такие как субгармоники и боковые частоты (рис. 52 А). Общая структура сигнала с возрастом не меняется.

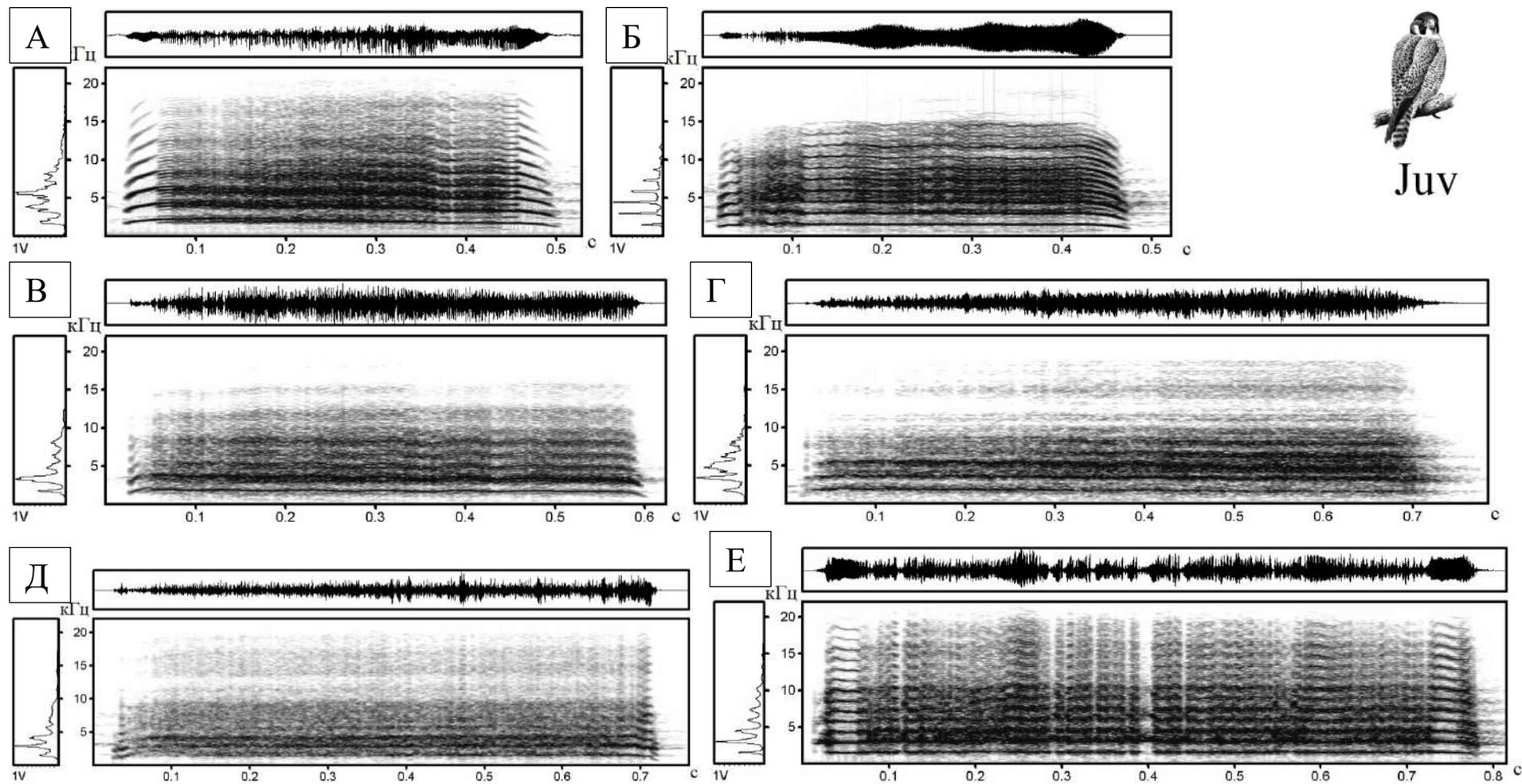


Рис. 52. Сигнал выпрашивания пищи птенцов сапсана А возраст 0–9 дней, Б 10–19 дней, В 20–29 дней, Г 30–39 дней, Д 40–49 дней, Е 60 дней.

Таблица 7. Характеристика сигнала выпрашивания пищи у птенцов сапсана.

Для характеристики сигнала выпрашивания пищи в анализ включали по 20 звуков от каждого птенца.

Возраст, дни	Количество птенцов	F0max, кГц	F0min, кГц	Fpeak, кГц	Длительность, с	Глубина частотной модуляции, кГц
0-9	2	2.23±0.193	1.45±0.162	5.35±1.06	0.574±0.07	0.77±0.220
10-19	3	1.86±0.331	1.09±0.105	3.72±0.650	0.487±0.111	0.78±0.264
20-29	4	1.76±0,181	1.12±0.079	3.31±0.466	0.517±0.109	0.64±0.192
30-39	3	1.86±0.191	1.24±0.162	3.56±0.879	0.776±0.127	0.64±0.214
40-49	3	1.57±0.267	1.18±0.150	3.36±0,755	0.706±0.168	0.40±0.239
60	1	1.54±0.143	1.19±0.133	3.29±0.461	0.683±0,212	0.35±0.094

Значения представлены как среднее±SD.

### 1.3. Ястреб-тетеревятник

Сигнал выпрашивания пищи у птенцов ястреба-тетеревятника также имеет гармоническую структуру, но больше модулирован по частоте (рис. 53, табл. 8). Зашумление сигналов выражено не так сильно, как у птенцов соколов, но также присутствует в звуках птенцов всех возрастов.

Таблица 8. Характеристика сигналов выпрашивания пищи птенцов ястреба-тетеревятника.

Для характеристики сигнала выпрашивания пищи в анализ включали по 20 звуков от каждого птенца.

<b>1. Простой сигнал выпрашивания пищи</b>						
Возраст, дни	Количество птенцов	F0 max (кГц)	F0 min (кГц)	Доминантная частота (кГц)	Глубина частотной модуляции (кГц)	Длительность (с)
0-9	10	3.72±1.11	1.85±0.21	4.21±0.96	1.86±0.890	0.472±0.10
10-19	7	2.95±0.94	2.02±0.73	3..1±0.69	0.89±0.525	0.469±0,15
20-29	6	2.29±0.62	1.57±0.54	2.52±0.52	0.72±0.442	0.440±0.13
30-39	5	2.07±0.67	1.55±0.59	2.26±0.43	0.54±0.363	0.397±0.17
40-49	5	1.94±0.45	1.56±0.47	2.35±0.38	0.396±0.11	0.428±0.08
Kruskal-Wallis ANOVA		H=15.9, p<0.05	H=2.8, p=0.577	H=18.1, p<0.05	H=16.5, p<0.05	H=1.96, p=0.742
<b>2. Двойной сигнал выпрашивания пищи</b>						
Возраст, дни	Сигналы (N=126)	F0 max (кГц)	F0 min (кГц)	Длительность (с)		
10-39	Звук 1	1.48±0.29	1.21±0.21	0.032±0,01		
	Звук 2	2.10±0.64	2.34±0.49	0.374±0.08		
Mann-Whitney U Test	(9 птенцов)	p<0.05 U=0.00	p<0.05 U=0.00	p<0.05 U=0.00		

Значения представлены как среднее±SD.

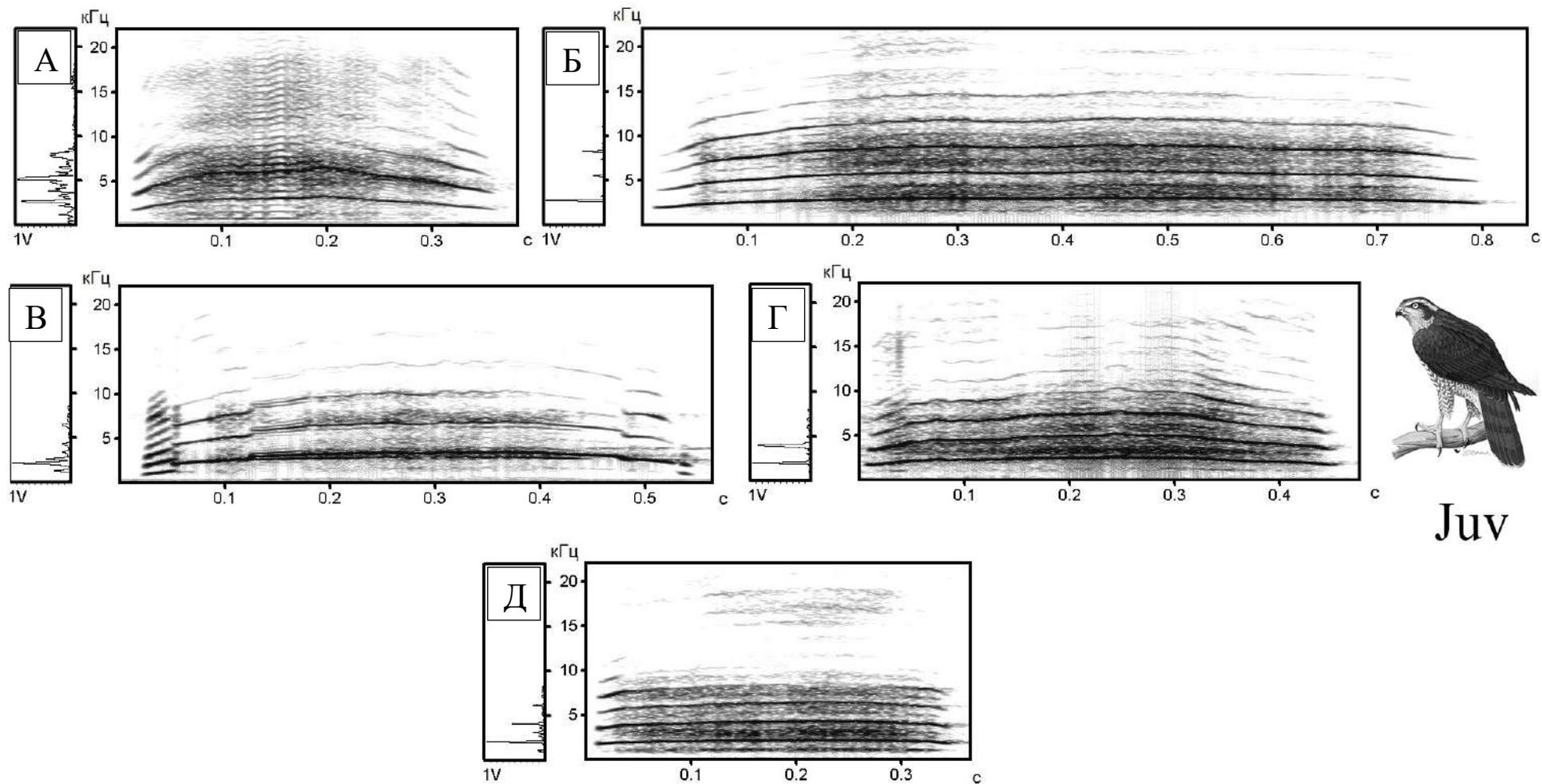


Рис. 53. Сигнал выпрашивания пищи птенцов ястреба-тетеревятника. А возраст 0–9 дней, Б 10–19 дней, В 20–29 дней, Г 30–39 дней, Д 40–49 дней.

Помимо простого сигнала выпрашивания пищи, представленного одиночным звуком (рис. 53) у некоторых птенцов были отмечены "двойные" сигналы (рис. 54): с коротким более низким по частоте элементом перед основным звуком. Двойные сигналы выпрашивания пищи были отмечены у 9 птенцов (5 самцов, 2 самки, у 2 пол неизвестен). Двойные сигналы впервые появляются у птенцов в возрасте от 10 дней и продолжаются до 40 дней. Причем в эти периоды подобные двойные звуки чередуются с обычными, простыми сигналами выпрашивания пищи. Длительность и частотные характеристики основной частоты звука 1 и звука 2 статистически значимо отличаются ( $p < 0.05$ , Mann-Whitney U Test, табл. 8)

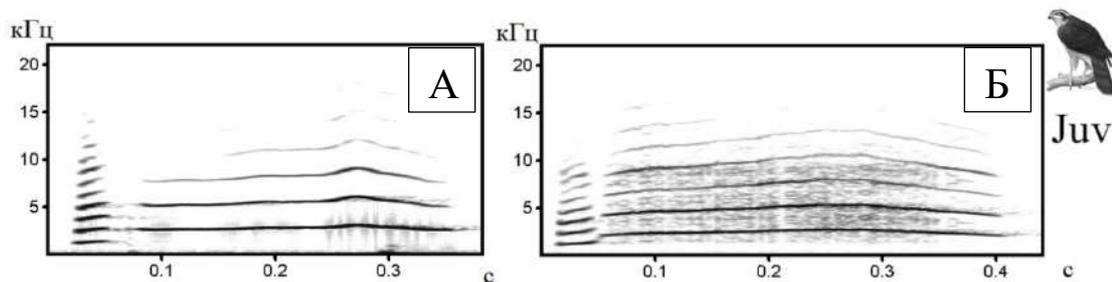


Рис. 54. "Двойной" сигнал выпрашивания пищи птенцов ястреба-тетеревятника А возраст 10–19 дней, Б возраст 20–29 дней.

Сигнал дискомфорта у птенцов ястреба-тетеревятника может быть представлен одиночными сигналами "твит", их серией или трелью (рис. 55). Как и балобаны, ястреба используют сигнал дискомфорта при взятии в руки сотрудником питомника, при испуге, при конкуренции за корм с другими птенцами.

Все типы сигналов дискомфорта сильно модулированы по частоте (табл. 9). Одиночные "твит" встречаются в репертуаре птенцов в возрасте 0–19 дней, наряду с сериями "твитов". Серия может состоять из 2–4 "твит", чаще всего встречается серия из трех "твит".

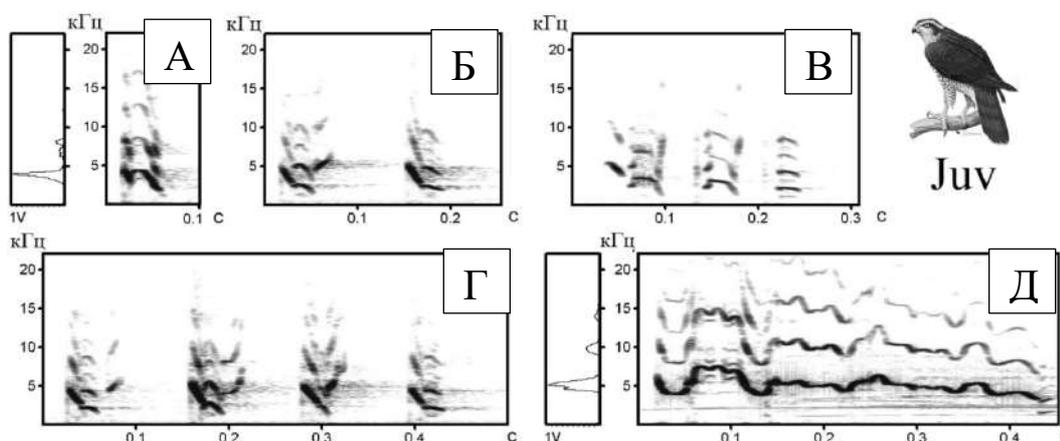


Рис. 55. Сигналы дискомфорта птенцов ястреба-тетеревятника. А одиночный "твит", Б серия из двух "твит", В серия из трех "твит", Г серия из четырех "твит", Д трель.

Трель встречается реже, чем разновидности "твит" (было записано всего 21 трель от 5 птенцов). Как и "твит", трель является признаком дискомфорта птенца. Трель является самым высокочастотным и самым модулированным по частоте сигналом из птенцового репертуара ястреба-тетеревятника и, по-видимому, переходит в репертуар взрослых птиц (рис. 43).

Таблица 9. Характеристика сигналов дискомфорта птенцов ястреба-тетеревятника.

Тип сигнала и возраст	Звуки N (птенцы)	F0 max, кГц	F0 min, кГц	Доминантная частота, кГц	Глубина частотной модуляции, кГц	Длительность, с
<b>Трель</b> (0-49дней)	21 (5)	7.13±1.90	2.86±0.21	5.03 ±0.96	4.27±1.58	0.348 ±0.110
<b>Одиночный "твит"</b> 0-9 дней 10-19 дней	23 (4) 54 (5)	4.76±0.99 3.95±1,25	2.00±0.31 2.07±0.41	4.32±1.02 3.82±1.25	2.75±0.97 1.88±1.07	0.046±0.017 0.051±0.016
Mann-Whitney U Test		p<0.05 U=331.00	p=0.607 U=574.00	p <0.05 U=440.00	p<0.001 U=304.00	p=0.068 U=457.00
<b>Серия из 2 "твит"</b> 10-19 дней	6 (2)	4.76±1.32	2.08±0.45	4.12±0.77	2.74±1.10	0.201±0.02
<b>Серия из 3 "твит"</b> (10-29, 40-49 дней)	30(7)	4.08±1.36	2.16±0.95	3.64±1.28	1.93±1.29	0.242±0.06
<b>Серия из 4 "твит"</b> 0-29 дней	5 (5)	4.45±1,26	2.30±0.89	3.98±0.91	2.15±1.14	0.342±0,09
Kruskal-Wallis ANOVA		H=4.69, p=0.096	H=1.03, p=0.599	H=5.30, p=0.071	H=4.78, p=0.93	H=10.84, p<0.05

Значения представлены как среднее±SD

Иногда птенцы комбинируют сигнал выпрашивания пищи с трелью (рис. 56). Например, в тех случаях, когда другие птенцы пытаются перехватить корм. Трель может вклиниваться в середину сигнала выпрашивания пищи, быть его началом или концом.

Сигнал окрикивания, сходный по структуре с аналогичным сигналом взрослых птиц (рис. 57), был записан только у одного птенца, которого с раннего возраста выращивала самка тетеревятника. У остальных птенцов, которых выращивали социальными импринтами и лишь на короткое время подсаживали к импринтированной на человека самке ястреба-тетеревятника, такой сигнал не был не только не записан, но даже ни разу не отмечен в репертуаре.

Характеристики сигнала окрикивания у птенца (возраст 23 дня):  $F0_{max}$   $1.20 \pm 0.06$  кГц,  $F0_{min}$   $1.11 \pm 0.069$  кГц,  $F_{peak}$   $2.49 \pm 0.138$  кГц, длительность  $0.112 \pm 0.008$  с, глубина частотной модуляции  $90 \pm 57.3$  Гц (значения представлены как среднее  $\pm$  SD).

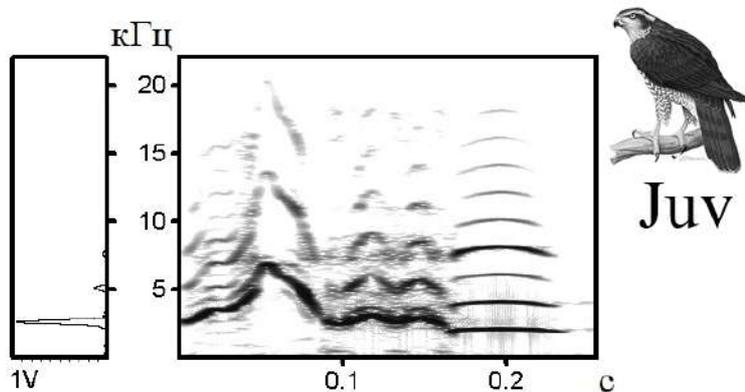


Рис. 56. Комбинированный сигнал ястреба-тетеревятника. Первая часть – трель, вторая – сигнал выпрашивания пищи.

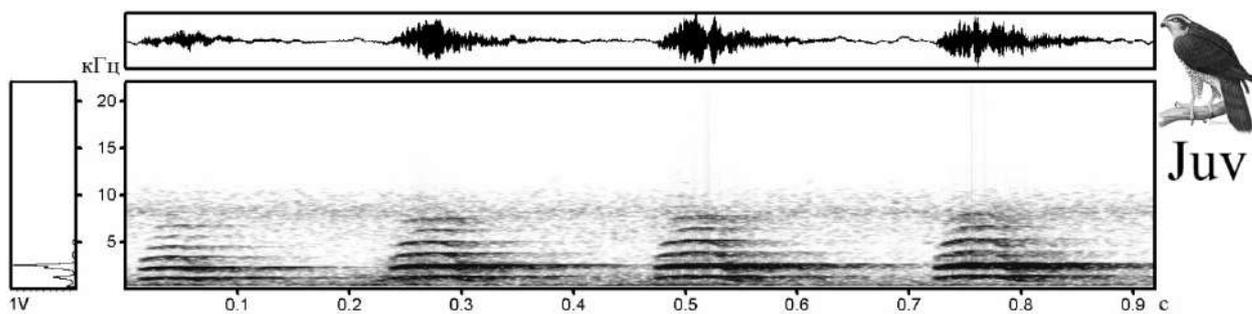


Рис. 57. Сигнал окрикивания у птенца ястреба-тетеревятника (возраст 23 дня).

## **II. Изменение частотно-временных параметров в онтогенезе**

### **II.1. Сигнал выпрашивания пищи**

При рассмотрении изменений частотно-временных параметров в онтогенезе наше внимание было сконцентрировано на сигналах выпрашивания пищи, так как именно этот сигнал птенцы используют чаще всего.

#### **II.1.1. Балобан и сапсан**

У балобана изменения частотно-временных характеристик было прослежено до возраста 29 дней (из-за особенности выращивания птенцов), у сапсана – до 60 дней. У птенцов обоих видов соколов основная частота сигнала выпрашивания пищи понижается с возрастом (с 1.65–2.41 кГц до 1.39–1.03 кГц у балобана и 1.45–2.23 кГц до 1.19–1.54 кГц у сапсана, рис. 58).

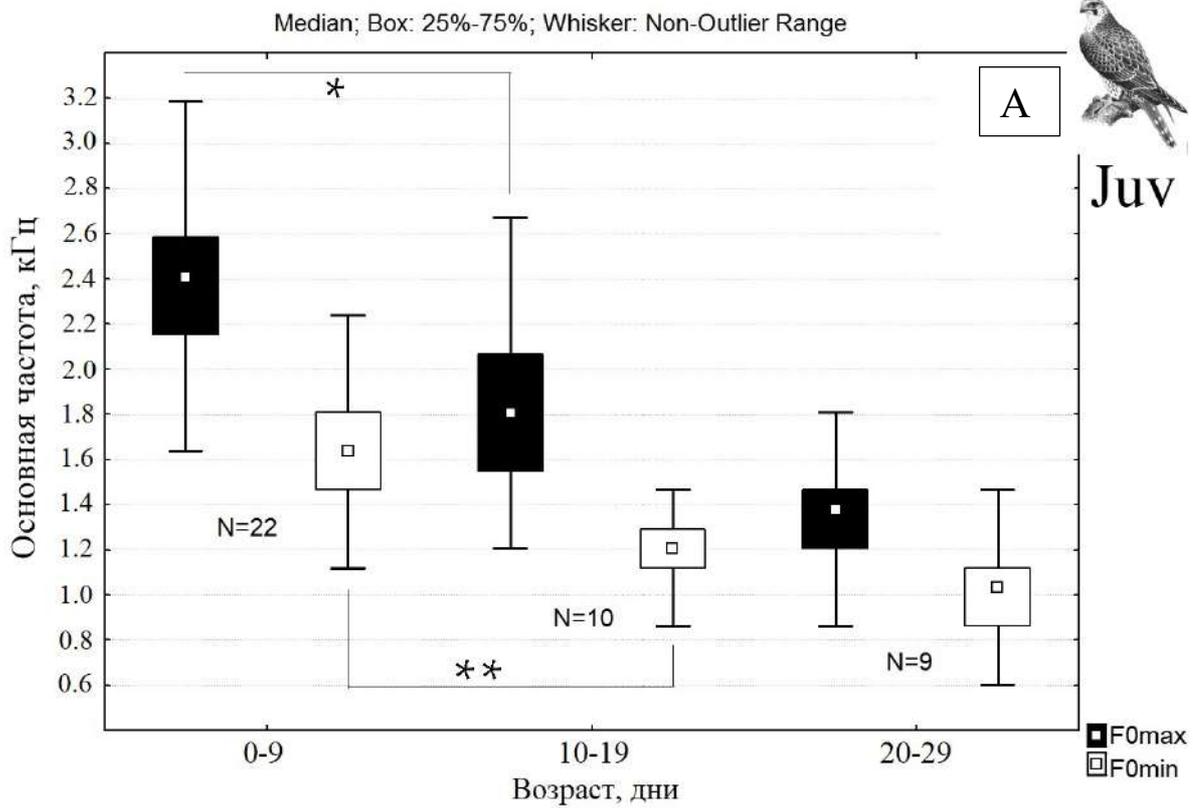
Доминантная частота сигнала выпрашивания пищи (F<sub>peak</sub>) у птенцов балобана не изменяется с возрастом (2.96±0.94 кГц в возрасте 0–9 дней и 2.74 ±0.76 кГц в возрасте 20–29 дней). У птенцов сапсана доминантная частота сигнала понижается по мере взросления птенцов (с 5.35 ±1.06 кГц до 3.29±0,461 кГц), но в любом возрасте остается выше, чем у птенцов балобана, хотя значения основной частоты сигналов у них сопоставимы. Статистический анализ для птенцов сапсана не проводили из-за маленькой выборки. Графики изменения доминантной частоты для птенцов балобана и сапсана представлены в приложении 5.

Длительность сигнала выпрашивания пищи у птенцов балобана (рис. 59 А) с возрастом понижается (с 0.606 с до 0.266 с), у птенцов сапсана, наоборот, имеет тенденцию к увеличению до 30–39 дней (с 0.574 с до 0.776 с), затем понижается до 0.683 с в возрасте 60 дней (рис. 59 Б).

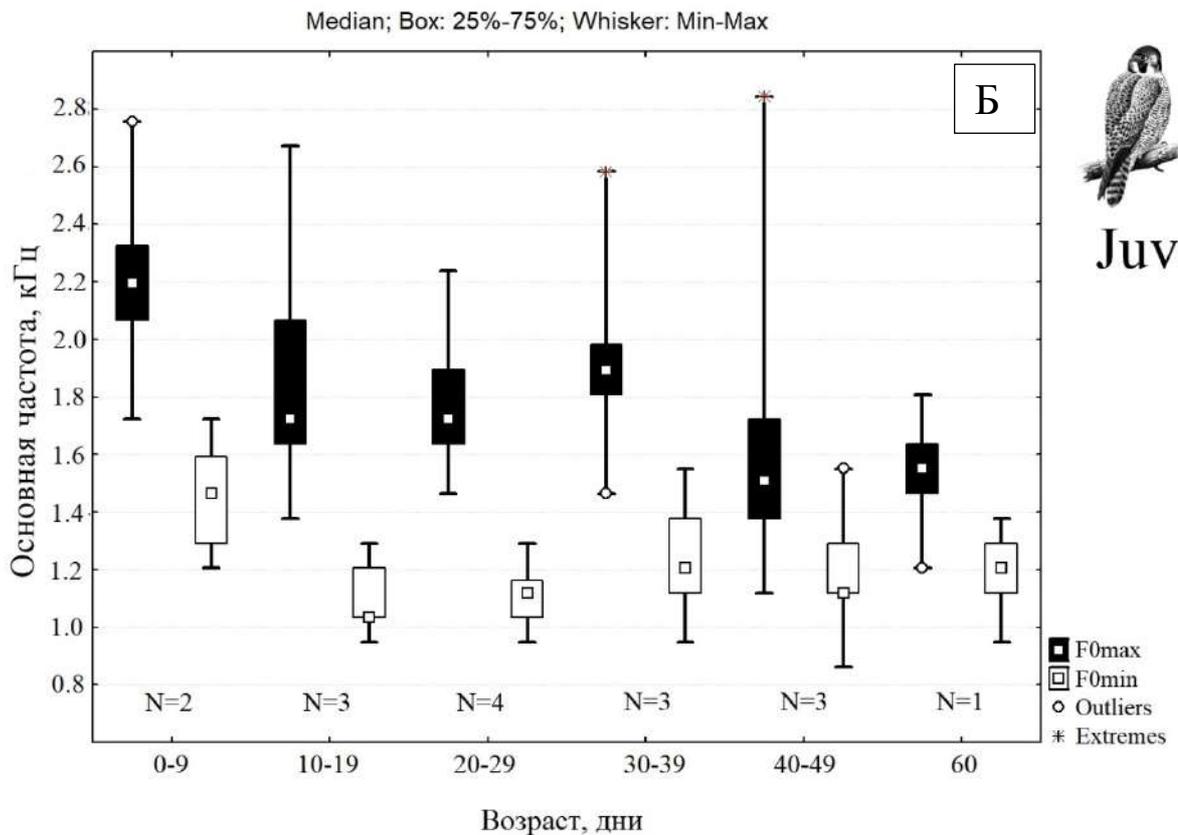
Глубина частотной модуляции в сигнале выпрашивания пищи сходным образом уменьшается с возрастом у птенцов обоих видов соколов (с 760 Гц до 360 Гц у балобана и с 770 Гц до 350 Гц у сапсана, см. табл. 6 и 7).

#### **II.1.2. Ястреб-тетеревятник**

В сигнале выпрашивания пищи птенцов ястреба-тетеревятника основная частота также постепенно понижается по мере взросления птенцов. Причем максимум основной частоты изменяется сильнее (с 3.72 ±1.11 кГц в возрасте 0–9 дней до 1.94±0.45 кГц в возрасте 40–49), чем минимум (с 1.85±0,21 кГц до 1.56±0.47 соответственно), который понижается незначительно с момента вылупления до покидания птенцами гнезда (рис. 60).



Juv



Juv

Рис. 58. Изменение частотных характеристик сигнала выпрашивания пищи у птенцов двух видов соколов  
 А балобан, Б сапсан.  
 (\*  $p < 0.05$ , Kruskal-Wallis ANOVA).

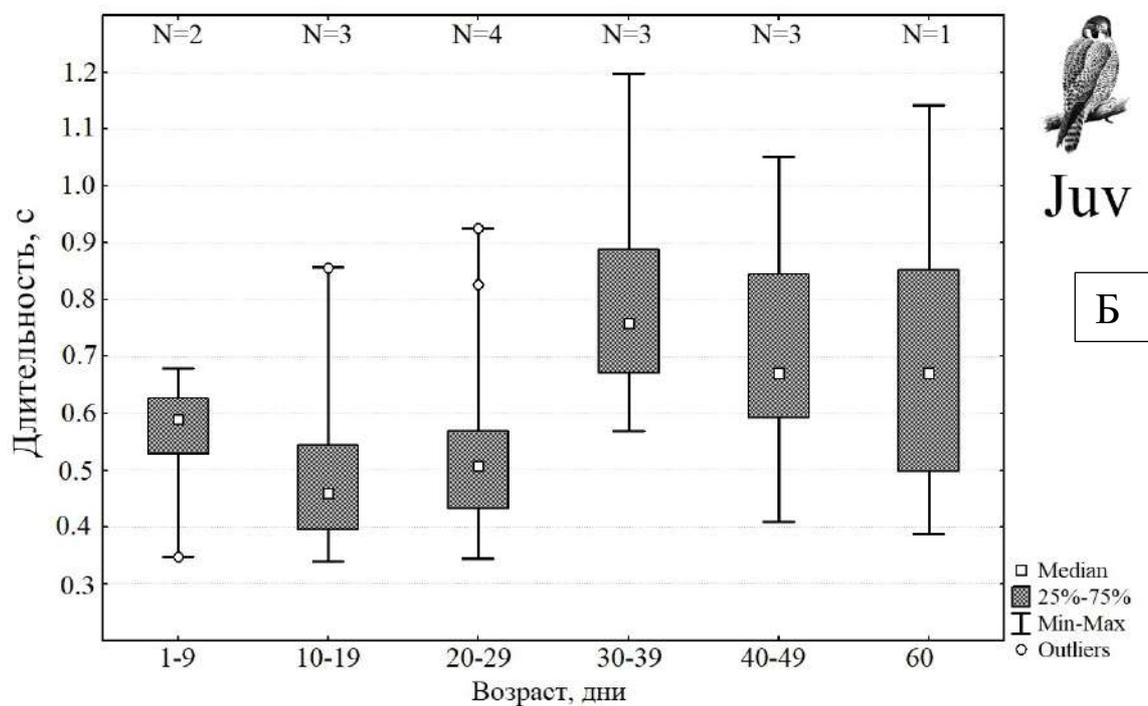
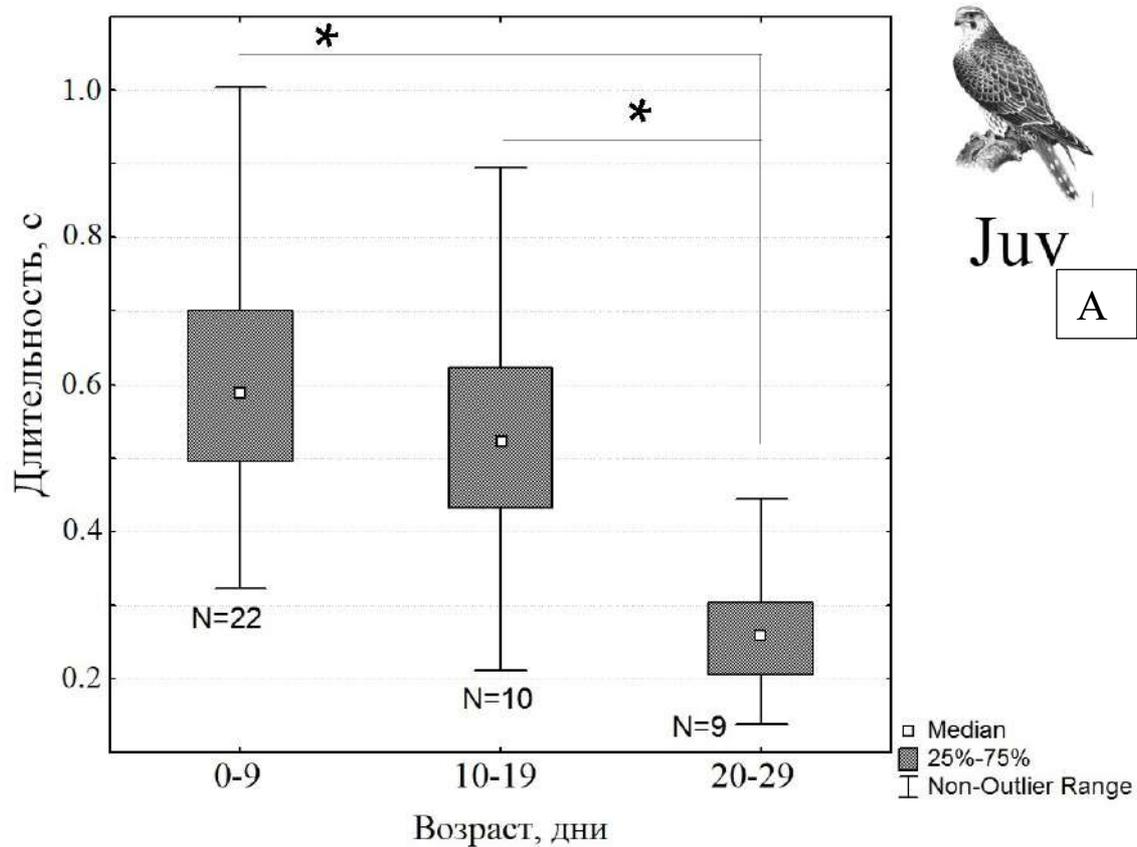


Рис. 59. Изменение длительности сигнала выпрашивания пищи у птенцов двух видов соколов

А балобан, Б сапсан.

(\*  $p < 0.05$ , Kruskal-Wallis ANOVA).

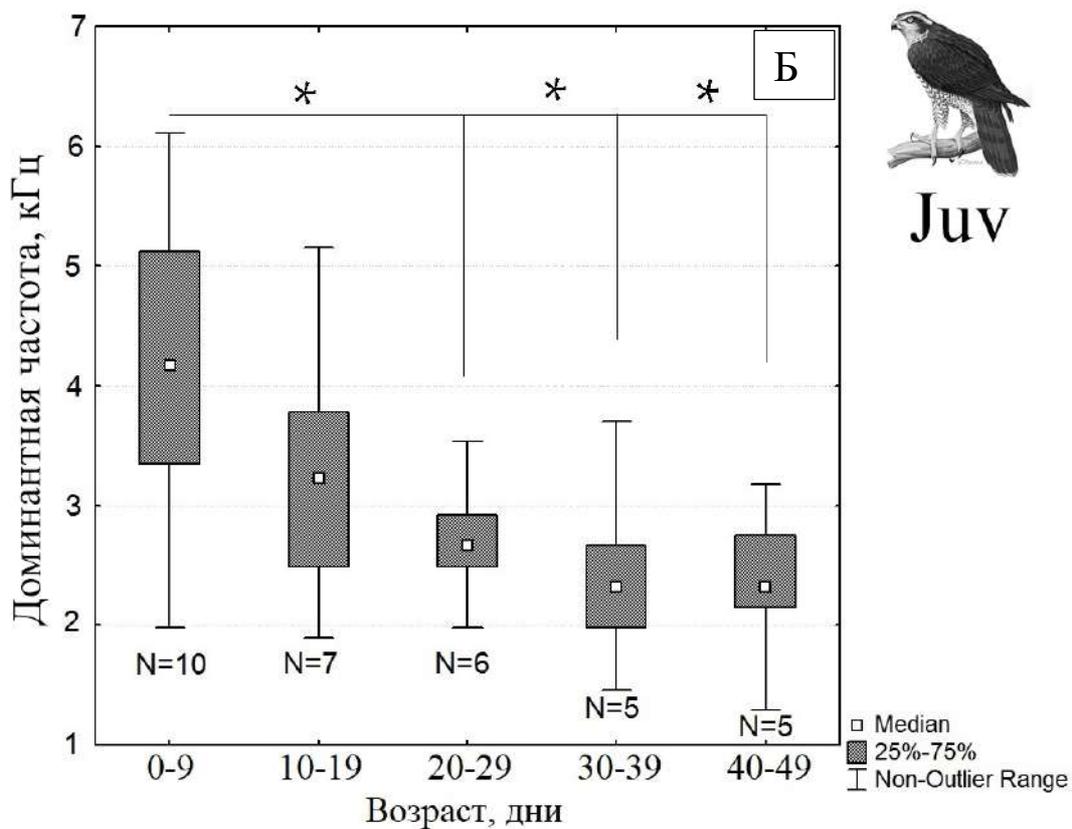
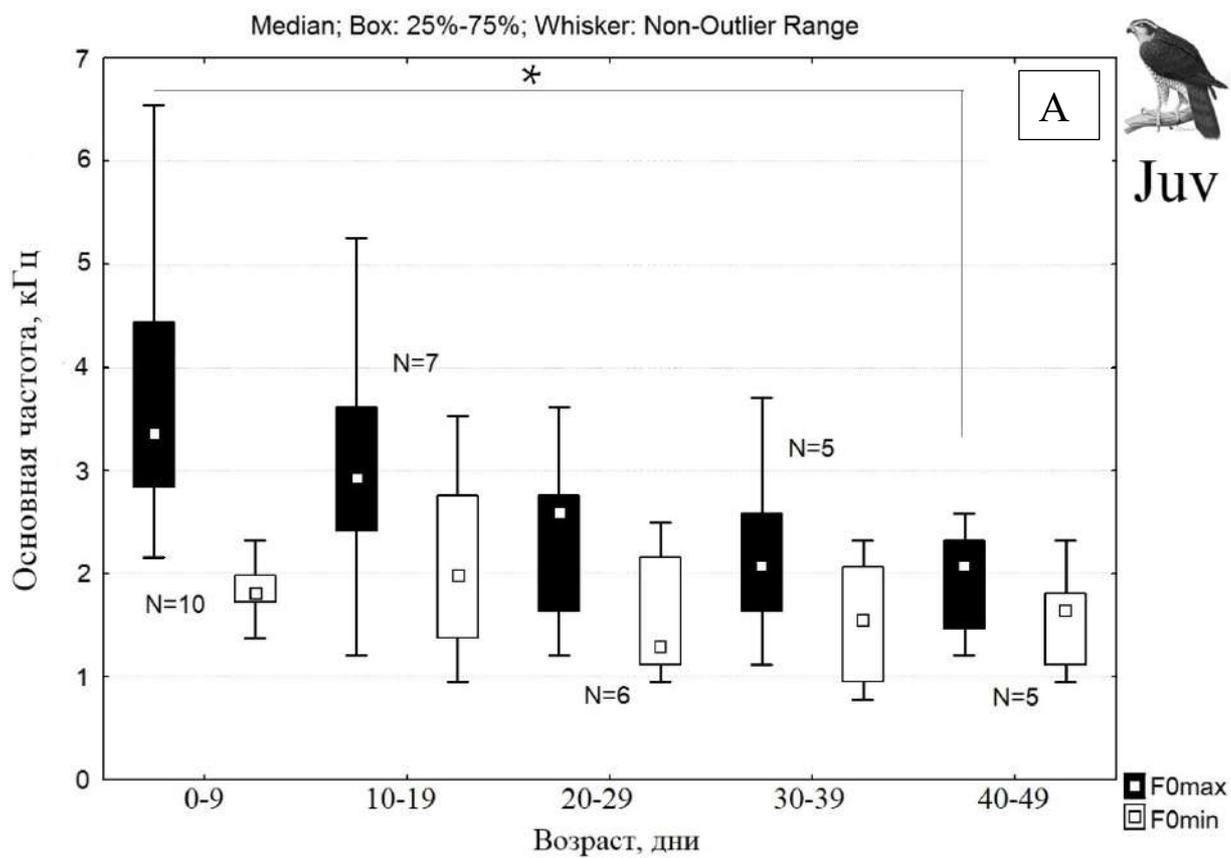


Рис. 60. Изменение частотных характеристик сигнала выпрашивания пищи у птенцов ястреба-тетеревятника

А основная частота, Б доминантная частота.

(\*  $p < 0.05$ , Kruskal-Wallis ANOVA).

Как и в сигналах выпрашивания пищи сапсана, у птенцов ястреба-тетеревятника доминантная частота сигнала с возрастом понижается (рис. 60, Б). Длительность сигнала выпрашивания пищи, в отличие от обоих видов соколов, не изменяется (приложение 6). Однако длительность сигналов различаются у птенцов разного пола: у самок сигнал более протяженный, чем у самцов (рис. 61).

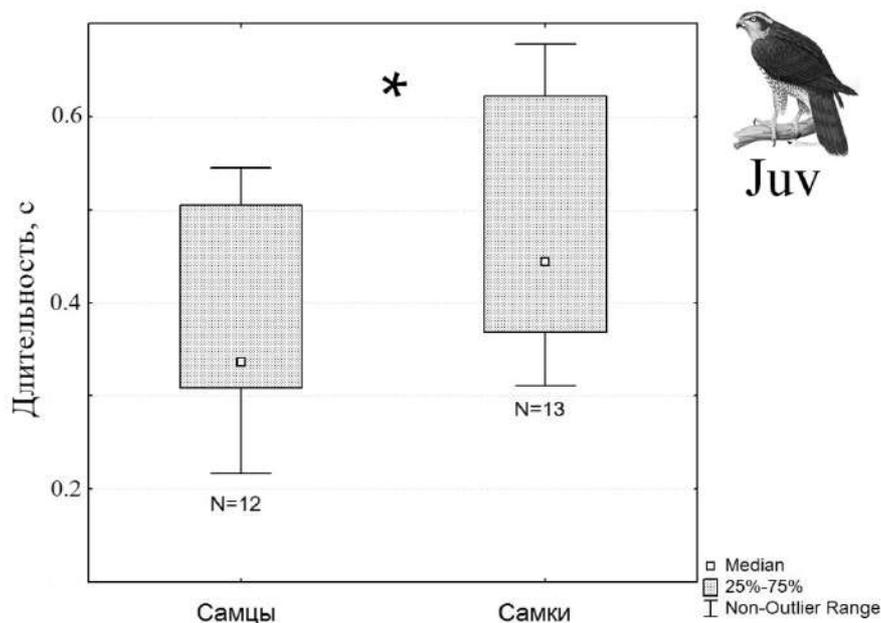


Рис. 61. Длительность сигналов выпрашивания пищи у птенцов ястреба-тетеревятника (возраст 0–49 дней).

\*  $p < 0.05$ ,  $U = 33.0$ , Mann-Whitney U Test

Глубина частотной модуляции сигнала выпрашивания пищи у птенцов тетеревятника меняется сходным образом с данным сигналом у соколов: понижается с возрастом с 1.7 кГц до 0.388 кГц.

## II.2. Сигнал дискомфорта

Частотно-временные характеристики сигнал дискомфорта птенцов **балобана** ( $F0_{max}$ ,  $F0_{min}$ , глубина частотной модуляции и длительность) с возрастом изменяются (табл. 6). Значения частотных характеристик уменьшаются, длительность же, наоборот, увеличивается.

У **ястреба-тетеревятника** в одиночном "твит" уменьшаются значения максимальной основной частоты ( $F0_{max}$ ), пиковой частоты ( $F_{peak}$ ) и глубины частотной модуляции (табл. 8). Трелей и серий из "твит" было записано недостаточно, чтобы провести подобное сравнение и для них.

У птенцов **сапсана** ни одного сигнала дискомфорта записано не было.

### II.3. Нелинейные феномены в сигнале выпрашивания пищи.

В сигналах выпрашивания пищи обоих видов соколов и ястреба-тетеревятника были отмечены 3 типа нелинейных феноменов: детерминированный хаос, субгармоники и сайдебанды (или боковые частоты).

Во всех возрастных периодах для всех видов самым часто встречающимся нелинейным феноменом является детерминированный хаос, который присутствует в 67.5%–100.0% сигналах выпрашивания пищи балобана, 85.0%–100.0% сигналах сапсана и в 75.8%–98.0% сигналах выпрашивания пищи ястреба тетеревятника. Наименьший процент нелинейных феноменов приходится на первые 10 дней жизни у балобана и ястреба-тетеревятника. У сапсана же наоборот, у самых младших птенцов в звуках самый высокий процент нелинейных феноменов. С возрастом у сапсана понижается присутствие боковых частот и субгармоник в звуках, но шум сохраняется, вплоть до 100% в старшем возрасте. Процент сайдебанд в сигналах балобана снижается по мере взросления птенца, процент субгармоник, наоборот, растет. В сигналах выпрашивания пищи ястреба-тетеревятника процент и субгармоник, и сайдебанд меняется от возраста к возрасту без ярко выраженной тенденции (табл. 10).

Таблица 10. Процент присутствия нелинейных феноменов в сигнале выпрашивания пищи птенцов балобана и ястреба-тетеревятника.

Вид	Возраст, дни	N сигналов	Детерминированный хаос, %	Субгармоники %	Сайдебанды %
Балобан	0-9	440	67.5	7.9	66.8
	10-19	200	100.0	19.0	33.5
	20-29	180	90.0	18.9	8.3
Сапсан	0-9	40	97.5	80.0	82.5
	10-19	60	95.0	76.3	67.5
	20-294	80	96.7	51.7	46.7
	30-39	60	85.0	38.8	76.3
	40-49	60	100.0	1.0	0
	60	20	100.0	0	0
Ястреб-тетеревятник	0-9	200	75.8	3.0	19.5
	10-19	140	80.7	2.9	26.4
	20-294	120	97.5	20.8	26.0
	30-39	100	82.0	1.0	29.0
	40-49	100	98.0	89.0	15.0

N=число сигналов, по 20 от каждого птенца.

### III. Сравнение частотных характеристик сигнала выпрашивания птенцов с сигналами из репертуара взрослых птиц

#### III.1. Балобан

Для сравнения вокализации птенцов и взрослых, мы выбрали два сигнала: выпрашивания пищи у птенцов и требовательный вопль взрослых особей. Сигналы имеют общую структуру (рис. 62) и несут общую функцию требования. Скорее всего, взрослый вопль как раз преобразуется из птенцового сигнала выпрашивания пищи.

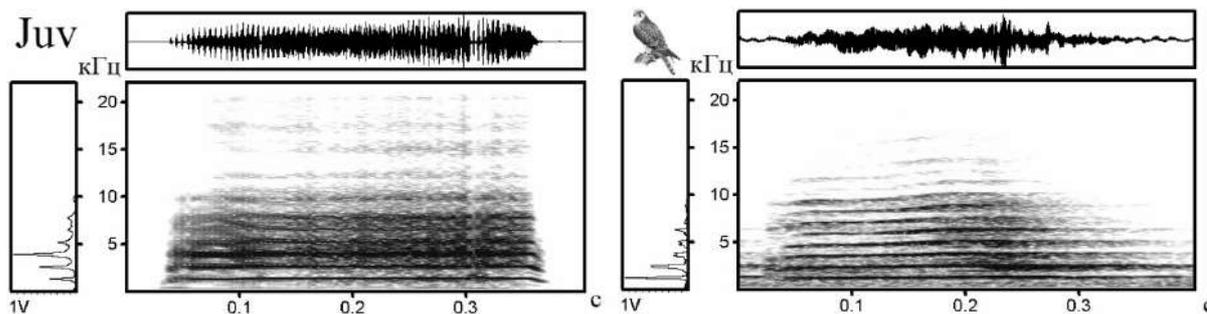


Рис. 62. А Сигнал выпрашивания пищи птенца балобана, Б собственно вопль взрослой особи.

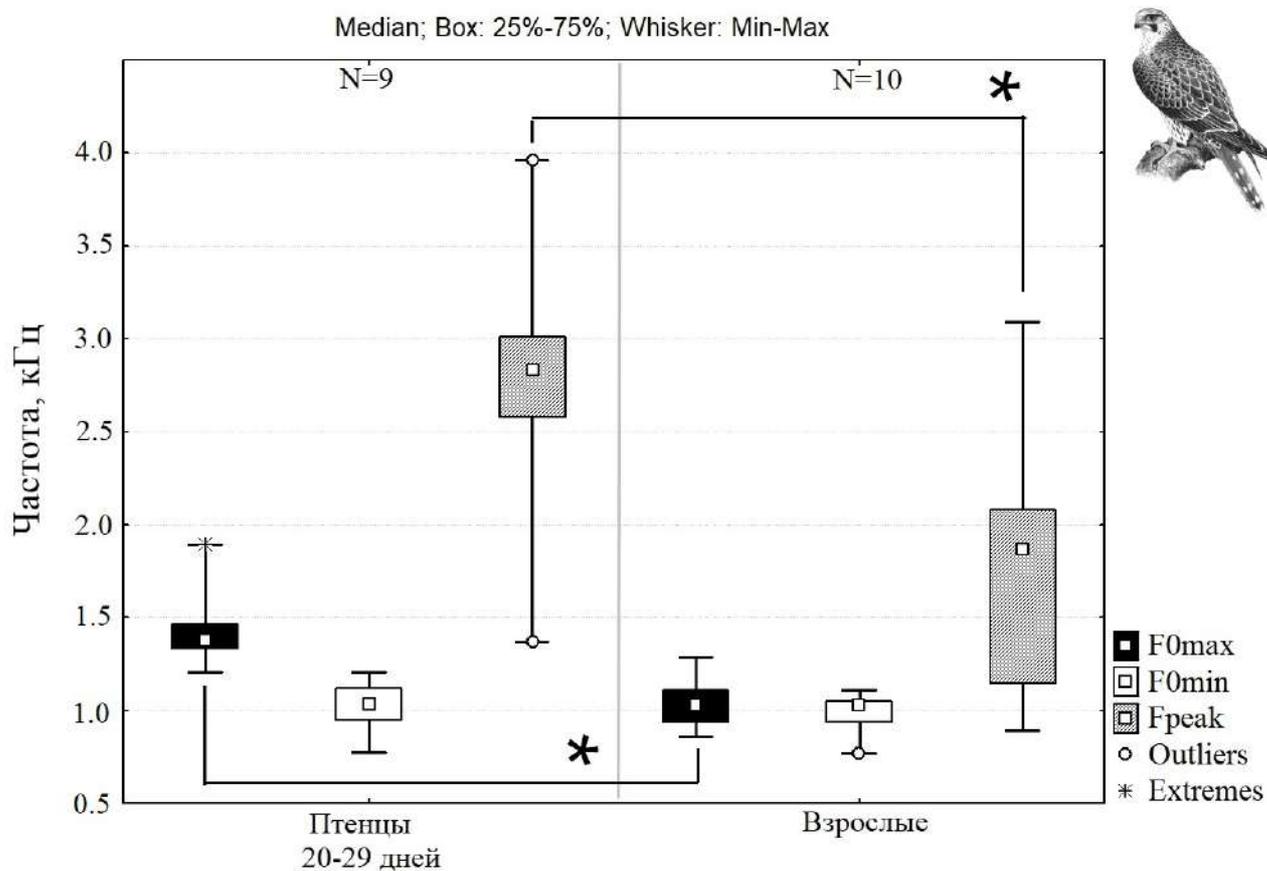


Рис. 63. Частотные характеристики сигнала выпрашивания пищи птенцов балобана и собственно воплей взрослых особей. (\*  $p < 0.05$ , Mann-Whitney U Test)

Максимум основной частоты и доминантная частота сигналов у птенцов и взрослых имеет статистически значимые различия (рис. 63, табл. 11). Однако значения основной частоты птенцы еще задолго до вылета из гнезда (возраст 20–29 дней) уже близки к основной частоте взрослых особей. Доминантная частота в сигналах птенцов располагается на второй гармонике, у взрослых особей редко выше первой.

Таблица 11. Частотные характеристики сигналов птенцов старшего возраста (выпрашивание пищи) и взрослых особей (собственно вопли) у балобана.

	Количество особей	F0max, кГц	F0min, кГц	Fpeak, кГц
Птенцы	9	1.39±0.24	1.03±0.16	2.74±0,76
Взрослые	10	1.06±0.10	1.01±0.12	1.70±0.61
Mann-Whitney U Test		p<0,001 U=2,0	p=0,235 U=79,0	p=0,0005 U=2,0

Значения представлены как среднее ±SD

### III.2. Ястреб-тетеревятник

Сравнение частотных характеристик птенцов и взрослых у ястреба-тетеревятника можно провести по двум сигналам: выпрашиванию пищи птенцов и воплю самок, а также окрикиванию птенца и взрослых особей. Характеристики сигналов представлены в таблице 12. Для сигнала окрикивания статистический анализ не проводили, т.к. сигнал был записан только от одного птенца.

Таблица 12. Сравнение вокализации птенцов и взрослых особей у ястреба-тетеревятника.

	Количество особей	F0max, кГц	F0min, кГц	Fpeak, кГц
<b>Выпрашивание пищи птенцов и вопли взрослых самок</b>				
Птенцы (40-49 дней)	5	1.94±0.45	1.56±0.47	2.35±0.38
Взрослые	5	1.63±0.462	1.13±0,272	2.50±0.629
Mann-Whitney U Test		p<0,0001, U=8497	p<0,0001, U=3386,5	p=0,7427, U=11778
<b>Окрикивание у птенца и взрослых особей</b>				
Птенцы	1 (23 дня)	1.2±0.06	1.11±0,07	2.49±0.137
Взрослые самки	6	1.37±0.176	1.26±0.168	2.34±0.489
Взрослые самцы	6	1.49±0.259	1.37±0.246	

Значения представлены как среднее±SD

Сигнал выпрашивания пищи у старших птенцов (готовящихся или уже покинувших гнездо) выше требовательных воплей самок по основной частоте, но уже не отличается по доминантной частоте (рис. 64, 65)

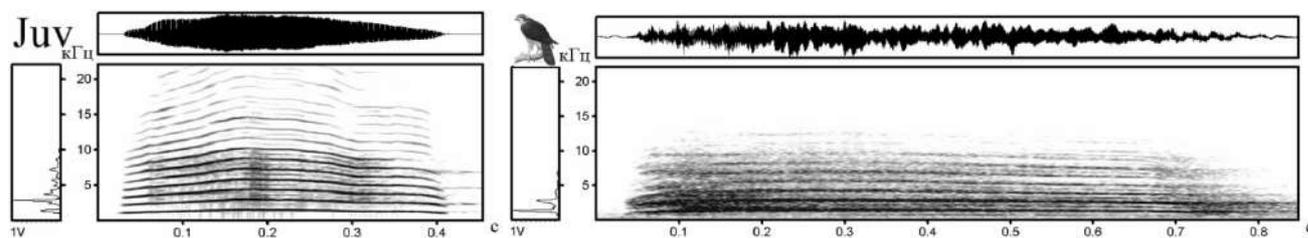


Рис. 64. А сигнал выпрашивания пищи птенца ястреба-тетеревятника, Б вопль взрослой самки.

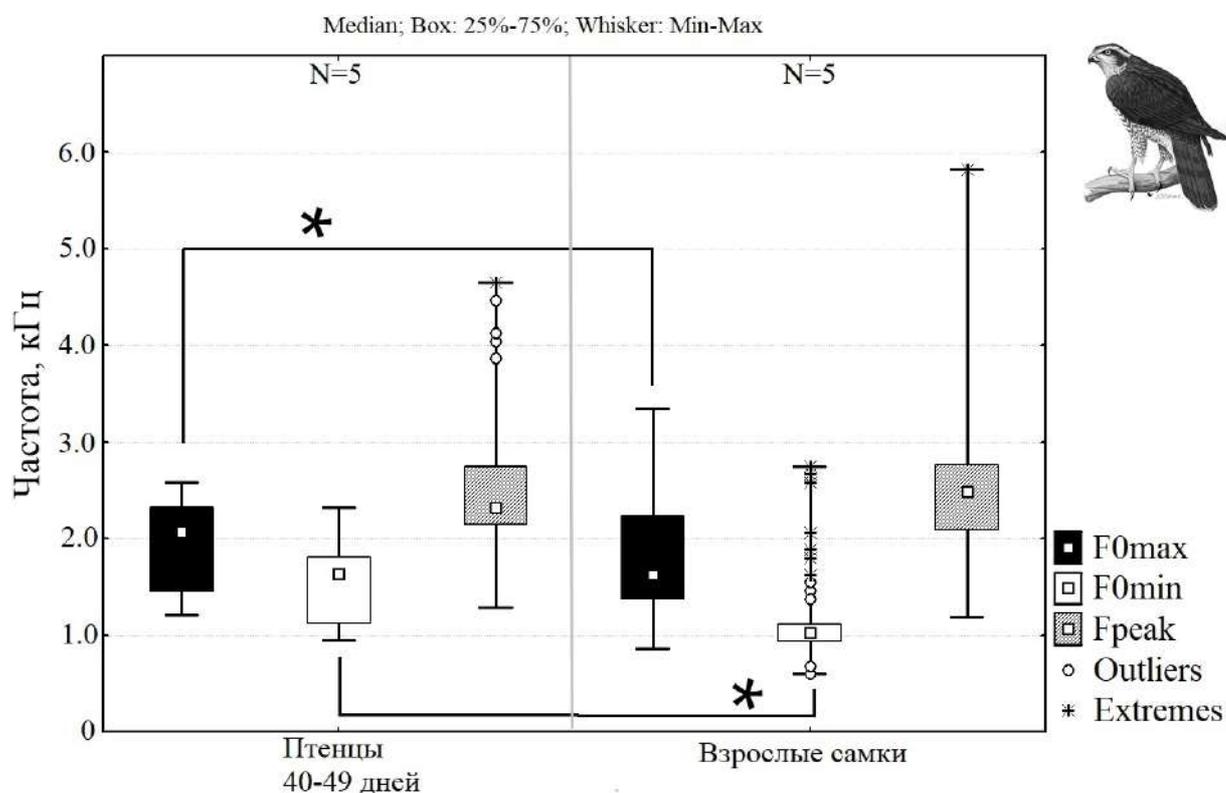


Рис. 65. Частотные характеристики сигнала выпрашивания пищи птенцов ястреба-тетеревятника и требовательные вопли взрослых самок.

(\*  $p < 0.05$ , Mann-Whitney U Test)

Сигнал окрикивания, записанный у единственного птенца ястреба-тетеревятника, ниже по частоте, чем у взрослых особей (как самцов, так и самок). По структуре он очень сходен с сигналами у взрослых птиц, но практически лишен шума и других нелинейных феноменов, присутствующих в сигнале окрикивания у взрослых птиц (рис. 66).

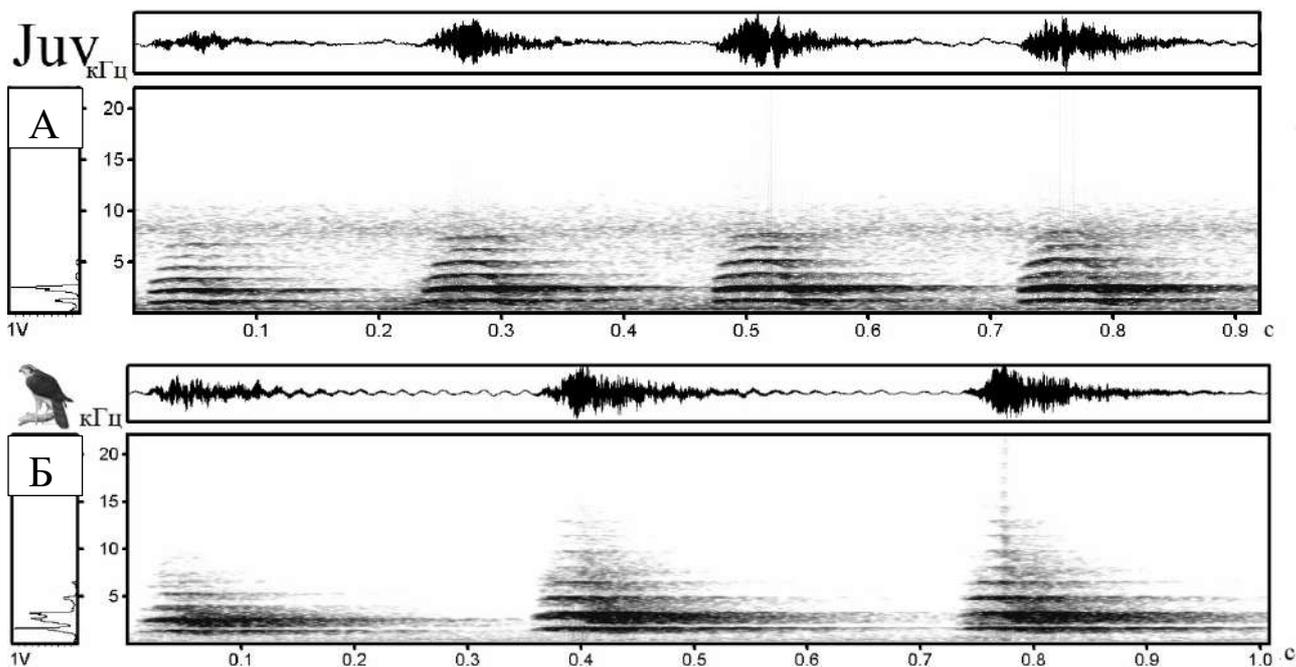


Рис. 66. Сигнал окрикивания ястреба-тетеревятника  
А у птенца, Б у взрослой особи

Сравнение сигналов взрослых и птенцов **сапсана** не проводили, т.к. не было записано ни одного вопля у взрослых птиц, а сравнение частоты сигнала выпрашивания пищи птенцов с сигналами взрослых, несущими другую функцию, некорректно.

## ГЛАВА 5. СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ТЕСТОСТЕРОНА И КОРТИКОСТЕРОНА У ЯСТРЕБА-ТЕТЕРЕВЯТНИКА

### I. Размножающиеся птицы

Уровень тестостерона у самцов повышался в период размножения (март-июнь), и оставался низким в остальные месяцы (рис. 67 А). У самок пик тестостерона приходится на июнь ( $p < 0.05$ , табл. 13, рис. 67 Б). Небольшое повышение уровня тестостерона выявлено в октябре ( $p < 0.05$ , Приложение 7).

Пониженный уровень кортикостерона сохраняется у самцов с января по май, концентрация достигает пика к июню и остается высокой до декабря (рис. 68 А). У самок уровень кортикостерона сохраняется довольно высоким весь год, резко понижаясь только в мае (рис. 68 Б, табл. 13).

### II. Не участвующие в размножении птицы

Уровень тестостерона у самцов и самок, которые не участвуют в размножении, не отличается в течение всего года. В сезон размножения заметен слабый подъем уровня этого гормона у обоих полов, который сохраняется до августа (рис. 69). При этом абсолютный пик уровня тестостерона приходится на январь  $2.78 \pm 0.704$  нг/мл. Статистически значимых различий уровня тестостерона не выявлено (Friedman ANOVA,  $p = 0.121$ ,  $r = 0.297$ ).

Уровень кортикостерона у самцов и самок неразмножающихся ястребов-тетеревятников отличается в январе и ноябре ( $p < 0.05$ , Mann–Whitney U test). В оба эти месяца у самок уровень кортикостерона выше, чем у самцов (табл. 13). Поэтому на рис. 70 данные для самцов и самок приведены отдельно. Самый высокий уровень кортикостерона отмечен в марте, самый низкий – в мае.

### III. Сравнение динамики уровня тестостерона и кортикостерона у размножающихся и одиночных ястребов-тетеревятников

В марте и декабре уровень тестостерона у размножающихся ястребов выше, чем у ястребов, не участвующих в размножении (табл. 13, рис. 71,  $p < 0.05$ , Mann–Whitney U test). В январе и сентябре у не размножающихся птиц обоих полов уровень тестостерона выше, чем у размножающихся ( $p < 0.05$ , Mann–Whitney U test). В остальные месяцы уровень тестостерона у этих групп не отличается.

Уровень кортикостерона у неразмножающихся птиц в течение всего года ниже, чем у размножающихся ( $p < 0.05$ , Mann–Whitney U test), статистически значимых различий нет только в марте для обоих полов и для самок в июне и ноябре (табл. 13, рис. 72).

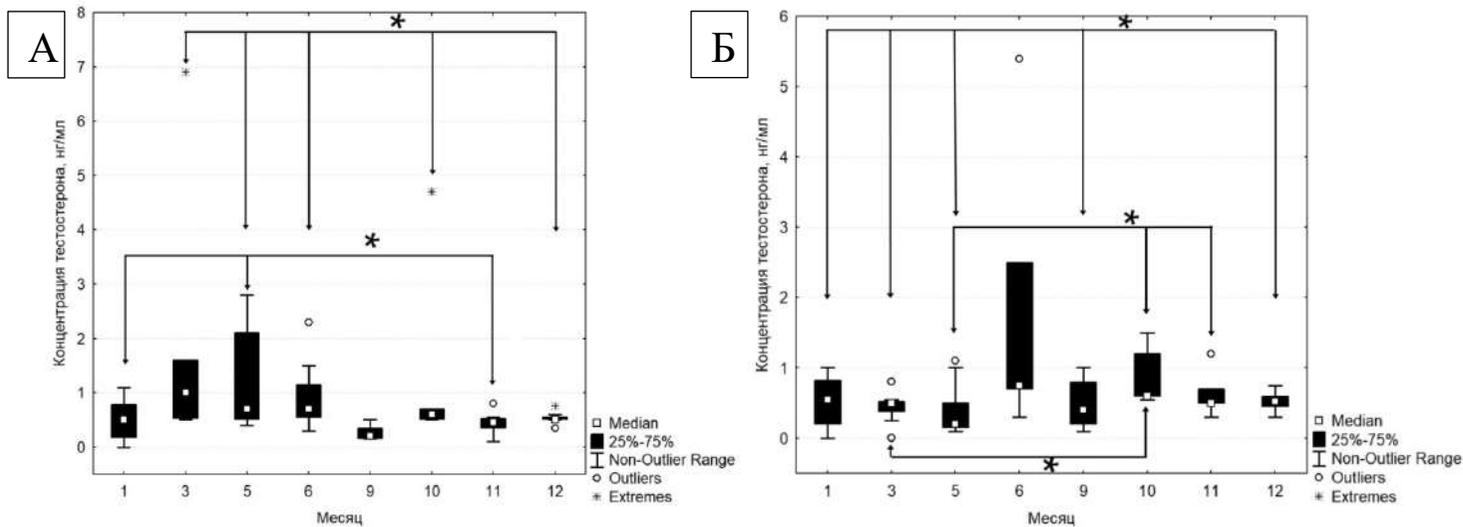


Рис. 67. Динамика уровня тестостерона у размножающихся ястребов - тетеревятников. А самцы (N=6), Б самки (N=6). Стрелочки указывают на месяцы, где уровень гормона достоверно различается (\* p<0.05).

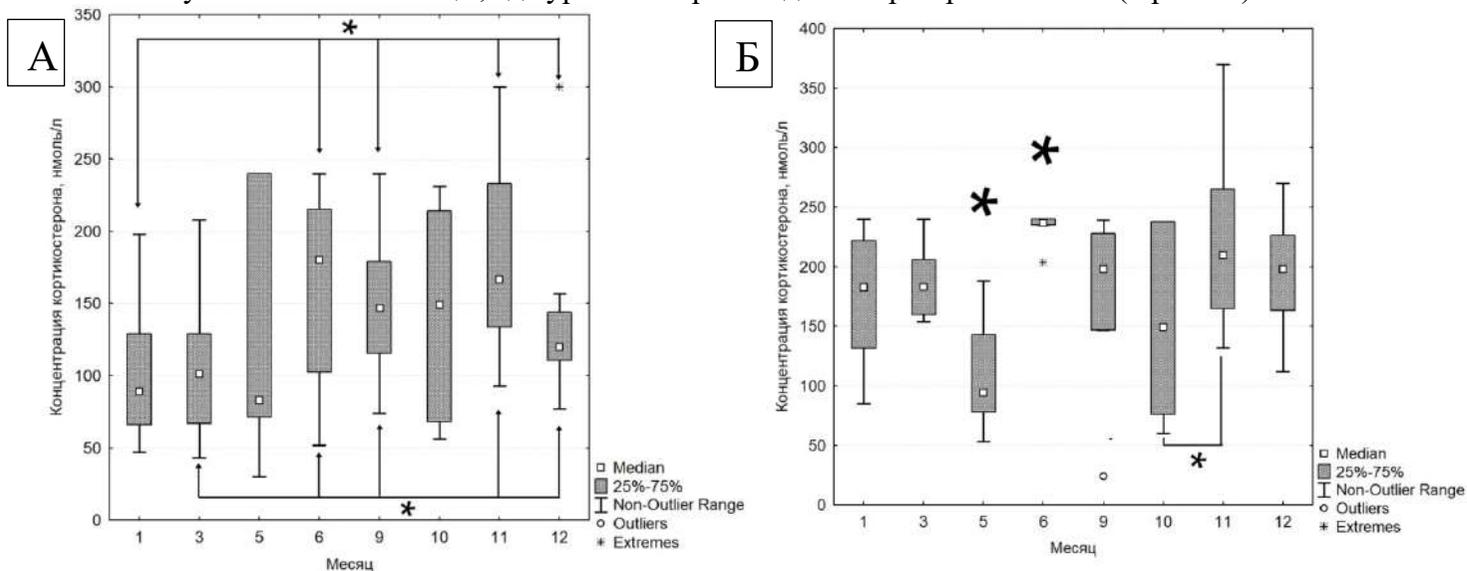


Рис. 68. Динамика уровня кортикостерона у размножающихся ястреба-тетеревятника. А самцы (N=6) Стрелочки указывают на месяцы, где уровень гормона достоверно различается (\* p<0.05). Б самки (N=6): уровень кортикостерона в мае значимо отличается от уровня всех месяцев, кроме октября, уровень кортикостерона в июне – от уровня во все месяцы, кроме сентября, ноября и декабря.

Таблица 13. Сезонная динамика уровня тестостерона у размножающихся и не размножающихся ястребов-тетеревятников.

Самцы (N=6) и самки (N=6) приведены отдельно, если концентрация гормона отличаются между полами внутри одного месяца. Жирным шрифтом выделены значения, отличающиеся у размножающихся и неразмножающихся птиц (Mann — Whitney U-test, \* p<0.05). Данные представлены как среднее±SD.

Месяц	Статус птицы		Тестостерон (нг/мл)	Кортикостерон (нмоль/л)
	Р – размножающиеся	НР – не размножающиеся		
Январь	Р	Самки(6)	<b>0.53±0.218</b>	<b>158.5±54.45</b>
		Самцы(6)		<b>117.2±38.37</b>
	НР	Самки (6)	<b>2.78±0.704</b>	<b>92.2±36.19</b>
		Самцы (6)		<b>52.0±16.96</b>
Март	Р (12)		<b>1.32±1.544</b>	113.25±46.41
	НР (11)		<b>0.43±0.137</b>	141.2 ±68.61
Апрель	НР (11)		0.84±0.897	76.8±57.90
Май	НР (9)		0.85±0.731	47.6±40.28
Июнь	Р	Самки (6)	1.46±0.218	<b>232.0±13.88</b>
		Самцы (6)		180.0±61.42
	НР (8)		0.85±0.478	<b>75.6±69.66</b>
Август	НР (12)		0.83±0.410	77.8±42.15
Сентябрь	Р (12)		<b>0.33±0.218</b>	<b>185.5±41.0</b>
	НР (12)		<b>0.51±0.219</b>	<b>107.3±56.70</b>
Октябрь	Р (11)		1.05±1.244	<b>158,9±63,67</b>
	НР (12)		0.55±0.191	<b>93.7±53.66</b>
Ноябрь	Р	Самки (6)	<b>0.68±0.378</b>	81.4±41.30
		Самцы (6)	3.608±2.769	<b>180.1±55.71</b>
	НР (12)	Самки (6)	<b>1.8±2.518</b>	73.7±34.69
		Самцы (6)		<b>38.0±30.11</b>
Декабрь	Р (12)		<b>0.53±0.105</b>	<b>167.3±60.31</b>
	НР (12)		<b>0.39±0.109</b>	<b>82.1±40.63</b>

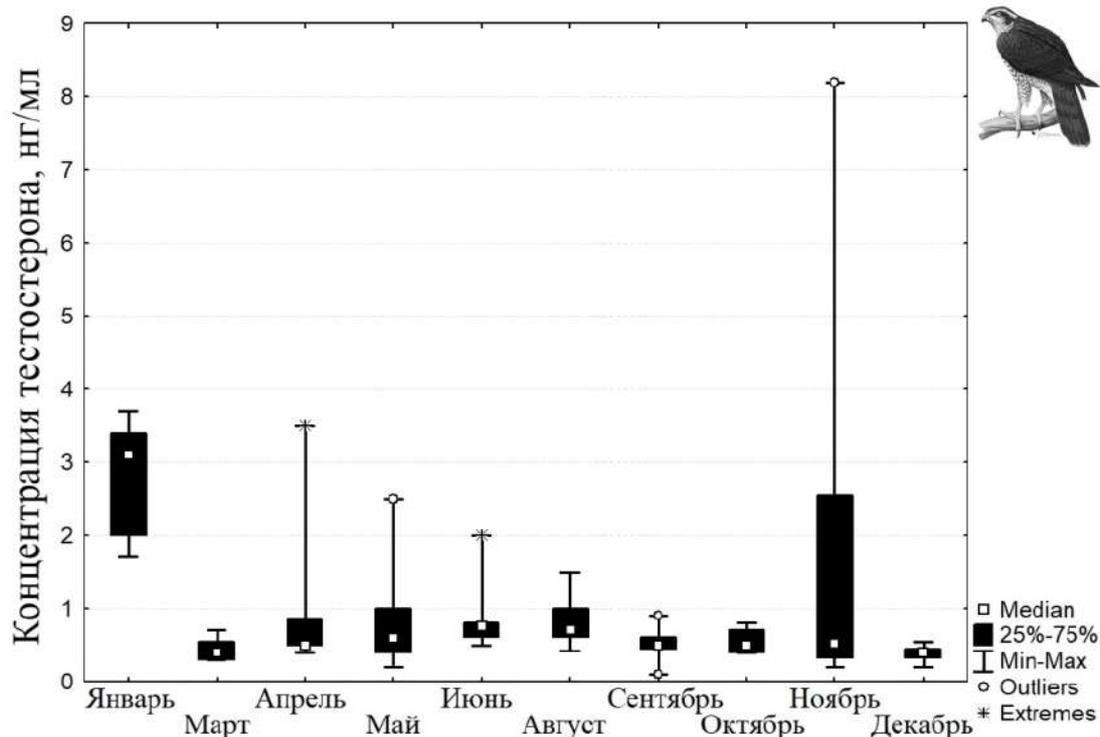


Рис. 69. Сезонная динамика уровня тестостерона у ястребов-тетеревятников, не участвующих в размножении (N=12, 6 самцов и 6 самок, кроме: март и апрель N=11, май N=9, июнь N=8). См. пояснения в тексте.

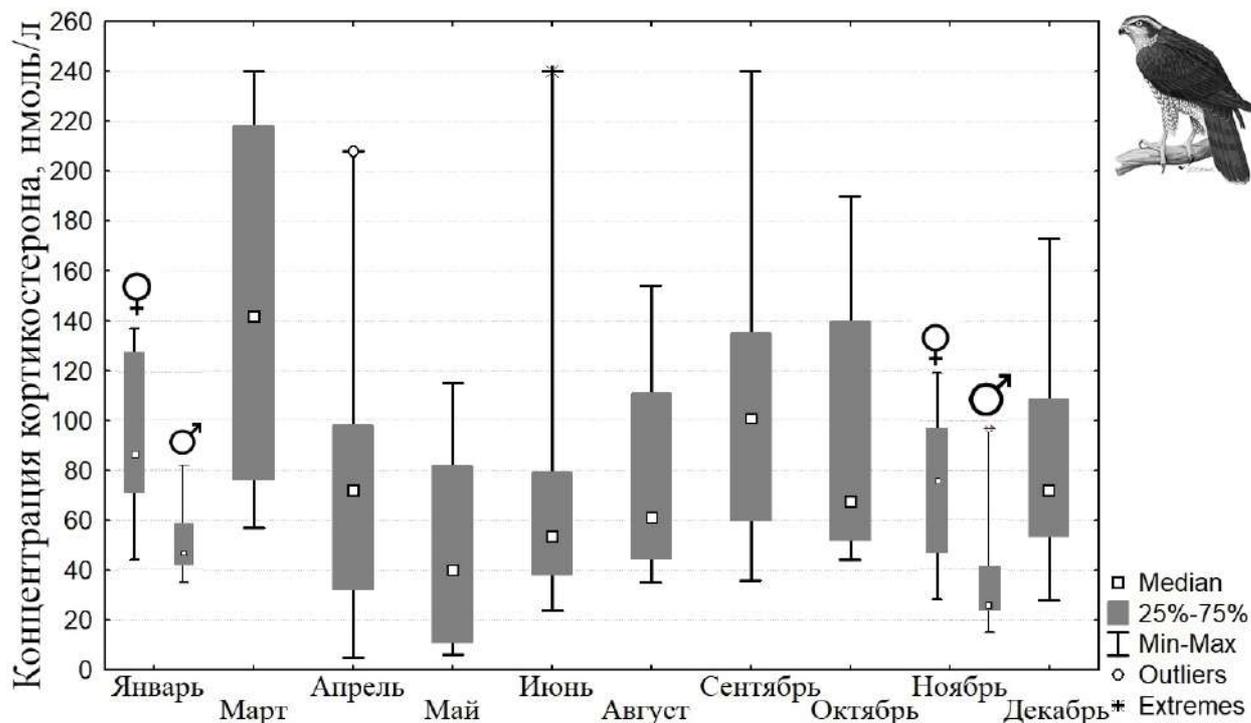


Рис. 70. Сезонная динамика уровня кортикостерона у ястребов-тетеревятников, не участвующих в размножении (N=12, 6 самцов и 6 самок, кроме: март и апрель N=11, май N=9, июнь N=8). См. пояснения в тексте.

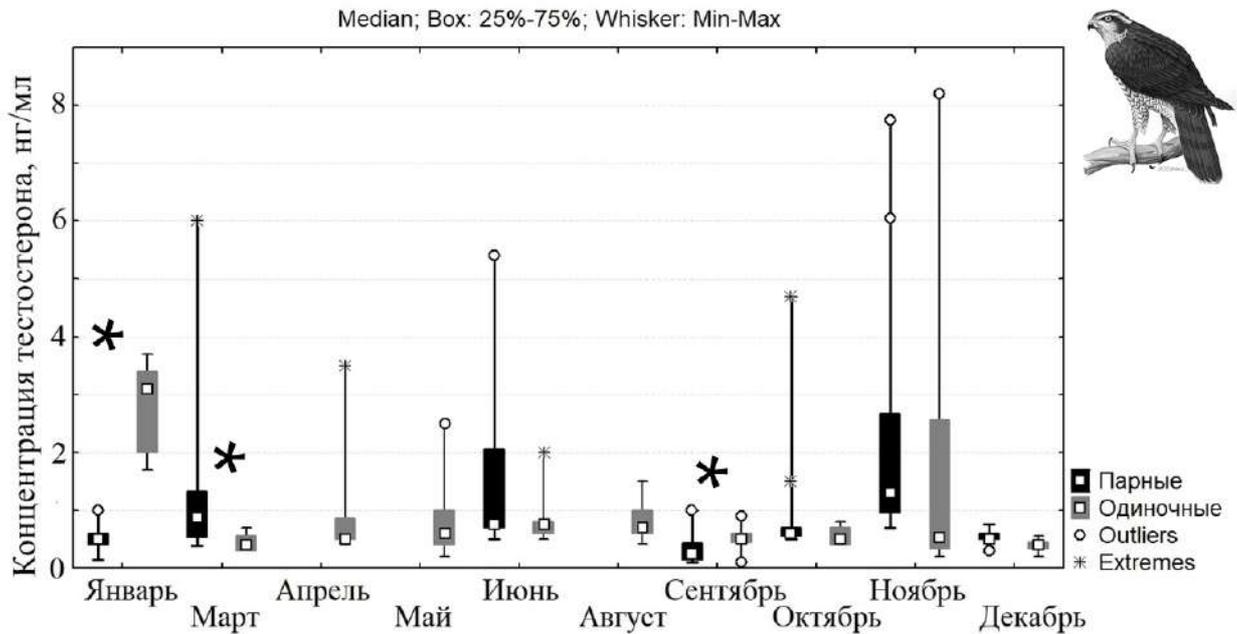


Рис. 71. Уровень тестостерона у размножающихся и нермножающихся ястребов-тетеревятников

N=12 (самцы и самки каждой группы объединены), во все месяцы, кроме для одиночных: март и апрель N=11, май N=9, июнь N=8; для парных: октябрь N=11  
\*p<0.05, Mann-Whitney U test.

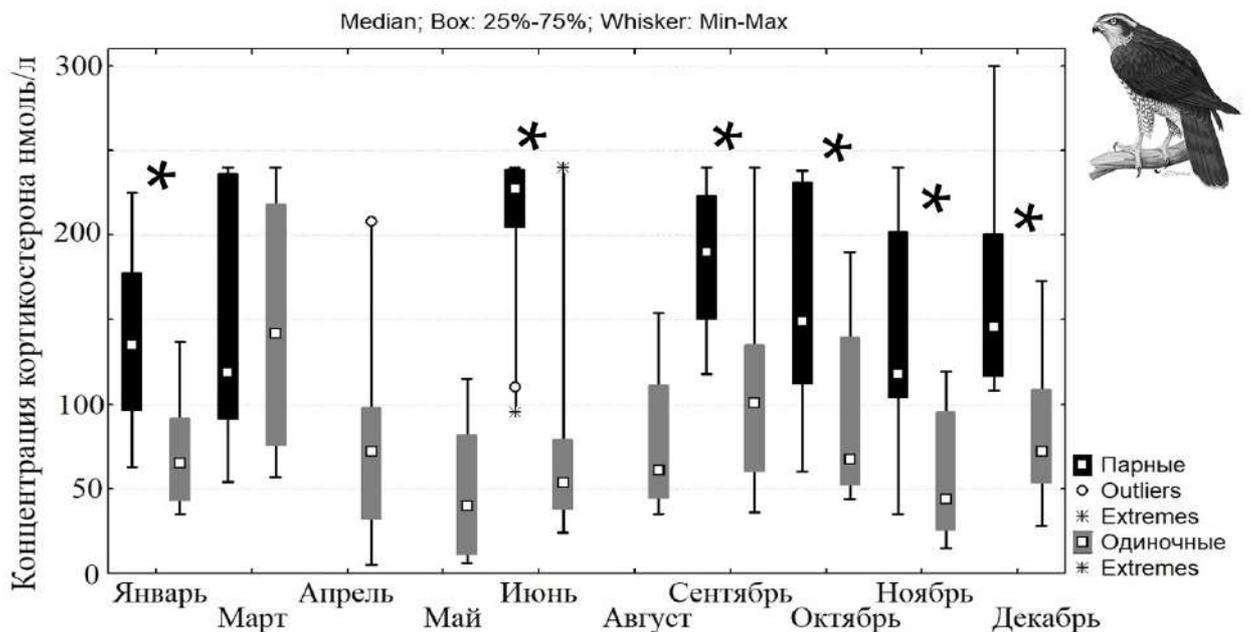


Рис. 72. Уровень кортикостерона у размножающихся и нермножающихся ястребов-тетеревятников.

N=12 (самцы и самки каждой группы объединены), во все месяцы, кроме для одиночных: март и апрель N=11, май N=9, июнь N=8; для парных: октябрь N=11  
\*p<0.05, Mann-Whitney U test.

#### IV. Эксперимент по воздействию стресса

Уровень кортикостерона у самцов и самок внутри экспериментальной (5 самок и 6) и контрольной группы не отличается ( $p=0.759$  и  $p=0.831$  соответственно, Mann–Whitney U test). Также уровень кортикостерона у самцов и самок контрольной и экспериментальной группы не отличается ( $p=0.12$  и  $p=0.34$  соответственно, и Mann–Whitney U test).

У всех ястребов-тетеревятников, которых удерживали в руках в течение 15 минут (эксперимент), уровень кортикостерона выше, чем у ястребов, у которых кровь брали сразу после поимки (контроль) (рис. 73), хотя различия остаются статистически не значимыми ( $p=0.099$ , и Mann–Whitney U test).

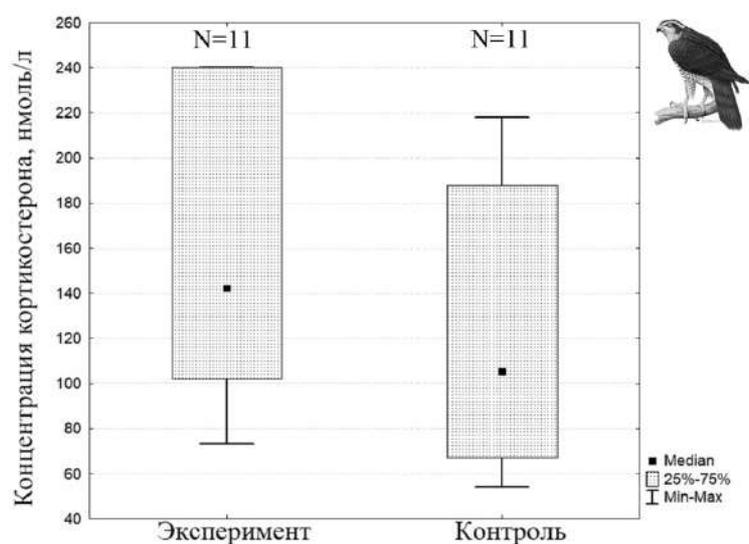


Рис. 73. Уровень кортикостерона у птиц, удерживаемых в руках 15 минут (5 самок и 6 самцов, эксперимент) и птиц, у которых кровь брали сразу после поимки (5 самок и 6 самцов, контроль).  $p=0.099$  Mann–Whitney U test

## ГЛАВА 6. ОБЩЕЕ ОБСУЖДЕНИЕ

По данным многих авторов (Berry, 1968, 1970; 1972, Olendorff, 1968; Mueller, 1971; Wrege, Cade, 1977; Jurisevic, 1998; Kenward, 2006) и собственным наблюдениям, репродуктивное поведение соколов и ястребов-тетеревятников в неволе и в природе включает одинаковые этапы взаимодействия и вокализации. В такие этапы входят: выпрашивание еды самкой, постройка гнезда (ястребы-тетеревятники), или формирование лунки (соколы), распушение подхвостовых перьев, токовый вертолетообразный полет (у ястреба-тетеревятника), подношение самцом еды самке и приглашение к копуляции.

В связи с этим мы можем экстраполировать полученные нами данные по вокализации и на диких птиц. Мы согласны с замечанием некоторых авторов (Wrege, Cade, 1977), что (1) в неволе птицы вокализируют больше, чем в природе, т.к. партнеры постоянно видят друг друга (2) птицы не используют сигналы на больших дистанциях, как в природе. Однако при изучении количественных характеристик сигналов мы считаем активную вокализацию в неволе скорее преимуществом, чем недостатком. Что касается сигналов на большой дистанции, например, вокализация самца при появлении на гнездовом участке, то исследования в природе опровергают наличие специальных сигналов для такого типа коммуникации (Ingram, Salmon, 1929; Rosenfield, Bielefeldt, 1991; Carlier, 1995; Penteriani, 1999).

Наши результаты поддерживают правомерность разделения традиционного отряда соколообразные, сделанного на основе молекулярных методов на два (соколообразные и ястребообразные, Jarvis et al., 2014). Проведенные исследования помогли выявить связь птенцового и дефинитивного репертуара. Преобразованный сигнал выпрашивания пищи используется в токовом поведении самок, а некоторые оборонительные сигналы птенцов переходят в репертуар взрослых птиц. Изучение репертуара двух близких видов, балобана и кречета, позволило выделить признаки, отличающие эти виды лучше, чем на основе генетических данных. Наличие постепенного хода развития вокального онтогенеза у дневных хищных птиц, относящихся к полуптенцовым, указывает на то, что тип развития вокализации определяется комплексом факторов, и напрямую не связан со степенью зрелорождения птенцов и характером родительской заботы. Подробные описания функций и характеристик акустических сигналов взрослых птиц и птенцов дневных хищных птиц, полученных при наблюдении в условиях питомника, смогут облегчить мониторинг этих птиц в природе, ведение биоакустических наблюдений, а также идентификацию видов и поведенческих аспектов вокализации (Penar et al., 2020).

## I. Вокализация взрослых птиц

### I.1. Соколы: балобан, кречет, сапсан

Репертуар трех видов крупных соколов: балобана, кречета и сапсана – состоит из сходных по функциям сигналов и включает токовые сигналы, окрикивание, вопли, сигналы недовольства и сигнал об опасности сверху. Некоторые выделенные нами типы совпадают с описанными ранее. Это токовые ("cracking" или "eee-chip") сигналы, недовольные "кьяк-кьяк" сигналы и вопли ("wailing") у сапсана (Ingram, Salmon, 1929; Wrege, Cade, 1977; Carlier, 1995; Jurisevic, 1998) и токовые ("chup") сигналы и вопли ("wailing") у кречета (Wrege, Cade, 1977). Для балобана описаний репертуара, кроме качественных упоминаний звуков (Bergman, Helb, 1982; Hooyo et al., 1994), нет. В литературе также нет упоминаний об угрожающем (окрикивании) сигнале у сапсана и кречета, о различных по длине воплях, выделенных нами у кречета и балобана, а также об общем для трех видов соколов сигнале об опасности сверху. Однако для кречета упоминается "чириканье – chitter", употребляемое самкой и самцом в агрессивных ситуациях (Wrege, Cade, 1977). Поскольку в работе приведена только одна спектрограмма без количественных характеристик, сложно утверждать, к кому типу нашей классификации относится этот звук. По внешнему виду он сходен с трелью у самок, но по нашим данным, самцы его никогда не используют.

Сигналы *кречета* и *балобана* очень сходны по функциям и структуре и были отнесены нами в одинаковые категории, включающие токовые сигналы самца и самки, окрикивание, протяжные вопли и собственно вопли, недовольство и сигнал "опасность сверху". Все сигналы репертуара объединяет наличие шума и слабая модуляция по частоте.

Токовым сигналом самцов обоих видов является короткий звук "чап" ("chup", Wrege, Cade, 1977), часто повторяемый во время ухаживания: привлечения самки на гнездовую полку или при передаче корма. У самки токовый сигнал двух типов: одиночный, сходный с самцовым, и "трель" (наша терминология), состоящая из нескольких объединенных без четких границ одиночных сигналов и звучащая как "кррр...". В предыдущей (и единственной, Wrege, Cade, 1977) работе по описанию сигналов у кречета упоминается, что ток самки начинается с одиночных сигналов и затем переходит на "кррр..." (треск или "chatter"). Наши наблюдения это не подтверждают: самки и балобанов и кречетов в равной степени используют как одиночные, так и "кррр..." сигналы, они перемешаны между собой. Только в редких случаях ток самки состоит исключительно из одиночных или "кррр..." сигналов.

Самцы выступают инициаторами токования, несмотря на то, что самка является доминантом в паре соколов (Olendorff, 1968; Wrege, Cade, 1977). По нашим наблюдениям, самцы также более вокально активны во время совместных токований, чем самки. Иногда как самцы, так и самки, токует одиночно. Соло-ток самца может быть связан с игнорированием самкой его ухаживаний

или, например, реакцией на сотрудника питомника, который разносит корм. Этим же можно объяснить одиночное токование самки. У давно и успешно размножающихся пар одиночные токования редки, а у самок отсутствуют совсем (наши наблюдения).

Сигналы самцов и самок у балобана и кречета (внутри вида) хорошо отличаются. Токовые сигналы самок ниже самцовых по основной и доминантной частоте, менее модулированы, но больше по длительности. У балобанов не только трели, но и одиночные сигналы у самок длиннее, чем у самцов. Различия в частоте объясняется, по-видимому, различием в размере полов: самки крупнее самцов (Ноуо et al., 1994) и, возможно, отличаются строением сирикса, поэтому издают сигналы ниже по частоте, чем самцы (Gaunt 1987; ten Thoren & Bergmann 1987a, 1987b, Ballintijn, ten Cate, 1997b). Более длительные сигналы у крупного пола были также описаны для некоторых других видов хищных птиц: ястреба Купера *Accipiter cooperii* (Rosenfield, Bielefeldt, 1991), белохвостого канюка *Geranoaetus albicaudatus* (Farquhar, 1993) и кольчатой горлицы *Streptopelia decaocto* (Ballintijn, ten Cate, 1997b).

Токовые сигналы у самок балобана и кречета имеют крайне сходную структуру, но отличаются как по основной, так и по доминантной частоте. Причина различий, вероятно, связана с размером: вес самки балобана 970–1300 г, кречета 1260–2100 г (Ноуо et al., 1994), поэтому ожидаемо звуки более крупной птицы ниже по частоте (Gaunt 1987; ten Thoren & Bergmann 1987a, 1987b, Ballintijn, ten Cate, 1997b).

У самцов балобана и кречета, однако, основная частота токовых сигналов не отличается, хотя самцы кречета крупнее самцов балобана (961–1321 г и 730–990 г соответственно, Ноуо et al., 1994). Вероятно, это связано со сходством строения и, возможно, размером сирикса у самцов, но пока в литературе нет описания вокального аппарата для этих видов. Отличаются токовые сигналы самцов балобана и кречета только по доминантной частоте и длительности сигнала. Неясно, с чем связано отличие в длительности сигнала, т.к. и балобаны и кречеты обитают в сходных – открытых – местообитаниях. По одной из гипотез (Morton, 1975) в открытых местообитаниях информация передается в основном за счет временных, а не частотных параметров, чтобы избежать искажения, например, из-за ветра. Однако в природе ареалы балобанов и кречетов не пересекаются (Ноуо et al., 1994) и нет необходимости отличать особей своего вида. В неволе эти два вида свободно гибридизируют, поэтому, скорее всего, отличие в длительности не имеет биологического значения и является результатом изоляции (Пфедфер, 2012).

Длительный сигнал, ранее описанный на примере кречета как "плачущий" или "wailing" (Wrege, Cade, 1977), нами был отмечен и у балобана, разделен на два: протяжный вопль и собственно вопль. Они хорошо отличаются по длительности (от 0.6 с до 2.0 с и до 0.6 с соответственно). У балобана и кречета оба пола используют этот сигнал в репертуаре, как и у

сапсана (Ingram, Salmon, 1929; Wrege, Cade, 1977; Carlier, 1995), и у американской пустельги (Mueller, 1971). Однако у некоторых соколов (черный сокол *Falco subniger* Debus et al., 2017; дербник *Falco columbarius* Feldsine, Oliphant, 1985, цит. по Rosenfield, Bielefeldt, 1991) этот сигнал отмечен только в репертуаре самок. Мы согласны с мнением, что вопли (обоих типов) помимо выпрашивания пищи самкой, служат также для перемены социального контекста или привлечения внимания партнера, что было ранее показано на примере кречета (Wrege, Cade, 1977). Часто вопли предшествуют, например, токовой серии. В этом случае первый вопль всегда протяжный, за ним следует серия коротких собственно воплей. Именно протяжные вопли, более низкие по частоте, чем собственно вопли, несут угрожающую функцию.

*Сравнение вокализации балобана и кречета с вокализацией сапсана.* При общем сходстве типов сигналов и характером их использования, вокализация сапсана довольно сильно отличается от вокализации балобана и кречета. Токовый сигнал сапсана имеет иную структуру. Это двучастный сигнал, состоящий из низкого и высокого по частоте слога, описанного ранее как "eee-chip" (Ingram, Salmon, 1929; Wrege, Cade, 1977; Carlier, 1995). Его используют и самки, и самцы. Вероятно, есть половые различия вследствие отличия в размере тела (Ratcliffe, 2010), но нами это не было показано из-за маленькой выборки. Важную роль в коммуникации партнеров в паре у сапсана играет недовольный сигнал "кьяк-кьяк", по-видимому, частично выполняющий и контактную функцию. В репертуаре балобана и кречета такой сигнал отсутствует. Классифицированная нами как сигнал недовольства вокализация употребляется кречетом и балобаном только при физической агрессии, а контактным, по-видимому, является токовый сигнал. Как и для балобана и кречета, для сапсана характерен продолжительный угрожающий сигнал и специальный сигнал о хищнике в небе. Об этих сигналах в литературе данных нет.

Сильное сходство репертуара и структуры сигналов у балобана и кречета можно объяснить близким родством этих видов. Кречет и балобан вместе с ланнером *Falco biarmicus* и лагаром *Falco jugger* многими авторами объединяются в надвидовую группировку *Hierofalco* (Wink et al., 2004; Nittinger et al., 2005; Nittinger et al., 2007; Fuchs et al., 2015). Сапсан относится к другой, сестринской к *Hierofalco* группе, вместе с шахинном *Falco pelegrinoides* и короткохвостым соколом *Falco fasciinucha* (Пфеффер, 2012; Fuchs et al., 2015). Упоминается также, что генетические различия между балобаном и кречетом не превышают различий между разными подвидами сапсана, хотя и относятся к разным видам (Пфеффер, 2012). Время расхождения балобана и кречета оценивают в интервале 0.2–1 млн лет назад и считают молодыми видами (Wink et al., 2004). Черный сокол некоторыми авторами (Wink et al., 2004; Пфеффер, 2012; Fuchs et al., 2015) также включается в группу *Hierofalco*. Однако, вокализация этого вида описывается более сходной с вокализацией сапсана, чем представителей группы *Hierofalco* (Jurisevic, 1998; Debus et al., 2017).

Как и у многих видов птиц и млекопитающих (Morton, 1977), низкочастотные шумные звуки у крупных соколов (протяжные вопли и окрикивание) используются для угрозы и демонстрации агрессии, а относительно более высокочастотные связаны с неагрессивным поведением (токовые сигналы и вопли) или страхом (сигнал "опасность сверху").

## **1.2. Ястреб-тетеревятник**

До настоящего времени, несмотря на огромное количество данных о биологии и размножении ястреба-тетеревятника, вокализация взрослых птиц была описана в основном качественно (Bergman, Helb, 1982; Hoyo et al., 1994; Penteriani, 2001; Kenward, 2006). Выделенные нами типы звуков: контактный сигнал "кек", окрикивание и вопли самки – совпадают с категориями, выделенными ранее на слух (Kenward, 2006). В литературе встречаются упоминания о громкой вокализации во время спаривания (Moller, 1987; Penteriani, 2001, Kenward, 2006), но подробных описаний приведено не было. О сигналах дискомфорта, которые мы назвали "недовольные свисты" упоминаний нет.

У ястреба Купера *Accipiter cooperii* (ближайший вид к ястребу-тетеревятнику по данным Kenward, 2006) вокальный репертуар практически идентичен репертуару тетеревятника. Выделяют четыре типа сигнала (Rosenfield, Bielefeldt, 1991): контактный "kik", окрикивание "cak-cak-cak", вопли у самок и звуки при копуляции. Самцы этого вида менее вокально активны: в их репертуаре отмечены только контактные сигналы (используемые в основном во время появления на гнездовом участке) и сигналы при копуляции. Сигнал окрикивания, также как и вопли, использует исключительно самка.

Наименее изменчивыми по частотно-временным характеристикам у ястреба-тетеревятника являются контактный сигнал "кек" и сигнал окрикивания. У самцов и самок они имеют сходную структуру, слабо модулированы по частоте. Самый изменчивый сигнал – это вопли у самок. Они отличаются по частотно-временным характеристикам у всех записанных нами самок. По-видимому, этот сигнал несет функцию индивидуального распознавания, что предполагали и ранее (Kenward, 2006). Контактный сигнал, окрикивание и вопли – основные сигналы в коммуникации ястребов-тетеревятников, которые птицы используют для взаимодействия на расстоянии. Доминантная частота этих сигналов варьируется в диапазоне 1.0-2.5 кГц. Было показано (Morton, 1975), что в лесной среде именно звуки с доминантной частотой в этом диапазоне имеют меньшее затухание.

Недовольные свисты также сильно изменчивы по частотным характеристикам, но у всех особей состоят из двух элементов – свистового и тонального. Максимум частоты в свистовой части превышает 6 кГц. Данный сигнал использует только для коммуникации на коротких дистанциях, обычно при непосредственной физической агрессии, испуге или взятии в руки

человеком. Малое количество свистов (всего 27) при записи более 60 суток объясняется тем, что в осенний период самцы и самки разделены решеткой и физически не контактируют друг с другом, а во время сезона размножения агрессивное поведение самки по отношению к партнеру снижено (Kenward, 2006). Свист сходен по структуре с птенцовой трелью (см. ниже).

Длительность спаривания у ястребов-тетеревятников в природе не отличается от наших данных, полученных в неволе ( $9.3 \pm 0.7$  с (Moller, 1987) и  $10.6 \pm 4.1$  с (наши данные)). Как и у ястреба Купера (Rosenfield, Bielefeldt, 1991), у самок тетеревятника сигналы при копуляции длиннее, чем у самца. Однако у ястреба Купера доминантная частота сигналов у самки выше, чем у самца, у ястреба-тетеревятника наоборот. Функция сигналов при копуляции остается непонятной.

В природе копуляции происходят преимущественно в утренние часы, однако в условиях питомника ястребы копулируют в течение всего дня, даже вечером. Возможно, это связано с тем, что самец не покидает гнездовой участок, чтобы охотиться. Предполагается, что частое спаривание может быть инициировано самкой, т.к. она стремится получить еду (Moller, 1987). Две из трех записанных нами самок издавали звуки, аналогичные звукам при копуляции, вне контекста спаривания с самцом. Ни в предыдущих работах по ястребу-тетеревятнику, ни для ястреба Купера (Rosenfield, Bielefeldt, 1991) такой сигнал самки описан не был. Функция их остается неясной. Этот сигнал может быть призывом к копуляции самкой с дальнейшим намерением получить еду или свидетельствовать об общем возбуждении птицы. Для многих видов было показано (Ratcliffe, 1980, цит. по Rosenfield, Bielefeldt, 1991), что вокализация в сезон размножения призвана снизить агрессию партнера. Поэтому третьей предполагаемой функцией такого сигнала у самки может быть демонстрация неагрессивного намерения по отношению к самцу и, следовательно, приглашение к копуляции.

Ястребы начинают копулировать за 50 дней до кладки. Высокая частота спаривания сохраняется до первого яйца (пик 40–5 дней до кладки (Moller, 1987, Rutz, 2005)). У трех пар, у которых мы исследовали активность вокализацию, сохраняется такая же тенденция: пара 1 и 4 спаривались 20–25 раз за световой день, пара 5 – всего 10 раз. Запись вокализации у пары 1 и 4 вели в период до первого яйца, у пары 5 – уже во время кладки. Время было определено по обнаружению первого птенца в гнезде (пара 1 и 4) или вылуплению первого птенца в инкубаторе, если кладку забирали до окончания насиживания (пара 5).

Интересно, что в период размножения нами не было записано ни одного вопля самки. Во многих источниках этот сигнал трактуется как требование еды, адресованный к партнеру и используемый именно во время размножения (Penteriani, 2001; Penteriani et al., 2002, Kenward, 2006). У ястреба Купера (Rosenfield, Bielefeldt, 1991) вопль самки связывают с демонстрацией неагрессивного поведения и отмечают как раз в период ухаживаний (до инкубации). Если

основная функция вопля – требовательный призыв о кормлении, то его отсутствие в репертуаре самок в питомнике можно объяснить особенностями кормления птиц. В сезон размножения ястребы-тетеревятники получают пищу с избытком (чтобы избежать агрессивного поведения самки в сторону самца), самцу не требуются длительные отлучки, и он может передавать самке пищу без требований с ее стороны или же самка берет корм самостоятельно.

Только в контактном сигнале "кек" параметры основной частоты сигнала у самки выше, чем в сигнале самца, и ее звуки более модулированы по частоте. В других сигналах: окрикивание (как и у белохвостого канюка *Geranoaetus albicaudatus* (Farquhar, 1993)), сигналы при копуляции - самки издают звуки ниже по основной частоте, чем самцы. Это следует ожидать из соотношения их размеров: как и у большинства хищных птиц самки крупнее самцов (Ного et al., 1994, Карякин 1998, Kenward, 2006), поэтому, ожидаемо, их вокализация должна быть ниже – чем крупнее птица, тем ниже по частоте звуки она издает (Gaunt, 1983; ten Thoren & Bergmann 1987a, 1987b). У некоторых видов сов (Miller, 1934) и кафрского орла *Aquila verreauxii* (Row, 1947, цит. по Rosenfield, Bielefeldt, 1991) звуки у самок выше, чем у самцов, что связывают с меньшим по размеру сиринксом. Однако у ястреба-тетеревятника только один сигнал в репертуаре (контактный) у самок выше по частоте, чем у самцов, и это сложно связать только с отличием в строении сиринка. Возможно, воспроизведение именно этого сигнала контролируется гормонально. Так у самок кольчатой горлицы сигналы больше сходны по частотным характеристикам с сигналами неполовозрелых самцов и сильно отличаются от сигналов половозрелых самцов (Ballintijn, ten Cate, 1997b).

Некоторые авторы (Rosenfield, Bielefeldt, 1991; Penteriani, 2001) предполагает двойную функцию у сигнала окрикивания у рода *Accipiter*: защита территории и гнезда и взаимодействие в паре. По наблюдениям в природе (Penteriani, 2001) у ястребом-тетеревятника около 60% этих сигналов используются именно при взаимодействии партнеров. Однако наши наблюдения не подтверждают этого. Иногда самка использует окрикивание при взаимодействии с партнером, как и самки ястреба Купера (Rosenfield, Bielefeldt, 1991), но часто в негативном контексте (например, требуя покинуть гнездо, где находятся птенцы). Этому предшествует поднимание перьев на затылке, распушение перьев на теле и открытие крыльев (наши наблюдения). Jay H. Schnell (1958) упоминает специальные сигналы самки, которыми она отгоняет самца от гнезда, перед тем как кормить птенцов. Возможно, речь идет как раз о сигналах окрикивания. Никаких других сигналов, которые могли бы нести описанную функцию, нами отмечено не было. Реже сигнал окрикивания используется самкой вслед за серией контактных сигналов. Самцы же используют его исключительно для охраны территории и гнезда (наши наблюдения), в отличие от "молчаливых" самцов ястреба Купера, не использующих этот сигнал (Rosenfield, Bielefeldt, 1991).

### **I.3. Активность вокализации**

Как и в природе, пик вокализации ястребов-тетеревятников приходится на сезон размножения (Moller, 1987, Penteriani, 1991, 2001, Rutz 2005). В период осеннего токования (октябрь-ноябрь) есть слабый подъем активности (Penteriani, 1991, 2001).

Самым часто используемым сигналом (по нашим данным) является контактный "кек". Только в октябре количество воплей самки превышает количество "кек". Возможно, из-за особенностей кормления ястребов в условиях питомника в осенний период: корм разносят во второй половине дня, а самка начинает испытывать голод раньше и требовать корм от партнера (которого видит через решетку). Окрикивания в осенний период используются значительно реже, ястребы уже не защищают территорию (Kenward, 2006). Объективно сравнить наши результаты с предыдущими данными по активности вокализации (Penteriani, 1999, 2001) не представляется возможным, т.к. в работах приводится общая длительность вокализации в сутки, без вклада конкретного сигнала. Остается непонятным, какой из сигналов преимущественно используется в тот или иной период.

### **I.4. Сравнение вокализации у соколов и ястреба-тетеревятника**

У соколов (балобан, кречет, сапсан) и у ястреба-тетеревятника, как и у других хищных птиц, вокализация играет важную роль и сопровождает разные поведенческие аспекты: коммуникацию партнеров, тревогу, выпрашивание, территориальность и дискомфорт (Olendorff, 1968; Mueller, 1971; Wrege, Cade, 1977; Moller, 1987; Rosenfield, Bielefeldt, 1991; Carlier, 1995; Jurisevic, 1998; Penteriani, 2001; Debus et al., 2017).

В репертуаре изученных нами видов соколов и ястреба-тетеревятника присутствуют сходные по функциям сигналы: токовые, окрикивание и дискомфортные. Однако репертуар ястреба-тетеревятника менее разнообразен, а сигналы менее изменчивы, чем у соколов. Сигнал окрикивания несет и агрессивную, и территориальную, и контактную функцию, тогда как у соколов используются разные по типу сигналы для контакта партнеров (токовые и вопли у балобана и кречета, токовые и "кьяк-кьяк" у сапсана), защиты территории и птенцов (окрикивание) и агрессивные (недовольство и протяжные вопли). Специальный сигнал об опасности сверху, вероятно, отсутствует в репертуаре ястреба-тетеревятника, т.к. он гнездится в лесных местообитаниях, где нет угрозы с воздуха (Schnell, 1958; Kenward, 2006).

Репертуар самок как соколов (балобана и кречета), так и ястреба-тетеревятника шире репертуара самцов, как и у некоторых других видов хищных птиц (Debus et al., 2017; Feldsine, Oliphant, 1985, цит. по Rosenfield, Bielefeldt, 1991). Если функция требовательного сигнала, вопля, у самок понятна, то наличие двух разных токовых сигналов у самок балобана и кречета, которыми они пользуются в равной степени, остается дискуссионным.

У ястреба-тетеревятника есть отдельный тип вокализации, используемый при копуляции (Moller, 1987), как и у ястреба Купера (Rosenfield, Bielefeldt, 1991). У соколов нами не был выделен такой тип сигналов. По данным некоторых авторов (Wrege, Cade, 1977) сигналы соколов во время копуляции сходны с негативными сигналами. Возможно, поэтому спаривания не были нами обнаружены на записях, т.к. все негативные сигналы были отнесены к агрессивным взаимодействиям партнеров. Личное наблюдение за спариванием, которые помогли бы идентифицировать звуки, также отсутствуют.

В вокализации соколов нами были отмечены комбинированные звуки – например, вопль и токовый. Комбинированные сигналы отмечены и у американской пустельги (Mueller, 1971). У взрослых ястребов-тетеревятников таких комбинаций отмечено не было, все сигналы дискретны.

Большая вариативность и изменчивость сигналов у соколообразных, на наш взгляд, подтверждает их современное положение в кладе Australaves вместе с попугаеобразными и воробьинообразными (Jarvis et al., 2014; Mindell et al., 2018; McClure et al., 2019). Интересно, что такой элемент вокализации, как оборонительное "шипение", характерный для совообразных, отмечен только у соколообразных (Ного et al., 1994), но не у ястребообразных. Хотя именно ястребообразные по современной систематике больше близки к совообразным, чем к соколообразным (Mindell et al., 2018; McClure et al., 2019).

## **II. Вокализация птенцов**

### **II.1. Птенцовый вокальный репертуар**

В птенцовом вокальном репертуаре балобана и ястреба-тетеревятника присутствуют только 2 типа сигналов: выпрашивания пищи и дискомфорта, которые используются птенцами с момента вылупления. У сапсана был записан только один сигнал выпрашивания пищи. Вероятно, потому что птенцы выращивались импринтированными на человека, а потому избегали конфликтных ситуаций с сибсами.

Небогатый репертуар изученных видов и просто устроенный сиринкс (Griffiths, 1994a, 1994b) хорошо согласуется с гипотезой о связи богатства и пластичности репертуара со сложностью устройства сиринкса (Gaunt 1983). Сигнал выпрашивания пищи балобана, сапсана и ястреба-тетеревятника содержит много детерминированного хаоса (шума) и довольно слабо модулирован по частоте (от 300 до 1000 Гц). Именно такие сигналы, по мнению Тихонова (1986), характерны для птиц с примитивным устройством сиринкса, содержащим не больше двух внутренних сирингильных мышц.

У *балобана* оба сигнала (выпрашивания пищи и дискомфорта) тональные, близки по частотным параметрам, но хорошо отличаются по длительности (сигнал выпрашивания пищи в три раза длиннее сигнала дискомфорта). В более ранней работе по описанию птенцового

репертуара (Михайленко, 2012) показано, что сигнал дискомфорта у балобана формируется на базе сигнала выпрашивания пищи только в возрасте 29-30. Наши данные опровергают подобное заключение, т.к. сигнал дискомфорта был отмечен у птенца уже в первый день после вылупления.

У *сапсана* сигнал выпрашивания пищи также тональный, с большим количеством нелинейных феноменов. Количество шума в сигналах птенцов увеличивается с возрастом и достигает 100% у взрослых птенцов (незадолго до и после покидания гнезда).

У *ястреба-тетеревятника* все сигналы также тональные, но хорошо отличаются не только по длительности, но и по форме частотной модуляции. В возрасте 10-39 дней у 9 птенцов из 33 были отмечены "двойные" сигналы выпрашивания пищи, где основному звуку предшествовал короткий звук, частота которого была значительно ниже. Такие двойные сигналы чередовались с обычными одиночными сигналами. Их функция остается неясной. Нельзя также трактовать появление таких низкочастотных звуков в качестве начала ломки голоса, т.к. основная частота основного звука в сигнале выпрашивания пищи равномерно понижалась у всех птенцов.

У всех трех видов сигнал выпрашивания пищи является основным в репертуаре. Птенцы много и активно вокализируют даже без визуального контакта с кормящим объектом. По-видимому, данный сигнал не требует больших метаболических затрат, что было показано и для других видов (Roulin, 2001).

Функцию сигналов дискомфорта у ястреба-тетеревятника выполняют отрывистые сигналы "твит", серии из "твит" или трели. Сигнал "твит" имеет куполообразную форму. Такая форма характерна, например, для сигналов дискомфорта выводковых птиц (Тихонов, 1986) и мелких соколов (Марченко, 2015). Все три сигнала используются птенцами ястреба в дискомфортных ситуациях (испуге, недовольстве, охлаждении). Конкретная функция каждого сигнала остается непонятной.

## **II.2. Изменение частотно-временных параметров сигналов в онтогенезе**

Изученные нами виды относятся к полуптенцовым (Nice, 1962): птенцы зависимы от родителей не только находясь в гнезде, но и некоторое время после вылета. В связи с этим мы ожидали, что их вокальный онтогенез протекает по скачкообразному механизму, который характерен для птенцовых (Coraciiformes, Radford, 2004; Columbiformes, Abs, 1983; Ballintijn and ten Cate, 1997), полуптенцовых (Procellariiformes, (Naugler, Smith, 1992; Duckworth et al., 2009), полувыводковых (Rallidae, Wilkinson & Huxley, 1978; Cosens, 1981; Alcidae, Klenova, Kolesnikova, 2013) и даже выводковых, которые долгое время заботятся о птенцах (Gruidae, Niemeier 1979; Gebauer and Kaiser 1998; Budde 2001; Klenova et al. 2007, 2010, 2014). Птенцы изученных видов из вышеперечисленных таксонов поддерживают высокую основную частоту сигналов

продолжительное время, несмотря на значительное увеличение массы тела. У некоторых видов (Klenova et al., 2007, 2010, 2014; Duckworth et al., 2009; Klenova, Kolesnikova, 2013) происходит даже повышение основной частоты с возрастом. По одной из гипотез, такое поддержание высокочастотных сигналов стимулирует родителей продолжать заботу о птенцах. В тоже время, не все птенцовые используют такую стратегию: основная частота сигналов птенцов сороки (*Pica pica*) понижается в первые недели после вылупления (Redondo, 1991).

Изменение частотных параметров, которое мы наблюдали у балобана, сапсана и ястреба-тетеревятника не имеет ничего общего со скачкообразным типом развития вокализации. Основная частота сигналов понижалась постепенно по мере роста и развития птенца: чем старше становился птенец, тем ниже по частоте были его сигналы. Такой постепенный тип развития вокализации сходен с тем, что описан для гусеобразных (Anseriformes Wurdinger, 1970; ten Thoren & Bergmann 1987a, 1987b), курообразных (Galliformes Meinert, Bergmann, 1983), шилоклювковых (Recurvirostridae Adret, 2012), которые относятся к выводковым и полувыводковым. Птенцы способны питаться самостоятельно с первых дней жизни и постепенно становятся независимыми от родителей (Stark, Ricklefs, 1998). Птенцы же дневных хищных птиц зависимы от родителей продолжительное время, но основная частота их сигналов понижается по мере взросления. Такая же тенденция была отмечена и для воробьиной пустельги (Smallwood, Dudajek, 2003). Однако длительность сигналов выпрашивания пищи у сапсана с возрастом увеличивается, у ястреба-тетеревятника не изменяется. У балобана, однако, понижается с возрастом как основная частота сигналов, так и их длительность, однако не изменяется доминантная частота сигналов.

Развитие вокализации у других хищных птиц пока не изучено, поэтому мы не можем с уверенностью говорить о биологических предпосылках постепенного понижения частоты сигналов птенцов, которые нуждаются в родительской опеке длительное время. Возможно, несмотря на понижение основной частоты, увеличение или сохранение длительности или поддержание высокой доминантной частоты требовательного сигнала стимулирует родителей к кормлению подросших птенцов. Мы также предполагаем, что понижение частоты сигналов можно связать с особенностью вылета птенцов из гнезда. Покидая гнездо, птенцы хищных птиц в первые дни находятся на гнездовом дереве, затем начинают перепархивать на соседние деревья. При этом летать полноценно они еще не могут (Hooy et al., 1994; Карякин, 1998; Kenward, 2006). При появлении на гнездовой территории родителя с кормом птенцы должны обозначить свое местоположение, используя сигнал выпрашивания пищи. В этом случае использование более низкочастотных сигналов (1–2 кГц) может быть более выгодным, т.к. они лучше распространяются в среде (Wiley, Richards, 1977; Richards, Wiley, 1978).

Птенцы, которые сохраняют высокочастотные сигналы длительное время, в этот период постоянно находятся при родителях, и взрослые низкочастотные сигналы в их репертуаре появляются при разрыве связи родитель-птенец, как это показано для журавлей (Klenova et al., 2007, 2010, 2014). Низкочастотная составляющая в сигналах топорика *Fratercula cirrata* начинает появляться в возрасте 29–35 дней (Klenova, Kolesnikova, 2013). Птенцы покидают гнездовую нору в возрасте 38–59 дней (Piatt and Kitaysky, 2002b, цит. по Klenova, Kolesnikova, 2013). Связь родитель-птенец прекращается сразу после вылета (Gaston and Jones, 1998, цит. по Klenova, Kolesnikova, 2013), поэтому надобность в дальнейшем использовании птенцовых криков отпадает. У дневных хищных птиц связь родитель-птенец не прекращается после вылета из гнезда, но птенцы не могут следовать за родителями, т.к. еще не умеют летать. Возможно, поэтому они используют более низкочастотные сигналы, чтобы родители могли слышать их с большего расстояния и точнее определить их местоположение.

Возможно также, что сигнал выпрашивания пищи у дневных хищных птиц выполняет свою функцию именно выпрашивания и получения пищи от родителей в первые 2–3 недели после вылупления. В этот период звуки довольно высокочастотные и более чистые. После 20–25 дней самки уже не обогревают птенцов и мало проводят времени на гнезде (Schnell, 1958; Jenkins, 1978; Kenward, 2006). При возвращении с добычей родители уже обычно не кормят птенцов, а просто оставляют ее на краю гнезда и птенцы едят самостоятельно. Некоторые авторы (Jenkins, 1978) связывают уменьшение проведения времени на гнезде родителей с агрессивным поведением птенцов. В этот же период в сигнале выпрашивания пищи увеличивается количество нелинейных феноменов частота приближается к вокализации взрослых птиц. По теории Мортонна (Morton, 1977) такие более низкие по частоте и шумные звуки больше сходны со звуками угрозы, чем чистые высокие звуки, которыми характеризуется дружелюбное поведение. Может быть, во второй половине гнездового периода сигнал выпрашивания пищи из птенцового сигнала, мотивирующего родителей к кормлению, переходит в агрессивное требование корма и перестает выполнять "птенцовые" функции.

Для американской пустельги было показано, что звуки птенцов из одной кладки более сходны между собой, чем со звуками птенцов из других пар (Mueller, 2009). Объясняется ли это только генетикой или влияет на успех индивидуального распознавания птенцов друг другом и родителями птенцов пока остается неясным. Однако в условиях питомника пары взрослых птиц (и соколы, и ястребы) успешно выкармливают не только своих, но и приемных птенцов. В природе пары балобанов также успешно выращивают приемных птенцов (Шнайдер и др., 2018).

Присутствие нелинейных феноменов в сигналах выпрашивания пищи балобана, сапсана и ястреба-тетеревятника не одинаково в разном возрасте. Процент присутствия детерминированного хаоса увеличивается с возрастом для всех видов. У балобана в возрасте 25–

30 дней и сапсана в возрасте 40–60 дней структура сигнала едва различима из-за присутствия хаоса. Процент присутствия остальных нелинейных феноменов (субгармоники и сайдебанды) либо не изменяется с возрастом, либо даже уменьшается (сайдебанды в сигнале выпрашивания пищи балобана). У нескольких видов гуесобразных и шилоклювки с возрастом также увеличивается количество всех типов нелинейных феноменов в сигналах, что, наряду с падением основной частоты, трактуется авторами как процесс созревания (ten Thoren & Bergmann 1987a, 1987b; Engländer, Bergmann, 1990; Adret, 2012). Авторы называют такой процесс "ломка голоса", что, однако совсем не связано с изменением частоты сигналов. Биологический смысл присутствия нелинейных феноменов в сигналах дневных хищных птиц остается дискуссионным.

Половые различия статистически значимы для длительности сигнала выпрашивания пищи у ястреба-тетеревятника: сигнал самок длиннее сигналов самцов. Самки вылетает из гнезда на 2–3 дня позже, чем самцы (Reynolds, Wight, 1978; Kenward, 2006). В то время, как самцы уже способны летать и следовать за родителями, чтобы выпросить пищу, более крупная по размеру самка остается в гнезде или недалеко от него. Возможно, более длинный сигнал выпрашивания пищи помогает самкам привлечь внимание родителей, чтобы получить пищу, оставаясь в гнезде после вылета самцов. Более продолжительные сигналы у крупного пола (у хищных птиц это самка) были также описаны для взрослых особей нескольких видов неворобьиных птиц (Rosenfield, Bielefeldt, 1991; Farquhar, 1993; Ballintijn, ten Cate, 1997b).

### **III. Сравнение вокализации птенцов и взрослых птиц**

Птенцовый сигнал выпрашивания пищи переходит во взрослый репертуар и сохраняется у соколов обоих полов (Ingram, Salmon, 1929; Wrege, Cade, 1977; Carlier, 1995; как и у кречета Wrege, Cade, 1977) и у самки ястреба-тетеревятника (Kennedy, Stahlecker, 1993; Kenward, 2006). Уже в возрасте 20-30 (балобаны) и 40-50 (ястреб-тетеревятник) частотные сигналы птенцов приближаются к сигналам взрослых птиц.

Птенцы продолжают вокализовать еще некоторое время после вылета из гнезда, но к 40-му дню (возраст около 80 дней) их вокализация прекращается (Penteriani, 2001, личные наблюдения). Возможно, частотные характеристики их сигнала выпрашивания продолжают понижаться и сравниваются с частотными характеристиками сигналов взрослых птиц, что как раз и маркирует время обособления от родителей и начало расселения молодняка (Boal, 1994; Карякин, 1998). Из репертуара самцов ястреба-тетеревятника данный сигнал исчезает, а у самок преобразуется в вопль.

Сигнал дискомфорта птенцов "трель" остается в репертуаре взрослых птиц и преобразуется в "свист". Обычно свистовая часть у этого практически не модулирована, но встречаются сигналы у взрослых особей, очень сходные с птенцовой трелью (рис. 74).

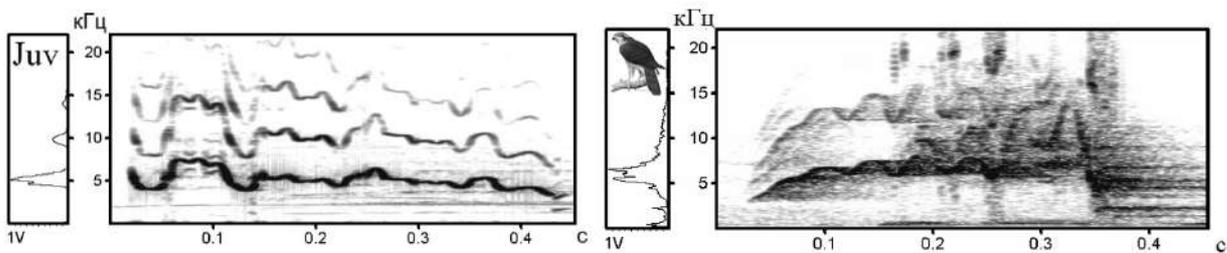


Рис.74. А трель птенца, Б свист взрослой особи ястреба-тетеревятника.

Сигнал окрикивания появляется в репертуаре птенцов только в том случае, если птенец слышит этот тип сигнала у взрослой птицы. Выращенные человеком птенцы никогда не используют данный сигнал, он появляется в их репертуаре только в возрасте старше трех месяцев. Можно ли считать это обучением, сходным с обучением, например, у воробьинообразных, неясно.

#### IV. Вокализация самки балобана при кормлении птенцов

При кормлении птенцов самки соколов издают короткие звуки, по-видимому, мотивирующие птенцов к получению корма (наши наблюдения, Radcliffe, 2010). При этом мы показали, что у балобана эти сигналы по структуре не отличаются от токовых, но выше по доминантной частоте, что может делать их более привлекательными для птенцов (Morton, 1977). В литературе описываются в основном подобные сигналы у домашней курицы. Например, показано, что птенцы, которые слушали эти сигналы у несушки, эффективнее переваривали корм (Woodcock, et al., 2004).

Самка ястреба-тетеревятника кормит птенцов молча (наши наблюдения). Характерно ли это для других ястребообразных, остается неясным.

#### V. Сезонная динамика уровня тестостерона и кортикостерона

Наши результаты в большей степени согласуются с данным, полученными на дневных хищных птицах (Rehder et al., 1986, 1988; Mays et al., 1991), чем на воробьинообразных (Apfelbeck et al., 2016).

У размножающихся самцов ястреба-тетеревятника уровень *тестостерона* повышается в период токования и спаривания. У самок синхронного повышения уровня тестостерона, отмеченного у других видов (Ketterson et al., 2005), не наблюдается. И у самок, и у самцов уровень тестостерона несколько поднимается в октябре, когда наблюдается осеннее токование.

У одиночно содержащихся птиц, не участвующих в размножении, пик уровня тестостерона по непонятным причинам приходится на январь и ноябрь, что никак не соотносится ни с сезоном размножения, ни с периодом осеннего токования. Если подъем уровня тестостерона можно

связать с осенним токованием, что описано для более южного подвида ястреба-тетеревятника в природе (Penteriani, 2001), то причина январского пика остается неясной. В остальные месяцы уровень тестостерона остается низким для обоих полов, без видимых пиков в сезон размножения. Такие же результаты были получены для не размножающихся американских пустельг (Rehder et al., 1988) и неполовозрелых ястребов Харриса (Mays et al., 1991), выполняющих функции помощников при кооперативном гнездовании, свойственном этому виду. В питомнике не размножающиеся ястребы сидят в одиночных вольерах, не видят, но слышат друг друга. Возможно, эндогенных ритмов недостаточно для подъема уровня тестостерона и такие факторы, как наличие гнезда, контакт с партнером и обмен вокализацией играет существенную роль. У американской пустельги уровень тестостерона самцов перед первой кладкой не отличался у тех, кто демонстрировал половое поведение и тех, кто нет, но при этом находился в вольере с самкой и гнездовой нишей (Rehder et al., 1988).

Пик уровня кортикостерона, по нашим данным, приходится у размножающихся ястребов-тетеревятников на июнь для обоих полов. В природе это период выкармливания выводка, но в питомнике птицы самостоятельно не кормят птенцов: насиженные кладки забирают и переносят в инкубатор, затем птенцов выкармливает человек. Кладки забирают в конце мая-июне, возможно, именно этот фактор беспокойства влияет на повышение уровня кортикостерона. У американской пустельги (Rehder et al., 1986) и воробьинообразных (Wingfield et al., 1978; Romero, 2002) пик кортикостерона приходится на период непосредственно перед откладкой яиц у размножающихся самок. Возможно, это характерно и для ястреба-тетеревятника. Мы не брали кровь у размножающихся птиц в апреле и мая (период яйцекладки), т.к. процедура взятия крови, сопровождаемая отловом и удержанием в руках, могла бы негативно сказаться на успехе размножения ястребов-тетеревятников в питомнике.

Уровень тестостерона у всех изученных видов дневных хищных птиц (Rehder et al., 1988; Mays et al., 1991; наши данные) ниже, чем у воробьинообразных в течение всего года, а в сезон размножения отличается больше, чем в 10 раз. Например, 0,2-0,4 нг/мл у ястреба Харриса (Mays et al., 1991) и 4-7 нг/мл у белоголовой зонотрихии (Wingfield et al., 1978). Низкий уровень тестостерона у дневных хищных птиц может быть связан с особенностями формирования пары и защиты территории (Wingfield et al., 1987). Пары формируются на несколько сезонов или всю жизнь (Lack, 1940) и птицы занимают один и тот же гнездовой участок из года в год (Kenward, 2006). Поэтому агрессивное отстаивание участка, как и охрана партнера не так ярко выражено как, например, у воробьинообразных (Wingfield et al., 1978, 1987, 1990). А в условиях питомника у ястребов-тетеревятников вообще нет необходимости в защите территории. Слабая сезонная динамика уровня тестостерона характерна и для представителей других отрядов, со сходной

социальной системой, которые не защищают территорию и формируют долгосрочные пары (Wingfield et al., 1987).

Уровень *кортикостерона* у половозрелых одиночно содержащихся ястребов-тетеревятников, в отличие от размножающихся, остается относительно низким в течение всего года, как и у американской пустельги (Rehder et al., 1986). В том числе и у половозрелых самок, у которых не происходит формирования яиц.

Повышение уровня кортикостерона у всех ястребов-тетеревятников в августе-октябре можно связать с эндогенными ритмами и запасами жировых резервов (Wingfield et al., 1978; Rehder et al., 1986; Rogerts et al., 2010). В этот период уровень кортикостерона у птиц из питомника, которые содержатся одиночно, не отличается от уровня кортикостерона диких ястребов-тетеревятников, отловленных на осеннем пролете (табл.14, по Rogerts et al., 2010). Однако у парных птиц, как у самцов, так и самок, уровень кортикостерона в этот же период выше почти в два раза. У размножающихся и неразмножающихся пар воробьиной пустельги была отмечена такая же тенденция (Rehder et al., 1986). У самцов это можно связать с тем, что они испытывают стресс от того, что в течение всего года находятся рядом с самкой и боятся ее. Но причины высокого кортикостерона у самок еще требуют дальнейшего изучения.

В целом, для обоих полов у содержащихся парами птиц уровень кортикостерона остается высоким в течение всего года. Видимо, высокие концентрации кортикостерона характерны для всех дневных хищных птиц. Уровень кортикостерона у ястреба-тетеревятника сопоставим с уровнем кортикостерона у ястреба Харриса (Mays et al., 1991) и американской пустельги (Rehder et al., 1986). Но у всех трех видов хищных птиц концентрация кортикостерона в 2–3 раза выше, чем у воробьинообразных (Wingfield et al., 1978).

Таблица 14. Сравнение полученных нами данных по уровню кортикостерона с данными из литературы для ястреба-тетеревятника.

Концентрация кортикостерона представлена как среднее±SE нг/мл, в скобках количество особей.

<b>Уровень кортикостерона</b>		
Август-октябрь		
	Самцы	Самки
Одиночно содержащиеся (Наши данные)	29.93±16.0 (6)	34.43±19.52 (6)
Пары (Наши данные)	59.56± 14.74(6)	60.14±22.15 (6)
Данные по Rogers et al., 2010	29.67±4.81 (9)	28.67 (1)

## V.1. Эксперимент по воздействию стресса

Изменение концентрации кортикостерона у ястребов-тетеревятников из питомника и природы в ответ на стрессовое воздействие происходит сходным образом (табл. 15). Уровень кортикостерона повышается при удерживании в руках без клубочка в течение 15 минут (наши данные) или нахождении в металлическом контейнере в течение 30 минут (Rogers et al., 2010).

Таблица 15. Сравнение экспериментальных данных по стрессовому воздействию у ястреба-тетеревятника.

Концентрация кортикостерона представлена как среднее $\pm$ SE нг/мл, в скобках количество особей.

	Контроль	Эксперимент (удерживание в руках 15 мин)	Эксперимент (нахождение в контейнере 30 мин)
Наши данные	40.50 $\pm$ 20,24 (12)	54.65 $\pm$ 23.02 (12)	—
Данные по Rogers et al., 2010	29.57 $\pm$ 4.30 (10)	—	38.80 $\pm$ 4.84 (10)

Несмотря на то, что удерживание в руках без клубочка для птицы должно быть большим стрессом, чем нахождение в контейнере, а также предполагаемой разной стрессоустойчивости на манипуляции в руках, и у диких (Rogers et al., 2010), и у разведенных ястребов-тетеревятников (наши данные) концентрация кортикостерона увеличилась в 1,3 раза. При этом в нашем эксперименте контрольную и экспериментальную группу составляли разные особи, в эксперименте с отловленными ястребами обе группы состояли из одних и тех же птиц (после 30 минут удерживания кровь брали из другого крыла). Несмотря на все эти факторы, результаты остаются сходными для диких и одиночно содержащихся в неволе ястребов-тетеревятников.

Концентрация кортикостерона в ответ на стресс гораздо меньше, чем базальный уровень этого гормона в другое время года даже у не размножающихся птиц. У диких ястребов Харриса, которых удерживали в руках для измерений и взятия крови, стресс-уровень кортикостерона также был меньше, чем базальный уровень в сезон размножения (Mays et al., 1991). Вероятно, не только базальный уровень кортикостерона отличается у воробьинообразных и дневных хищных птиц, но и степень ответа на стрессовое воздействие. Для подтверждения этой гипотезы необходимо расширить данные по гормональному статусу у птиц из отрядов ястребообразные и соколообразные.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В нашем исследовании впервые дается описание как вокального онтогенеза птенцов дневных хищных птиц (балобан, сапсан и ястреб-тетеревятник), так и детальная характеристика репертуара взрослых птиц (балобан, кречет, сапсан и ястреб-тетеревятник).

Развитие сигналов у птенцов происходит постепенно: основная частота сигналов понижается с возрастом, приближаясь к параметрам сигналов взрослых птиц со сходной функцией. Постепенный тип развития сигналов менее распространен среди неворобьиных птиц. Он характерен в основном для выводковых, а не птенцовых (к которым относятся и хищные птицы).

Наши результаты поддерживают правомерность деления традиционного отряда соколообразные, сделанного на основе молекулярных методов, на два (соколообразные и ястребообразные). Вокализация соколов более разнообразна и изменчива, чем вокализация ястреба-тетеревятника. Наши исследования помогли выявить связь птенцового и дефинитивного репертуара. В репертуар взрослых птиц переходят видоизмененные птенцовые сигналы, при этом репертуар взрослых самок разнообразнее репертуара самцов как у соколов, так и у ястреба-тетеревятника. В сигналах самок основная частота сигналов ниже, чем в сигналах самцов. Исключение составляет контактный сигнал у ястреба-тетеревятника. У балобана и кречета токовые сигналы самок и самцов различаются не только по частоте, но и по структуре. Ранее такое различие не было описано ни для одного вида хищных птиц. Подробное изучение репертуара балобана и кречета позволило выделить признаки, отличающие эти виды лучше, чем на основе генетических данных.

Сезонная динамика уровня тестостерона у ястреба-тетеревятника выражена слабее, чем у воробьинообразных птиц. Уровень кортикостерона не отличается у диких и содержащихся в питомнике ястребов-тетеревятников. У птиц, содержащихся парами, уровень кортикостерона выше на протяжении всего года, несмотря на успешное размножение. Дальнейшие исследования гормонального статуса у хищных птиц имеет большое прикладное значение (оценка уровня стресса в неволе и размножение редких видов).

## ВЫВОДЫ

1. Развитие вокализации у птенцов дневных хищных птиц имеет больше сходства с вокальным онтогенезом выводковых, чем птенцовых, и протекает по постепенному механизму.
2. У близкородственных видов дневных хищных птиц вокальный репертуар взрослых особей включает одинаковые типы сигналов, сходные по структуре.
3. Репертуар самок дневных хищных птиц разнообразнее, чем у самцов и включает больше сигналов.
4. Сигналы самок у дневных хищных ниже по частоте, чем у самцов вследствие разницы размеров полов.
5. Среди дневных хищных птиц, для которых описан вокальный репертуар, только у балобана и кречета токовые сигналы самцов и самок имеют разную структуру.
6. У дневных хищных птиц сезонная динамика уровня тестостерона выражена слабее и концентрация тестостерона на порядок ниже, чем у воробьинообразных, что, вероятно, связано с особенностями паробразования и защиты территории.
7. Уровень кортикостерона у не размножающихся дневных хищных птиц ниже, чем у размножающихся, но высокая концентрация гормона у обеих групп сохраняется в течение всего года.

## АПРОБАЦИЯ РАБОТЫ

На основе проведенных исследований были подготовлены следующие публикации:

### Статьи в рецензируемых журналах:

1. **Марченко А.А.**, Бёме И.Р., Сарычев Е.И. Онтогенез вокального поведения дневных хищных птиц на примере балобана (*Falco cherrug*) и ястреба тетеревятника (*Accipiter gentilis*) // Зоологический журнал. – 2018. – Т.97, №6. – С. 712 – 722.

2. **Марченко А.А.**, Бёме И.Р., Сарычев Е.И., Горецкая М.Я. Сезонная динамика тестостерона и кортикостерона у дневных хищных птиц на примере ястреба-тетеревятника (*Accipiter gentilis*) // Доклады Российской Академии Наук. Науки о жизни. – 2020. – Т.493. – С. 55–59.

*Переводная версия:* Marchenko, A.A., Beme, I.R., Sarychev, E.I. et al. Seasonal Dynamics of Testosterone and Corticosterone in Predatory Birds as Exemplified by the Northern Goshawk (*Accipiter gentilis*) // Doklady Biological Sciences. –2020. – V.493. – P. 114–118.

3. **Марченко А.А.**, Бёме И.Р. Вокальный онтогенез неворобьиных птиц // Зоологический журнал. – 2021. – Т.100, №12. – С. 1359–1370.

*Переводная версия:* Marchenko, A.A., Beme, I.R. Vocal Ontogenesis in Non-Passerine Birds // Biology Bulletin. – 2022. – V. 49, №. 8. – P. 136–146. (в печати)

### Статьи в сборниках:

1. **Марченко А.А.**, Бёме И.Р. Вокальный репертуар взрослых ястребов-тетеревятников // Хищные птицы в зоопарках и питомниках. – 2021. М.: Из-во Московского зоопарка. – Т. 30. – С. 58–63

2. *Марченко А.А.*, Бёме И.Р., Сарычев Е.И. Сравнение вокализации балобана и кречета // Соколы Палеарктики: Распространение, состояние популяций, экология и охрана: Материалы VIII Международной конференции РГХП, посвященной памяти А.И. Шепеля. – 2020. Тамбов: Из-во ООО «Тамбовский полиграфический союз» – С. 178–179.

3. Бёме И.Р., Сарычев Е.И., **Марченко А.А.** Разведение кречета в неволе: первые результаты программы по восстановлению популяции Чукотки // Соколы Палеарктики. Распространение, состояние популяций, экология и охрана: Материалы VIII Международной конференции Рабочей группы по хищным птицам Северной Евразии. – 2019. Воронеж: Из-во ВГУ. – С. 139-141.

4. **Марченко А.А.**, Бёме И.Р., Сарычев Е.И., Царелунга А.А., Сильвестров Н.А., Горецкая М.Я. Динамика тестостерона и кортикостерона у ястреба-тетеревятника (*Accipiter gentilis*) // Орнитология: история, традиции, проблемы и перспективы. Материалы Всероссийской конференции с международным участием, посвященной 120-летию профессора Г.П. Дементьева. – 2018. М.: Из-во Товарищество науч. изд. КМК. – С. 237–239.

### Доклады на российских и международных конференциях:

1. **Марченко А.А.**, Бёме И.Р., Сарычев Е.И., 2021. Сравнение вокализации балобана и кречета. VIII Международная конференция РГХП, посвященная памяти А.И. Шепеля. Хищные птицы в ландшафтах Северной Евразии: Современные вызовы и тренды, Воронежский Государственный Природный Биосферный Заповедник имени В.М. Пескова, Россия, 20-26 ноября 2021.
2. **Марченко А.А.**, Бёме И.Р., Сарычев Е.И., 2021. Вокальный репертуар и развитие вокализации сапсана (*Falco peregrinus*). XV Международная орнитологическая конференция Северной Евразии памяти М.А. Мензбира, Иркутск, Россия, 23-28 августа 2021.
3. **Марченко А.А.**, Бёме И.Р., Сарычев Е.И., Соколова О.В., Горецкая М.Я., 2021. Сезонная динамика уровня кортикостерона у ястреба-тетеревятника и реакция на стрессовое воздействие. XV Международная орнитологическая конференция Северной Евразии памяти М.А. Мензбира, Иркутск, Россия, 23-28 августа 2021.
4. **Марченко А.А.**, Бёме И.Р., Горецкая М.Я., Царелунга А.А., Сильвестров Н.А., Сарычев Е.И., 2018. Динамика тестостерона и кортикостерона у ястреба-тетеревятника (*Accipiter gentilis*). "Орнитология: история, традиции, проблемы и перспективы". Всероссийская конференция, посвященная 120-летию профессора Г.П.Дементьева, Звенигородская биостанция МГУ имени С.Н. Скадовского, Россия, 26 сентября - 1 октября 2018.
5. **Марченко А.А.**, Бёме И.Р., Сарычев Е.И., 2018. Птенцовый репертуар и развитие вокализации у балобана и сапсана. Первый Всероссийский орнитологический конгресс, Тверь, Россия, 29 января - 4 февраля 2018.
6. Сарычев Е.И., **Марченко А.А.**, Бёме И.Р., 2018. Современное состояние популяции кречета (*Falco rusticolus*) в центральной Чукотке (бассейн р. Белая). Первый Всероссийский орнитологический конгресс, Тверь, Россия, 29 января - 4 февраля 2018.
7. **Марченко А.А.**, Беме И.Р., Сарычев Е.И., 2017. Вокальный онтогенез и особенности птенцового репертуара ястреба-тетеревятника (*Accipiter gentilis*). VI Всероссийская конференция по поведению животных, Москва, Россия, 4-7 декабря 2017.
8. **Marchenko A.A.**, Sarychev E.I., Beme I.R., 2017. Vocal development in Northern Goshawk (*Accipiter gentilis*). XXVI International Bioacoustics Congress, Харидвар, Индия, 8-13 октября 2017.

## СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Баранов А.А. Редкие и малоизученные птицы Тувы. Красноярск: изд-во Красноярского ун-та, 1991. – 320с.
2. Бёме И.Р. Типы развития акустических сигналов воробьиных птиц в онтогенезе // ДАН. – 1986. – Т. 291, № 3. – С. 749 – 751.
3. Бёме И.Р. Формирование вокализации воробьиных птиц (Passeriformes) в онтогенезе. Современное состояние проблемы // Журн. общ. биол. – 2006а. – Т. 67, № 4. – С. 268 – 279.
4. Бёме И.Р. Взаимоотношение врожденного и приобретенного в песне птиц // Развитие современной орнитологии Северной Евразии: труды XII Международной орнитологической конференции Северной Евразии. – Саратов: Изд-во СГУ, 2006б. – С. 625 – 634.
5. Бёме И.Р. Онтогенез акустических сигналов выводковых и птенцовых птиц: эволюционные аспекты // Труды Мензбирова орнитологического общества. Т. 1.: материалы XIII Международной орнитологической конференции. – М.: АЛЕФ, 2011. – С. 31 – 39.
6. Бёме И.Р., Горецкая М.Я. Песни птиц. М.: КМК, 2013. – 78 с.
7. Бёме И.Р. Формирование позывов у птиц-дуплогнездников // Птицы дуплогнездники как модельные объекты в решении проблем популяционной экологии и эволюции. Материалы международной конференции. – М.: КМК, 2014. – С. 33 – 35.
8. Бёме Р. Л., Флинт В. Е. Пятиязычный словарь названий животных. Птицы. Латинский, русский, английский, немецкий, французский. – Под общ. ред. акад. В. Е. Соколова. – М.: Русский язык, РУССО, 1994. – 471 с.
9. Володин И.А., Володина Е.В., Филатова О.А. Структурные особенности, встречаемость и функциональное значение нелинейных феноменов в звуках наземных млекопитающих // Журн. общей биол. – 2005. – Т. 66, № 4. – С. 346 – 362.
10. Горецкая М.Я., Бёме И.Р. Тестостерон в регуляции различных аспектов поведения и физиологии птиц // Зоол. журн. – 2020 – Т. 99, № 12. – С. 1415–1423.
11. Данченков С.В., Константинов В.М., 2008. Эколого-морфологические адаптации к хищничеству у дневных птиц и сов // V конференция по хищным птицам северной Евразии. – Иваново: Изд-во Ив. гос. ун-та, 2008. – С. 14 – 15.
12. Дементьев Г.П., Мекленбурцев Р.Н., Судилова А.М. Отряд хищные птицы (Falconiformes) // Птицы Советского Союза. – М.: Советская наука, 1951. – Т.1. – С. 100 – 114, 164 – 184.
13. Карякин И.В. Пернатые хищники Уральского региона. Соколообразные (Falconiformes), Собообразные (Strigiformes). – Пермь: Изд. ЦПИ СОЖ Урала, 1998. – 483 с.
14. Карякин И.В. Популяционно-подвидовая структура ареала балобана // Пернатые хищники и их охрана. – 2011. – № 21. – С. 116–171.

15. Ковтун М.Ф., Шатковская О.В. Возникновение модели птенцового развития у птиц: к проблеме эволюции онтогенеза // Вестн. зоол. – 2011. – Т.45, № 2. – С. 161 – 171.
16. Михайленко Н.С. Онтогенез вокального поведения дневных хищных птиц. Применение методики реинтродукции на примере обыкновенной пустельги. – Дипломная работа. – МГУ, Биол. фак-т, каф. зоол. позвон-х., 2012. – 85 с.
17. Марченко А.А. Онтогенез вокального поведения дневных хищных птиц. – Выпускная квалификационная работа. – МГУ, Биол. фак-т, каф. зоол. позвон-х., 2015. – 62 с.
18. Поповкина А.Б., Поярков Н.Д. История исследований филогенетических отношений и построения систем гусеобразных (*Anseriformes*) // Казарка. – 2002. – Т. 8. – С. 41 – 77.
19. Промптов А.Н. Очерки о проблеме биологической адаптации поведения воробьиных птиц. М.: Книжный дом “ЛИБРОКОМ”, 2010. – 320 с.
20. Пфеффер Р.Г. Роль гибридизации в становлении форм крупных соколов комплекса *Hierofalco* // Пернатые хищники и их охрана. – 2012. – № 24. – С. 148– 164.
21. Тихонов А.В. Акустическая сигнализация и экология поведения птиц. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1986. – 240 с.
22. Шнайдер Е.П., Николенко Э.Г., Карякин И.В., Проммер М., Сарычев Е.И., Рожкова Д.Н., Зиневич Л.С. Результаты апробирования методики восстановления популяции балобана путём подсадки в естественные гнёзда птенцов, выращенных в питомнике (с результатами GPS/GSM-трекинга слётков) // Пернатые хищники и их охрана. – 2018. – № 37. – С. 66 – 94.
23. Abs M. Physiology and behavior of the pigeon. – Federal Republic of Germany: Academic Press., 1983. – 18 p.
24. Adret P. Call development in captive-reared Pied Avocets, *Recurvirostra avosetta* // J. Ornithol. – 2012. – V. 153. – P. 535 – 546.
25. Al-Ankari A-R.S. Relationship between Gonadal Steroids and Corticosterone during Blood Sampling in Saker Falcon // J. Wildl. Dis. – 1998. – V. 34, №3. – P. 653 – 655.
26. Amadon D. Why are Female Birds of Prey larger than Males? // J. Raptor Res. – 1975. – V. 9, № ½. – P. 1–11.
27. Apfelbeck B., Flinks H., Goymann W. Variation in Circulating Testosterone during Mating Predicts Reproductive Success in a Wild Songbird // Front. Ecol. Evol. – 2006. – V. 4. – P. 1 – 8.
28. Ball G.F., Riters L.V., Balthazart J. Neuroendocrinology of song behavior and avian brain plasticity: Multiple sites of action of sex steroid hormones // Front. Neuroendocrinol. – 2002. – V. 23. – P. 137–178.
29. Ballintijn M.L., ten Cate C. Vocal Development and Its Differentiation in a Non-Songbird: the Collared Dove (*Streptopelia decaocto*) // Anim. Behav. – 1997a. – V. 134, № 7. – P. 595 – 621.

30. Ballintijn M.L., ten Cate C. Sex Differences in the Vocalizations and Syrinx of the Collared Dove (*Streptopelia decaocto*) // Auk. – 1997b. – V. 114, №1. – P. 22– 39.
31. Beaver P. W. Ontogeny of Vocalization in the Greater Rhea // Auk. – 1978. – V.95, №2. – P. 382– 388.
32. Bergmann H.-H., Helb H.-W. Stimmen der Vögel Europas // München: BLV Verlagsgesellschaft, 1982. – 416p.
33. Berry R.B. Captive breeding behavior American Goshawk – part 1. // JRR. – 1968. – V. 2, №3. –P. 58 – 97.
34. Berry R.B. Captive breeding behavior American Goshawk – part 2. // JRR. – 1970. – V. 4, №1. – P. 18 – 31.
35. Berry R.B. Reproduction by Artificial Insemination In Captive American Goshawks // J. Wildl. Manag. – 1972. – V. 36, №4. – P. 1283– 1288.
36. Birds of the World / ed.: S. M. Billerman, B. K. Keeney, P. G. Rodewald, T. S. Schulenberg. –Ithaca. NY.: Cornell Laboratory of Ornithology, 2020. – <https://birdsoftheworld.org/bow/home>
37. Boal C.W. A photographic guide to aging nestling Northern Goshawks // Stud. Avian Biol. – 1994. – V. 16. – P. 32– 40.
38. Bradbury J.W., Balsby T.J. The functions of vocal learning in parrots // Behav. Ecol. Sociobiol. – 2016. – V. 70. – P. 293–312.
39. Bragina E.V., Beme I.R. Siberian Crane duet as an individual signature of a pair: comparison of visual and statistical classification techniques // Acta Ethol. – 2010. – V. 13. – P. 39 – 48.
40. Bretagnolle V., Zotier R., Jouventin P. Comparative Population Biology of Four Prions (Genus *Pachyptila*) from the Indian Ocean and Consequences for Their Taxonomic Status // The Auk. – 1990. – V. 107, №2. – P. 305 – 316.
41. Bull E.L., Hohmann J.H. Breeding biology of Northern Goshawks in northeastern Oregon // Stud. Avian Biol. – 1998. – V. 16. – P. 103 – 105.
42. Budde C. The vocal repertoire of the Grey Crowned Crane *Balearica regulorum gibbericeps*. I. The tonal and the non-harmonic calls // Bioacoustics. – 1999. – V. 10. – P. 161 – 173.
43. Budde C. Ontogeny of calls of a nonpasserine species: of the Grey Crowned Crane *Balearica regulorum gibbericeps* // Afr. J. Ecol. – 2001. – V. 39. – P. 33 – 37.
44. Carlier P. Vocal communication in Peregrine Falcons *Falco peregrinus* during breeding // Ibis. – 1995. – V.137. – P. 582 – 585.
45. Carlier P., Gallo A. What motivates the food bringing behavior of the peregrine falcon throughout breeding? // Behav. Processes. – 1995. – V. 33. – P. 247–256.
46. Catchpole C.K., Slater P.J.B. Bird Song: Biological Themes and Variations. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2008. – 335 p.

47. Cosens S.E. Development of vocalizations in the American Coot // *Can. J. Zool.* – 1981. – V. 59. – P. 1921 – 1928.
48. Debus S.J.S., Bauer A.L., Gessel F.W. Calls and vocal behaviour of the Black Falcon *Falco subniger* // *Corella.* – 2017. – V. 41. – P. 83–87.
49. DeVoogd T.J. Endocrine modulation of the development and adult function of the avian song system // *Psychoneuroendocrinology.* – 1991. – V. 16. – P. 41–66.
50. Dragonetti M., Caccamo C., Corsi F., Farsi F., Giovachini P. et al. The Vocal Repertoire of the Eurasian Stone-Curlew (*Burhinus oedicephalus*) // *Wilson J. Ornithol.* – 2013. – V. – 125, № 1. – P. 34 – 49.
51. Engländer W., Bergmann H-H. Sex specific voice development in the Shelduck *Tadorna tadorna* // *J. Ornithol.* – 1990. – V. 131. – P. 174 – 176.
52. Farquhar C.C. Individual and Intersexual Variation in Alarm Calls of the White-Tailed Hawk // *Condor.* – 1993. – V. 95. – P. 234 – 239.
53. Fuchs J., Johnson J.A., Mindell D.P. Rapid diversification of falcons (Aves; Falconidae) due to expansion of open habitats in the Late Miocene // *Mol. Phylogenet. Evol.* – 2015. – V. 82. – P. 166 – 182.
54. Fusani S. Testosterone control of male courtship in birds // *Horm Behav.* – 2008. – V. 54. – P. 227–233.
55. Gaban-Lima P., Höfling E. Comparative anatomy of the syrinx in the tribe Arini (Aves: Psittacidae) // *J. Morphol. Sci.* – 2006. – V.23, №3–4. – P. 501– 512.
56. Garamszegi L.Z., Eens M., Hurtrez-Bousses S., Møller A.P. Testosterone, testes size, and mating success in birds: a comparative study // *Horm. Behav.* – 2005. – V. 47. – P. 389–409.
57. Garamszegi L.Z., Hirschenhauser K., Bokony V., Eens M., Hurtrez-Bousses S. et al. Latitudinal Distribution, Migration, and Testosterone Levels in Birds // *Am. Nat.* – 2008. – V. 172, № 4. – P. 533–546.
58. Gaunt A.S. A Hypothesis concerning the Relationship of Syringeal Structure to Vocal Abilities // *The Auk.* – 1983. – V. 100, № 4. – P. 853 – 862.
59. Gebauer A., Kaiser M. Anmerkung zur Lautentwicklung und zum Stimmbruch beim Grauen Kranich (*Grus grus*) // *Brandenburgische Umwelt Berichte.* – 1998. – V. 3. – P. 25 – 33.
60. Griffiths C.S. Syringeal morphology and the phylogeny of the Falconidae // *The Condor.* – 1994a. – V. 96. – P. 127 – 140.
61. Griffiths C.S. Monophyly of the Falconiformes based on syringeal morphology // *The Auk.* – 1994b. – V. 111, № 4. – P. 787 – 805.
62. Hau M. Regulation of male traits by testosterone: implications for the evolution of vertebrate life histories // *BioEssays.* – 2007. – V. 29. – P. 133 – 144.

63. Hau M., Ricklefs R E., Wikelski M., Lee K.A., Brawn J.D. Corticosterone, testosterone and life-history strategies of birds // Proc. of the R. Soc. Lond. – 2010. – P. 1 – 10.
64. Hau M., Goymann W. Endocrine mechanisms, behavioral phenotypes and plasticity: known relationships and open questions // Front. Zool. – 2015. – V. 12, № 7. – P. 1 – 15.
65. Hovis J., Snowman T.D., Cpx V.L., Fay R., Bildstein K.L. Nesting Behavior of the peregrine Falcons in West Greenland during the Nestling Period // J. Raptor. Res. – 1985. – V. 19, № 1., – P. 15–19.
66. Hoyo del J., Elliott A., Sargatal J. Hand book of the Birds of the World. – Barcelona: Lynx Editions, 1994. – P. 52– 105, 226 – 247.
67. Ingram G.C.S., Salmon H.M. Notes on the nesting habits of the peregrine falcon // British Birds. – 1929. – V. 22. – P. 198 – 203.
68. Jarvis E.D., Mirarab S., Aberer A.J., Li B., Houde P. et al. Whole-genome analyses resolve early branches in the tree of life of modern birds // Science. – 2014. – V. 346. – P. 1311–1320.
69. Jellis R. Bird Sounds and Their Meaning. Cambridge: British Broadcasting Corporation, 1977. – 256 p.
70. Jenkins M.A. Gyrfalcon Nesting Behavior from Hatching to Fledging // Auk. – 1978. – V. 95, № 1. – P. 122–127.
71. Jones D.N. What we don't know about megapodes // Zool. Verh. – 1999. – V. 327. – P. 159 – 168.
72. Jurisevic M.A. Comparison of Vocalisation of Australian Falcons and elanine Kites // EMU. – 1998. – V.98. – P. 1 –12.
73. Karavaev A.A. Daily activity of Stone Curlew *Burhinus oedicephalus* during the breeding period // Int. Wader Stud. – 1998. – V. 10. – P. 329 – 332.
74. Kennedy P.L., Stahlecker D. Responsiveness of Nesting Northern Goshawks to Taped Broadcasts of 3 Conspecific Calls // J. Wild. Manag. – 1993. – V. 57, № 2. – P. 249 – 257.
75. Kenward R. The Goshawk. London: T& A D Poyser, 2006. – 360 p.
76. Ketterson E.D., Nolan V. Jr., Sandell M. Testosterone in Females: Mediator of Adaptive Traits, Constraint on Sexual Dimorphism, or Both? // Am. Nat. – 2005. – V. 166. –P. S85 – S98.
77. Klenova A.V., Volodin I.A., Volodina E.V. The vocal development of the Red-Crowned Crane *Grus japonensis* // Ornithol. Sci. – 2007. – V. 6. – P. 107 – 119.
78. Klenova A.V., Volodin I.A., Volodina E.V., Postelnykh K.A. Voice breaking in adolescent red-crowned cranes (*Grus japonensis*) // Behaviour. – 2010. – V.147. – P. 505 – 525.
79. Klenova A.V., Kolesnikova Y.A. Evidence for a non-gradual pattern of call development in Auks (Alcidae, Charadriiformes) // J. Ornithol. – 2013. – V. 154, № 3. – P. 705 – 716.

80. Klenova A.V., Goncharova M.V., Bragina E.V., Kashentseva T.A. Vocal development and voice breaking in Demoiselle Cranes (*Anthropoides virgo*) // Bioacoustics. – 2014. – V. 23. № 3. P. 247–265.
81. Kroodsma D.E., Miller E.H. Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds. Ithaca and London: Comstock Pub. Associates, 1996. – 587 p.
82. Lack D. Pair Formation in birds // Condor. – 1940. – V. 42. – P. 269 – 286.
83. Li J., Zhang Y., Zhang Z. High frequency components in avian vocalizations // Chinese Birds. – 2011. – V.2, №3. – 125– 131.
84. Mays N.A., Vleck C.M., Dawson J. Plasma luteinizing hormone, steroid hormones, behavioral role, and nest stage in cooperatively breeding Harris' Hawks (*Parabuteo unicinctus*) // Auk. – 1991. – V. 108. – P. 619 – 637.
85. McClure C.J.W, Schulwitz S.E., Anderson. D.L. Commentary: Defining Raptors and Birds of Prey // The Raptor Research Foundation – 2019. – V. 53, № 4. P. 419 – 430.
86. Meinert U., Bergmann H-H. Zur Jugendentwicklung der Lautäußerungen beim Birkhuhn (*Tetrao tetrix*) // Behaviour. – 1983. – V. 85, № 3. – P. 242 – 258.
87. Mindell M.D.; Fuchs J., Johnson J.A. Phylogeny, Taxonomy, and Geographic Diversity of Diurnal Raptors: Falconiformes, Accipitriformes, and Cathartiformes. Birds of Prey: Biology and conservation in the XXI century: Springer. – 2018. P. 3–32.
88. Miller A.H. The Vocal Apparatus of Some North American Owls // Condor. – 1934. – V. 36, № 5. – P. 204 – 213.
89. Moller A.P. Copulation behavior in the goshawk, *Accipiter gentilis* // Anim. Behav. – 1987. – V. 35. – P. 755 – 763.
90. Morton E.S. Ecological Sources of Selection on Avian Sounds // Am. Nat. – 1975. – V. 100, № 965. – P. 17-34.
91. Morton E.S. On the occurrence and significance of motivation-structural rules in some bird and mammal sounds. Am. Nat. – 1977. – V. 111, № 981. – 855 – 869.
92. Mueller H.C. Displays and Vocalization of the Sparrow Hawk // Wilson Bull. – 1971 – V. 83, № 3. – P. 249 – 254.
93. Mueller E.G. A Spectrographic Analysis of American Kestrel (*Falco sparverius*) Vocalizations: Do Broodmates Sound More Like Each Other Than Non-Related Broods. –Theses. – Dissertations and Culminating Projects. – Montclair State University, 2010. – 433p.
94. Naugler C.T., Smoth P.C. Vocalizations of nestling Leach's Storm-petrels // Condor. – 1992. – V. – 94, № 4. – P. – 1002 – 1006.
95. Nesbitt S.A., Bradley R.A. Vocalizations of sandhill cranes // N. Am. Crane Workshop Proc. – 1997. – V. 227. – P. 29 – 35.

96. Nice. Development of behaviour of precocial birds. NY: Trans. Linn. Soc., 1962. – 211 p.
97. Nittinger F., Haring E., Pinsker W., Wink M., Gamauf A. Out of Africa? Phylogenetic relationships between *Falco biarmicus* and the other hierofalcons (Aves: Falconidae) // J Zool Syst Evol. – 2005. – V. 43, № 4. – P. 321 – 331.
98. Nittinger F., Gamauf A., Pinsker W., Wink M., Haring E. Phylogeography and population structure of the saker falcon (*Falco cherrug*) and the influence of hybridization: mitochondrial and microsatellite data // Mol. Ecol. – 2007. – V. 16. – P. 1497 – 1517.
99. Olendorff R.R. A Contribution to the Breeding behavior of the American Kestrel in Captivity // J. Raptor Res. – 1968. – V. 2. – P. 77 – 92.
100. Oppenheim R.W. Prehatching and hatching behaviour in birds: a comparative study of altricial and precocial species // Anim. Behav. – 1972. – V. 2, № 4. – P. 644 – 655.
101. Ozudogru Z., Balkaya, H., Kara, A., Ozdemir, D. A Study of the Morphological Structure of the Syrinx of the Sparrowhawk (*Accipiter nisus*) // Isr. J. Vet. Med. – 2015. – V. 70, № 4. – P. 46 – 50.
102. Penar W., Magiera A., Klocek C. Applications of bioacoustics in animal ecology // Ecol. Comp. – 2020. – V. 43. – 100847.
103. Penteriani V. Dawn and Morning Goshawk Courtship Vocalisation as a Method for Detecting Nest Sites // J. Wildl. Manag. – 1999. – V.63, №2. – P. 511 – 516.
104. Penteriani V. The annual and dial cycles of Goshawk vocalizations at nest sites // J. Raptor Res. – 2001. – V. 35, № 1. – P.24 – 30.
105. Penteriani V., Faivre B., Mazuc J., Cezilly F. Pre-laying vocal activity as a signal of male and nest stand quality in goshawks // Ethol. Ecol. Evol. – 2002. – V. 14. – P. 9 – 17.
106. Pérez-Granados C., Schuchmann K.-L. Vocalisations of the Greater Rhea (*Rhea americana*): an allegedly silent ratite // Bioacoustics. – 2021. – V. 30, №5. – P. 564 – 574.
107. Radford A.N. Voice breaking in males results in sexual dimorphism of Green woodhoop calls // Behaviour. – 2004. – V. 141, № 5. – P. 559 – 569.
108. Ratcliffe, D. The Peregrine Falcon. London: T& A D Poyser, 2010. – 488 p.
109. Redondo T. Early stages of vocal ontogeny in the Magpie (*Pica pica*) // J. Ornithol. – 1991. – V. 132. – P. 145 – 163.
110. Rehder N.B., Bird D. M., Lague P.C. Variations in Plasma Corticosterone, Estrone, Estradiol-17 $\beta$ , and Progesterone Concentrations with Forced Renesting, Nolt, and Body Weight of Captive Female American Kestrels // Gen. Comp. Endocrinol. – 1986. – V. 62. – P. 386 – 393.
111. . Rehder N. B, Bird D. M., Sanford L. M. Plasma Androgen Levels and Body Weights for Breeding and Nonbreeding Male American Kestrels // Condor. – 1988. – V. 90, № 3. – P. 555–660.
112. Reynolds R.T., Wight H.M. Distribution, density and productivity of accipiter hawks breeding in Oregon // Wilson Bull. – 1978. – V. 90. – P. 182–196.

113. Richards D.G. and Wiley R.H. Reverberations and amplitude fluctuations in the propagation of the sounds in the forest: implications for animal communication // *Am. Nat.* – 1978. – V. 115, № 3. – P. 381 – 399.
114. Riska D.E. An analysis of vocal communication in young Brown Noddies (*Anous stolidus*) // *Auk.* – 1986a. – V. 103. – P. 351 – 358.
115. Riska D.E. An analysis of vocal communication in adult Brown Noddies (*Anous stolidus*) // *Auk.* – 1986b. – V. 103. – P. 359 – 369.
116. Rogers H.M., Bechard M.J., Kaltenecker G.S., Dufty A.M. Jr. The Adrenocortical Stress Response in Three North American *Accipiters* During Fall Migration // *RRF.* – 2010. – V. 44, № 3. – P. 113 – 119.
117. Romani F., Levis E.R., Posillico M., Opramolla G., Pavan G. Vocal repertoire of the Eurasian griffon vulture (*Gyps fulvus*) in the central Appennines: a baseline assessment // *Bioacoustics.* – 2022. – V. 31, № 3. – P. 283 – 312.
118. Romero M.L. Seasonal changes in plasma glucocorticoid concentrations in free-living vertebrates // *Gen. Comp. Endocrinol.* – 2002. – V. 128. – P. 1 – 24.
119. Rosenfield R.N., Bielefeldt J. Vocalizations of Cooper's Hawks during the pre-incubation stage // *Condor.* – 1991. – V. 93. – P. 659 – 665.
120. Rost R. Hormones and behaviour: A joint examination of studies on seasonal variation in song production and plasma levels of testosterone in the Great Tit *Parus major*// – *J. Ornitol.* – 1990. – V. 131. – P. 403 – 411.
121. Rosenfield R.N., Bielefeldt J. Vocalizations of Cooper's Hawks during the pre-incubation stage // *Condor.* – 1991. – V. 93. – P. 659 – 665.
122. Roulin A. On the cost of begging vocalization: implications of vigilance // *Behav. Ecol.* – 2001. – V. 12, № 4. – P. 506 – 515.
123. Rutz C. Assessing the breeding season diet of Goshawks *Accipiter gentilis*: biases of plucking analysis quantified by means of continuous radio-monitoring // *J. Zool.* – 2003. – V. 259. – P. 209 – 217.
124. Rutz C. Extra-pair copulation and intraspecific nest intrusions in the Northern Goshawk *Accipiter gentilis* // *Ibis.* – 2005. – V. 147. P. – 831 – 835.
125. Saiya H.G., Verboom W.C., Heij C.J. Vocal communication between Moluccan Megapodes (*Eulipoa wallacei*) // *JunoBioacoustics.* – 2016. – № 201604. – P. 1 – 19.
126. Sharma M., Sharma R.K. Ecology and Breeding Biology of Indian Stone Curlew (*Burhinus indicus*) // *Nat. Environ. Pollut.* – 2015. – V. 14, № 2. – P. 423 – 426.
127. Smallwood J.A., Dudajek V. Vocal development in American kestrel (*Falco sparverius*) nestlings // *RRF.* – 2003. – V. 37, № 1. – P. 37 – 43.

128. Schnell J.H. Nesting Behavior and Food Habits of Goshawks in the Sierra Nevada of California // *Condor*. – 1958. – V.60, №6. – P. 377 – 403.
129. Staicer C.A., Spector D.A., Horn A.G. The dawn chorus and other diel patterns in acoustic signaling // *Ecology and evolution of acoustic communication in birds*. – Ithaca, NY: Cornell Univ. Press., 1996. – P. 426 – 453.
130. Starck J.M., Ricklefs R.F. Patterns of development: the altricial-precocial spectrum // *Avian growth and development: evolution within the altricial-precocial spectrum*. – New York. Oxford: Oxford University Press., 1998. – P. 3 – 30.
131. Storer S.W. Sexual Dimorphism and Food Habits In Three North American Accipiters // *Auk*. – 1966. V. 83, № 3. – P. 423 – 436.
132. Suthers, R.A., Goller. F. Motor correlates of vocal diversity in song birds // *Curr. Ornithol.* – 1997. – V.14. – P. 235– 288.
133. Taoka M., Won P.-O., Okumura H. Vocal Behavior of Swinhoe's Storm-Petrel (*Oceanodroma monorhis*) // *Auk*. – 1989. – V. 106, № 3. – P. 471 – 474.
134. Ten Thoren A., Bergmann H-H. Die Entwicklung der Lautausserungen bei der Graugans (*Anser anser*) // *J. Ornithol.* – 1987a. – V. 128, № 2. – P. 181 – 207.
135. Ten Thoren A., Bergmann H-H. Veraenderung und Konstanz von Mermalen in der Jugendlichen Stimmentwicklung der Nonnengans (*Branta Leucopsis*) // *Behaviour*. – 1987b. – V. 100, № 1–4. – P. 61 – 90.
136. Tramontin A.D., Brenowitz E.A. Seasonal plasticity in the adult brain // *TINS*. – 2000. – V. 23. – P. 251–258.
137. Watson M., Clarke R. Saker Falcon diet: the implications of habitat change // *Br. Birds*. – 2000. – V. 93. – P. 136 – 143.
138. Weichel K., Schwager G., Heid P., Güttinger H.R., Pesch A. Sex differences in plasma steroid concentrations and singing behavior during ontogeny in Canaries (*Serinus canaria*) // *Ethology*. – 1986. – V. 73. – P. 281 – 294.
139. Weichel K., Schwager G., Heid P., Güttinger H.R. 17  $\beta$ Estradiolbenzoate-dependent song induction in juvenile female canaries (*Serinus canaria*). Long-term Measurements of Song Activity // *Ethology*. – 1989. – V. 80. – P. 55 – 70.
140. Wiley R.H. and Richards D.G., 1977. Physical Constraints on Acoustic Communication in the Atmosphere: Implications for the Evolution of Animal Vocalizations // *Behav. Ecol. Sociobiol.* – 1977. – V.3, № 1. – P. 69 – 94.
141. Wilkinson R., Huxley C.R. Vocalizations of chicks and juveniles and the development of adult calls in the Aldabra White-Throated Rail *Dryolimnas cuvieri aldabranus* (Aves: Rallidae) // *J. Zool.* – 1978. – V. 186. – P. 487 – 505.

142. Wingfield J.C., Farner D.S. The Annual Cycle of Plasma irLH and Steroid Hormones in Feral Populations of the White-crowned Sparrow, *Zonotrichia leucophrys gambelii* // Biol. Reprod. – 1978. – V. 19. – P. 1046–1056.
143. Wingfield J.C., Ball G.F., Dufty Jr. A.M., Hegner R.E., Ramenofsky. Testosterone and Aggression in Birds // Am.Sci. – 1987. – V. 75, №. 6. – P. 602 –608.
144. Wingfield J.C., Hegner R.E., Dufty Jr. A.M., Ball G.F. The “challenge hypothesis”: theoretical implications for patterns of testosterone secretion, mating systems, and breeding strategies // Am. Nat. – 1990. – V. 136. – P. 829 – 846.
145. Wingfield J.C., Hahn T.P. Testosterone and territorial behaviour in sedentary and migratory sparrows // Anim. Behav. – 1994. – V. 47. – P. 77–89.
146. Wingfield J.C., Jacobs J.D., Tramontin A.D., Perfito N., Meddle S., et al. Toward an ecological basis of hormone–behavior interactions in reproduction of birds // Reproduction in Context: Social and Environmental Influences on Reproduction. – Cambridge, MA: MIT Press., 2000. – P. 85 – 128.
147. Wink M., Sauer-Gurth H., Ellis D., kenward R. Phylogenetic Relationship in the Hierofalco Complex (Saker-, Gyr-, Lanner-, Laggar Falcon) // Raptors Worldwide. – 2004. – P. 483 – 498.
148. Winkler D.V, Billerman S.M., Lovette I.N. Bird Families of the World. – Lynx Editions and the Cornell Lab of Ornithology, 2015. – 600 p.
149. Woodcock M.B., Pajor E.A., Latour M.A. The effects of Hen Vocalizations on Chick Feeding Behavior // PSJ. – 2004. – V. 83. – P.1940–1943.
150. Wrege P.H., Cade T.J. Courtship Behavior of Large Falcons in Captivity // J. Raptor Res. – 1977 – V. 11, № ½. – P. 1 – 46.
151. Wurdinger I. Erzeugung, Ontogenie und Funktion der Lautauberungen bei vier Gansearten (*Anser indicus*, *A. caerulescrns*, *A. albifrons* und *Branta canadensis*) // Z. Tierpsychol. – 1970. – V. 27. – P. 257 – 302.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Приложение 1. Типы сигналов, записанных от каждой пары соколов

Пары	Совестный ток	Ток соло (серии)		Окрикивание	Протяжные вопли	Собственно вопли	Опасность сверху	Недовольство
		Самец	Самка					
<b>Балобаны</b>								
1 (самка импринт)	10 серий +10 серий кормлений	-	-	да	да	да	нет	нет
2	10 серий	5	5	да	да	да	нет	да
3	10 серий	3	-	да	да	нет	нет	да
4	10 серий	5	2	да	да	да	да	нет
5	10 серий	5	1	да	да	да	да	да
6	10 серий	5	2	нет	да	да	да	нет
<b>Кречеты</b>								
7	10 серий	2	5	да	да	да	да	да
8	10 серий	5	-	да	нет	да	да	нет
9	10 серий	5	4	да	да	да	да	нет
10	10 серий	1	-	нет	да	да	да	нет
11	10 серий	5	-	да	да	да	да	нет
12 (самка импринт)	10 серий	-	-	нет	нет	нет	нет	да

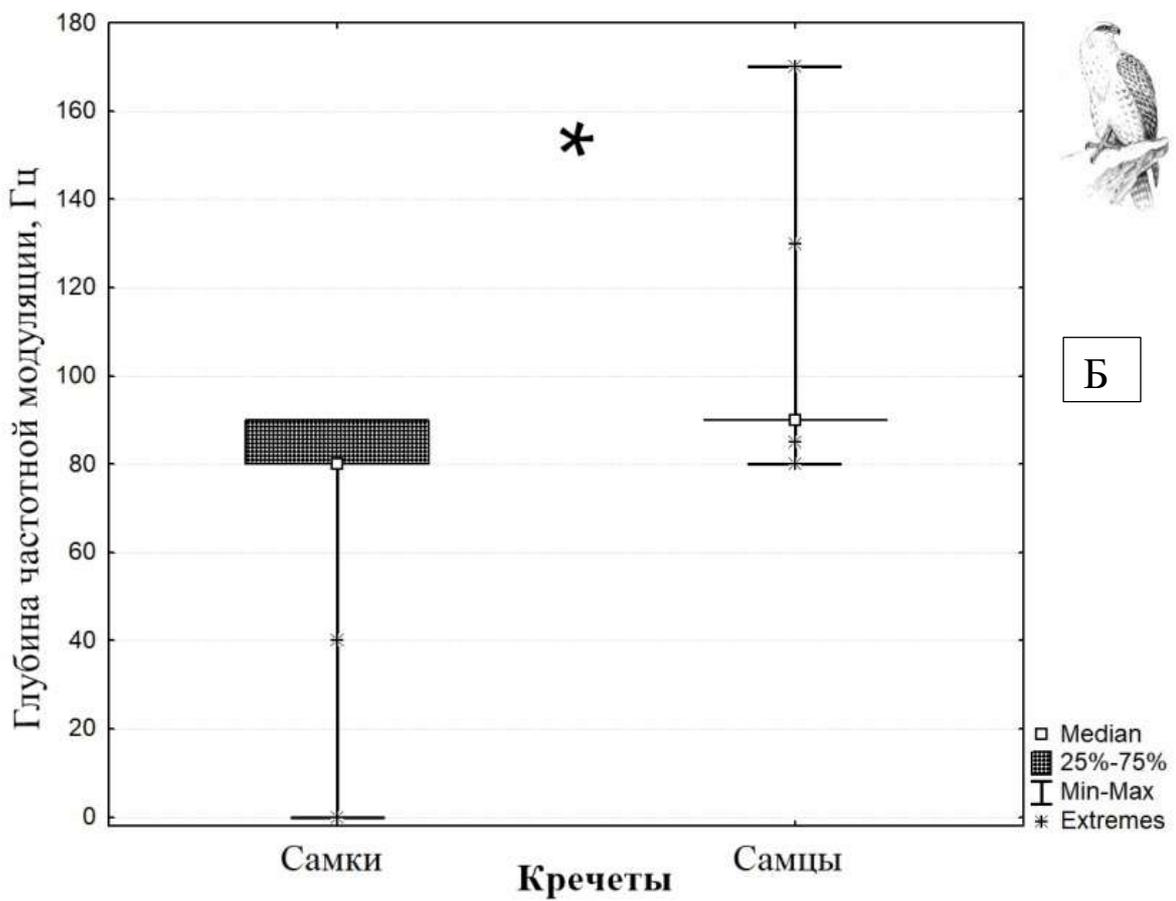
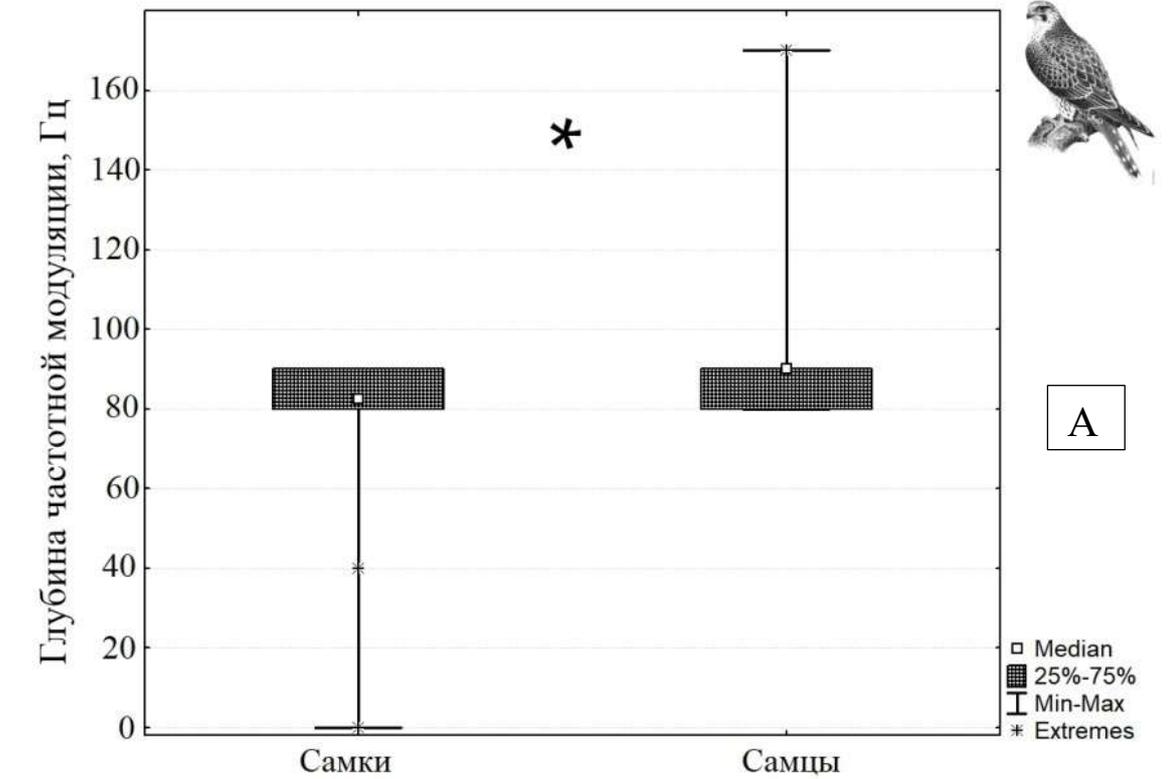
Приложение 2

Типы сигналов, записанных от каждой пары ястребов-тетеревятников

	Контактный "кек" (звуки)		Окрикивание (серии)		Спаривание (серии)	Вопли (только у самок, звуки)
	Самец	Самка	Самец	Самка		
1	50	50	10	10	10	50
2	50	50	10	10	Не записывали	50
3	50	50	10	10	Не записывали	50
4	50	50	10	10	10	0
5	50	50	10	10	10	50
6	50	50	0	0	Не записывали	50

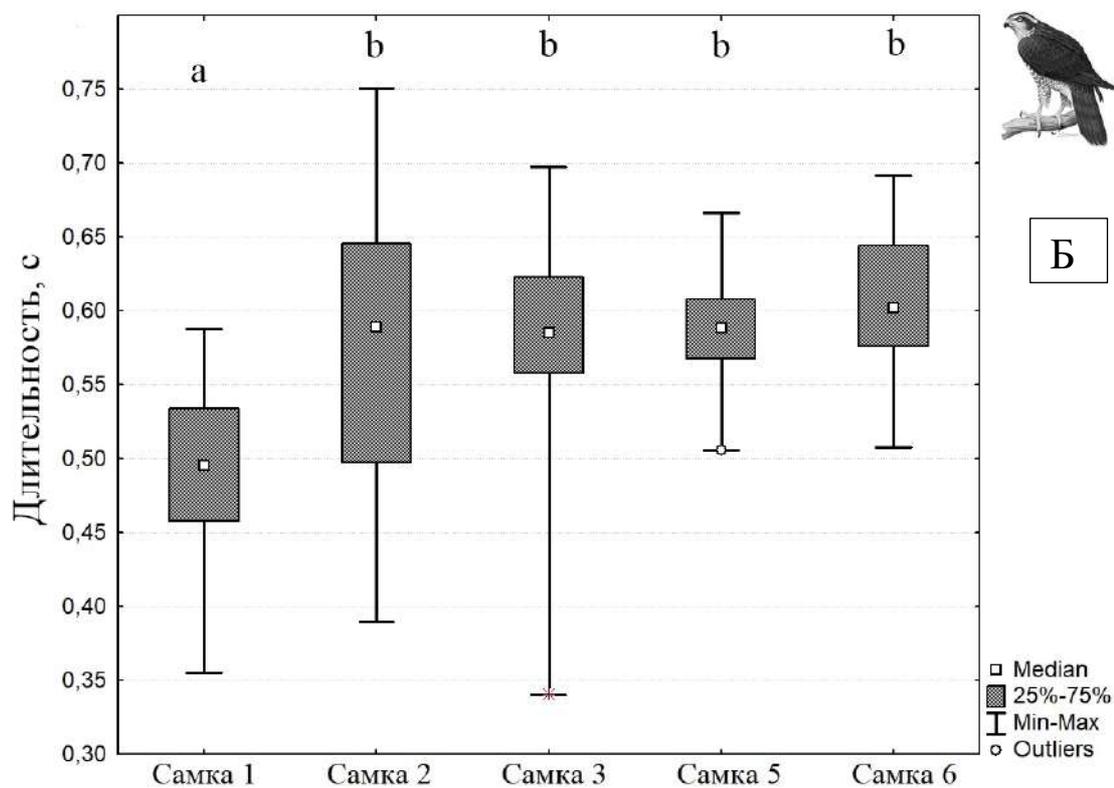
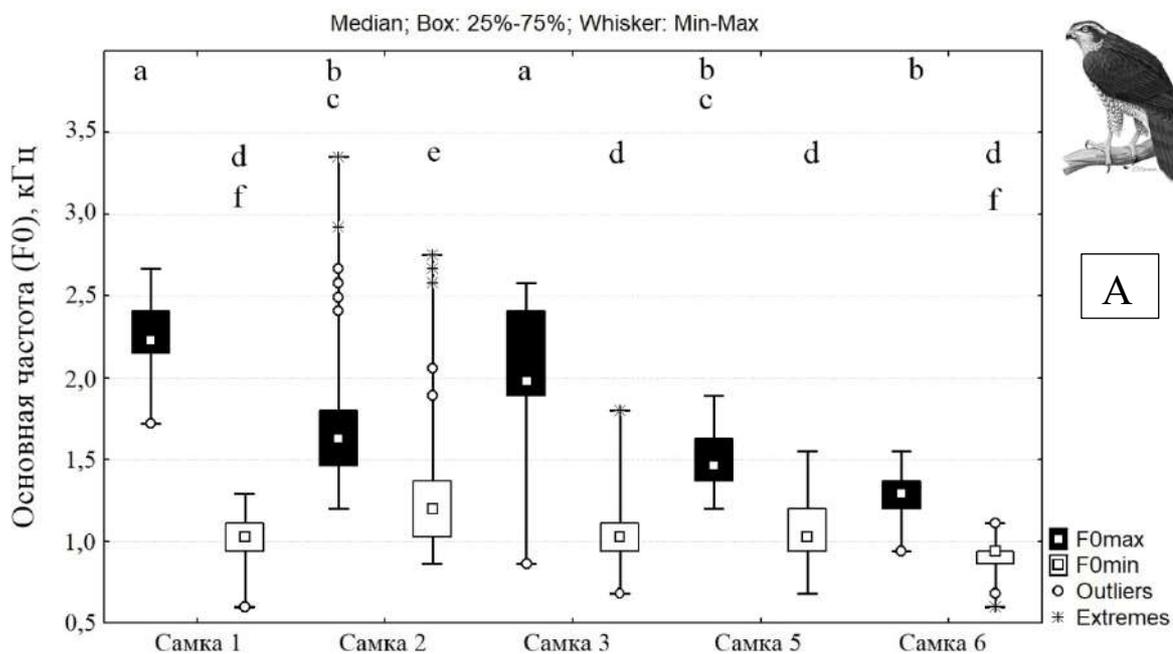
Приложение 3

Глубина частотной модуляции в токовых сигналах самцов и самок А у балобана, Б у кречета



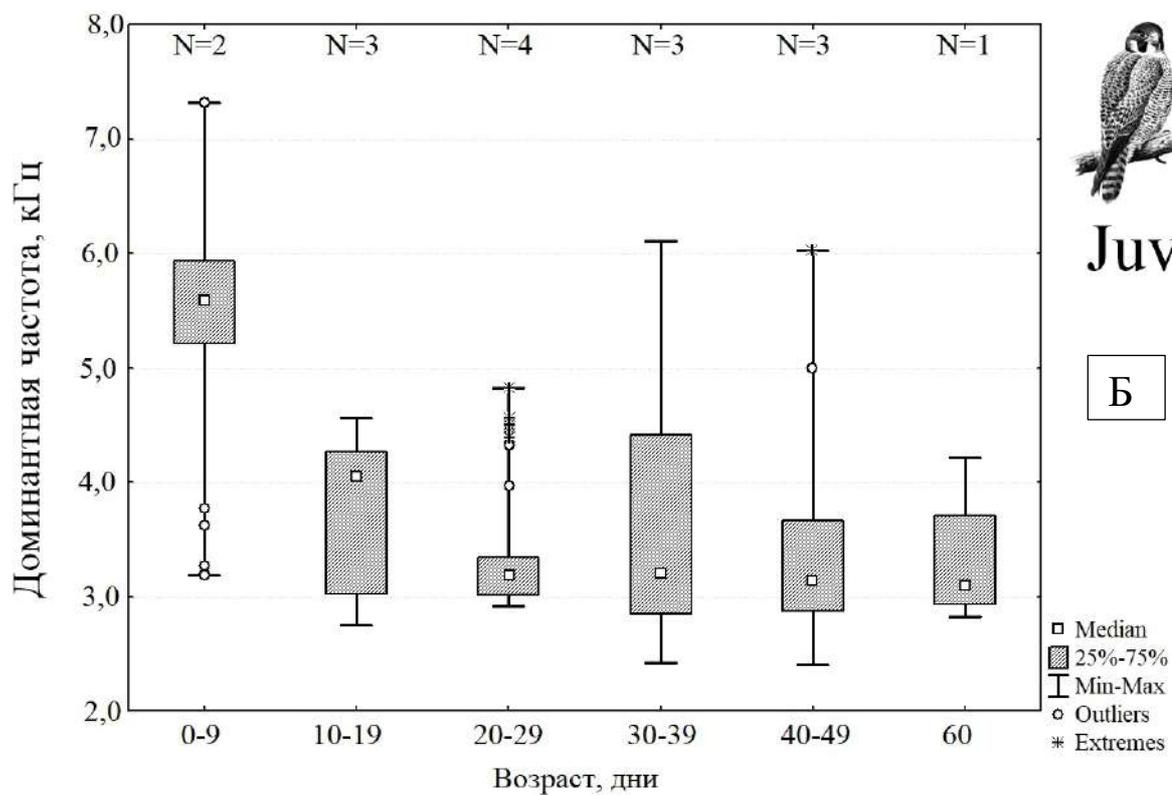
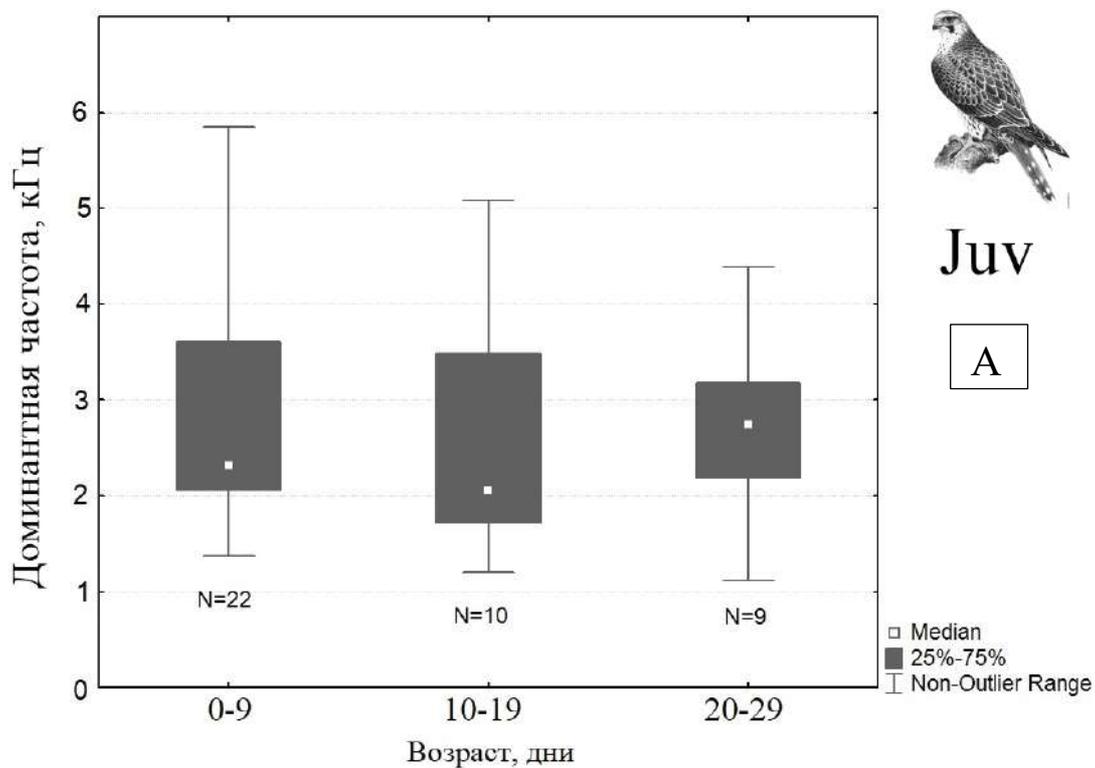
Приложение 4

Параметры воплей у самок А основная частота Б длительность. Одинаковыми буквами отмечены "ящики с усами" без статистически значимых различий (Kruscal-Wallis ANOVA). От самки 6 воплей записано не было.



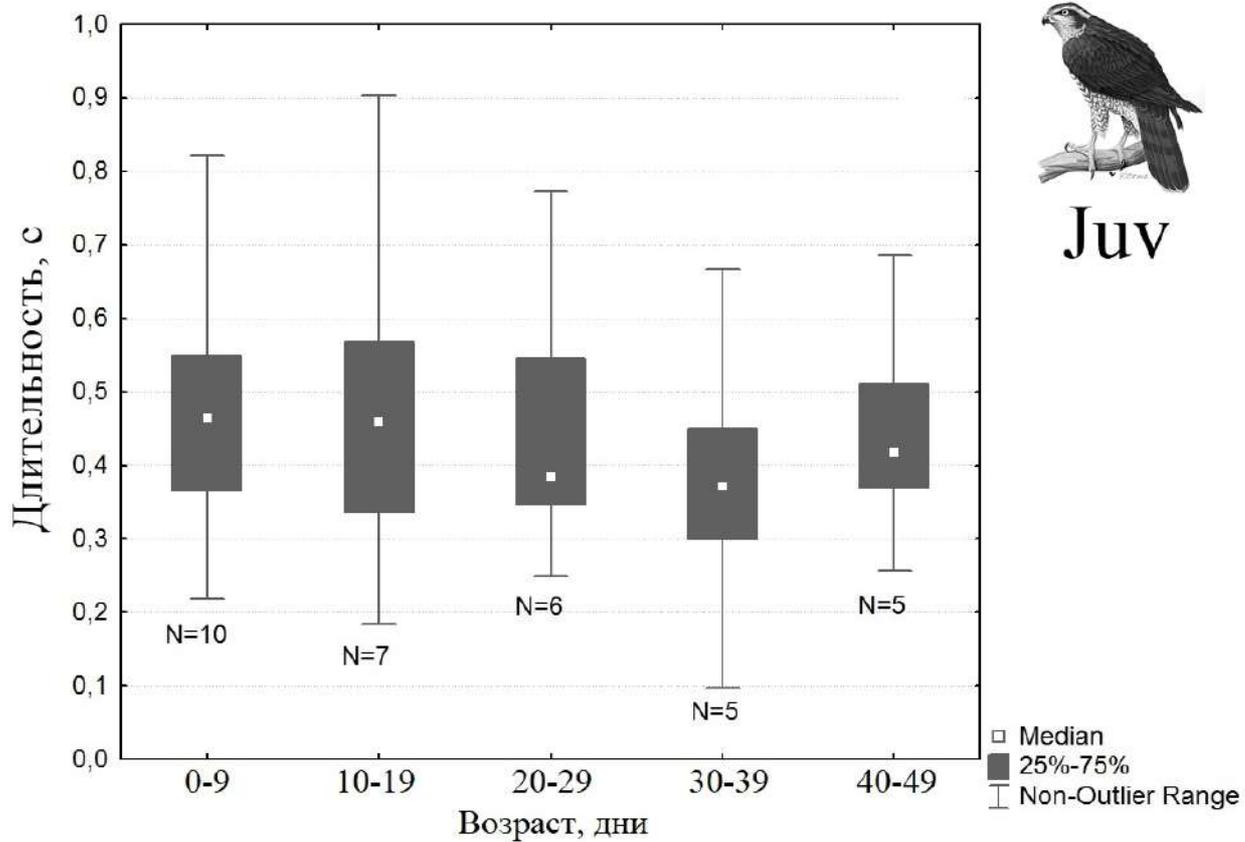
Приложение 5

Изменение доминантной частоты сигнала выпрашивания пищи у А балобана и Б сапсана



Приложение 6

Изменение длительности сигнала выпрашивания пищи у птенцов ястреба-тетеревятника



Приложение 7

Результаты попарного сравнения критериями Вилкоксона (для всех месяцев, кроме мая) и Мана-Уитни (для сравнения мая с другими месяцами) уровня тестостерона и кортикостерона в месяцы, где различия достоверны.

Уровень тестостерона (Самцы)			
Месяцы	Z	N	P
Январь-март	2,38	8	0,02
Март-сентябрь	2,52	8	0,01
Март-ноябрь	2,37	8	0,02
Март-декабрь	2,20	8	0,03
Май-сентябрь	-3,01	7	0,002
Май-ноябрь	-2,03	7	0,04
Июнь-сентябрь	2,52	8	0,01
Июнь-декабрь	2,20	8	0,02
Сентябрь-октябрь	2,20	7	0,20
Сентябрь-декабрь	2,37	8	0,02
Уровень тестостерона (Самки)			
Январь-июнь	2,02	7	0,04
Март-июнь	2,20	7	0,03
Март-октябрь	2,37	7	0,02
Май-июнь	2,63	7	0,01
Май-октябрь	2,93	7	0,03
Май-ноябрь	2,04	8	0,04
Июнь-сентябрь	2,00	7	0,04
Июнь-декабрь	2,20	7	0,03
Уровень кортикостерона (Самцы)			
Январь-июнь	2,24	8	0,03
Январь-сентябрь	2,38	8	0,02
Январь-ноябрь	2,52	8	0,01
Январь-декабрь	2,38	8	0,02
Март-июнь	2,24	8	0,03
Март-сентябрь	2,24	8	0,03
Март-ноябрь	2,38	8	0,02
Март-декабрь	2,24	8	0,03
Уровень кортикостерона (Самки)			
Январь-май	-2,31	8	0,02
Январь-июнь	2,20	8	0,03
Март-май	-2,84	8	0,002
Март-июнь	2,20	7	0,03
Май-июнь	-3,33	7	0,0001
Май-сентябрь	-2,07	7	0,04
Май-ноябрь	-2,89	8	0,004
Май-декабрь	-2,89	8	0,004

Июнь-октябрь	2,11	7	0,04
Октябрь-ноябрь	2,36	7	0,02