

На правах рукописи

Брагина Евгения Васильевна

**Вокальная коммуникация стерха *Grus leucogeranus* и
даурского журавля *G. vipio*: разнообразие репертуара,
половые и индивидуальные особенности**

03.00.08 – зоология

**АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук**

**Москва
2008**

Диссертация выполнена на кафедре зоологии позвоночных биологического факультета Московского государственного университета имени М.В.Ломоносова

Научный руководитель:

доктор биологических наук, профессор
Беме Ирина Рюриковна

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор
Никольский Александр Александрович,
Российский университет дружбы народов
кандидат биологических наук
Ильяшенко Валентин Юрьевич,
Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова

Ведущая организация:

Московский государственный педагогический университет

Защита состоится «13» октября 2008 г. в 15.30 на заседании диссертационного совета Д 501.001.20 при Московском государственном университете имени М.В.Ломоносова по адресу: 119991, г. Москва, Ленинские горы, МГУ имени М.В.Ломоносова, биологический факультет, ауд. М-1.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Биологического факультета МГУ имени М.В.Ломоносова.

Автореферат разослан «12» сентября 2008 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук

Л.И.Барсова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Изучение вокальной коммуникации животных в последние десятилетия развивается очень интенсивно. Вокальные сигналы могут нести информацию о поле (Bourgeois et al., 2007; Nuechterlein, Buitron, 1992; Genevois, Bretagnolle, 1995), индивидуальности (Falls, 1982), физическом состоянии особи (Janicke et al., 2008), ее принадлежности к определенной социальной группе (Payne et al., 2005) и других характеристиках. Особое внимание привлекает вокальная коммуникация мономорфных видов птиц, примером которых являются журавли. На целом ряде видов показано, что в отсутствие визуальных и ольфакторных индикаторов половые признаки присутствуют в вокальных сигналах (Ballintijn, ten Cate, 1997; Volodin et al., 2005; Taoka et al., 1989б).

К настоящему моменту опубликовано сравнительно мало работ, посвященных вокальной коммуникации журавлеобразных. Детальное изучение звуковой сигнализации выбранных нами для исследования видов, стерха и даурского журавля, до настоящего момента не проводили. У других видов семейства показаны значительные половые вокальные различия (Carlson, Trost, 1992; Weekley, 1985; Archibald, 1976), а также ярко выраженные межпарные различия дуэтов (Klenova, 2007).

И стерх, и даурский журавль – исчезающие виды. Они внесены в Красную книгу МСОП и Красную книгу России (Meine, Archibald, 1996; Флинт, 1987а, б). Численность дикой популяции стерхов – 3000 особей, даурских журавлей – 5000 особей (Meine, Archibald, 1996). Для изучения и охраны таких видов крайне актуален вопрос дистанционного мониторинга, т.к. другие способы – кольцевание, радиомечение и т.п. – обладают целым рядом недостатков (Terry et al., 2005). Дистанционный мониторинг представляет собой запись криков и последующую идентификацию особи по ее звукам (Delport et al., 2002; Peake, McGregor, 2001; Gilbert et al., 2002). Этот метод предполагает наличие в видовом репертуаре громких звуков, обладающих индивидуальными или половыми, в зависимости от цели мониторинга, устойчивыми особенностями.

Цели и задачи исследования. Цель работы – сравнительное изучение вокального репертуара журавлей на примере стерха и даурского журавля и поиск половых и индивидуальных вокальных различий. Для достижения цели были поставлены следующие задачи.

1. Описание вокального репертуара стерха и даурского журавля и сравнение репертуаров двух видов.
2. Оценка половых и индивидуальных различий в криках.
3. Оценка устойчивости различий с течением времени.

Научная новизна и практическая значимость работы. Впервые с использованием методов спектрографического анализа описан вокальный репертуар стерха и даурского журавля в условиях вольерного содержания; составлен каталог различных типов криков; описаны устойчивые последовательности криков и структура дуэтных криков брачной пары.

Впервые выявлены половые и индивидуальные различия в криках стерха и даурского журавля, а также изучена их устойчивость с течением времени.

Обнаруженные вокальные половые различия и межпарные различия дуэтов обоих видов журавлей можно использовать для мониторинга диких особей с помощью записи звуков и последующей идентификации птиц на значительном расстоянии. Полученные данные можно использовать при разработке университетских курсов «Биоакустика», «Поведение животных».

Апробация работы. Результаты исследования доложены на X Конгрессе Международного общества по изучению поведенческой экологии (г. Ювяскюля, Финляндия, 2004 г.), V Конференции Европейского орнитологического союза (г. Страсбург, Франция, 2005 г.), на XII Международной конференции «Орнитологические исследования в Северной Евразии» (г. Ставрополь, 2006 г.), на научном семинаре кафедры зоологии позвоночных биологического ф-та МГУ имени М.В.Ломоносова «Актуальные проблемы зоологии позвоночных» (г. Москва, 2007 г.), XXI Конгрессе Международного биоакустического союза (г. Павия, Италия, 2007 г.), на Международной конференции «Журавли Палеарктики: биология и охрана» (г. Ростов, 2007 г.), на IV Всероссийской конференции по поведению животных (г. Москва, 2007 г.).

Публикации. Результаты диссертационной работы отражены в 9 научных публикациях.

Объём и структура работы. Диссертация изложена на 88 страницах машинописного текста и состоит из введения, 7 глав с подразделами, выводов и списка цитируемой литературы, включающего 148 наименований, в том числе 124 на иностранных языках, иллюстрирована 32 таблицами и 29 рисунками.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. ХАРАКТЕРИСТИКА ОБЪЕКТА ИССЛЕДОВАНИЯ

В главе приведены сведения об особенностях биологии и систематики стерха и даурского журавля.

Стерх и даурский журавль – моногамные перелетные виды, территориальные, по крайней мере, на местах гнездования (Meine, Archibald, 1996; Флинт, 1987). У стерхов в выводке, как правило, лишь один птенец (Дегтярев, Лабутин, 1991), у даурских журавлей – один или два (Meine, Archibald, 1996). В воспитании потомства участвуют оба родителя (Meine, Archibald, 1996).

В отличие от даурского журавля, стерх, как отмечено выше, занимает особое положение в р. *Grus*. Анализ особенностей строения скелета и внешних признаков (окраски, строения оперения и т.п.) (Wood, 1979), молекулярно-генетический анализ (Krajewski, 1989), анализ структуры дуэта (Archibald, 1976b) показывает, что стерха отделяет от видов рода бóльшая дистанция, чем других представителей рода друг от друга.

Глава 2. МАТЕРИАЛ и МЕТОДЫ

Записаны звуки десяти брачных пар стерхов и семи пар даурского журавля (табл. 1, 2): стерхи и три пары даурского журавля – в Питомнике редких видов журавлей Окского государственного биосферного заповедника (Спасский р-н Рязанской обл.) в течение 2003-2006 гг., три пары даурских журавлей – на Станции реинтродукции редких видов птиц Хинганского государственного заповедника (Архарский р-н Амурской обл.) в 2005-2006 гг., одна пара даурских журавлей – в природе, в Муравьевском парке устойчивого природопользования (Тамбовский р-н Амурской обл.) в 2006 г.

В Питомнике редких видов журавлей (далее – Питомник) и на Станции реинтродукции редких видов птиц половозрелые птицы живут семейными парами. Каждая пара содержится в открытой вольере, на территории которой есть небольшое крытое помещение.

Большая часть записей относится к репродуктивному сезону, когда журавли воспитывали птенцов; осенние записи сделаны в период миграционного беспокойства; весенние охватывают брачный период, в который происходило спаривание.

Мы записывали звуки на профессиональный кассетный магнитофон Marantz PMD 222 с помощью конденсаторного микрофона Sennheiser МКН 67 с предусилителем К6. Записи делали на улице, расстояние до птиц варьировало от 2 до 30 м. Общий объем записей составил более 190 часов.

Спектрографический анализ звуков проводили с помощью программы Avisoft-SASLab Pro, v. 4.38 (© R. Specht). От каждой птицы записывали 20 сигналов всех типов. При записи более 20 криков звуки для анализа выбирали случайным образом; если криков было меньше 20, в анализ включали все крики. Всего проанализировано 2887 звуков и 585 звуковых последовательностей.

На сонограмме измеряли следующие характеристики. У тональных звуков: доминантное, начальное, конечное, максимальное и минимальное (у модулированных звуков) значения основной частоты (F_0), а также длительность сигнала. При измерении трелевых звуков регистрировали средний период частотной модуляции. Последний определяли как длительность нескольких отчетливо видных на сонограмме периодов частотной модуляции, деленную на их количество (рис. 1). Для обработки данных применили пакет программ Microsoft Excel 2002, Statistica 5.0 и Statistica 6.0. В качестве описательных характеристик звуков мы приводим средние арифметические значения и величину стандартного отклонения ($X \pm SD$).

Глава 3. ВОКАЛЬНЫЙ РЕПЕРТУАР СТЕРХА И ДАУРСКОГО ЖУРАВЛЯ

Вокальный репертуар стерха

Количество звуков каждого типа представлено в таблице 1.

В репертуаре взрослых стерхов мы выделили 4 типа одиночных сигналов и 4 последовательности, образованные одиночными сигналами. При описании

одиноким сигналам обоих видов мы используем звукоподражательные названия, за исключением традиционного названия сторожевого крика.

Таблица 1. Брачные пары стерхов и количество записанных звуков

номер пары	номер особи	год рождения птицы	год формирования пары	количество записанных звуков				
				сторожевой крик N=210	трель N=365	вяканье N=401	гнусавое вяканье N=96	гудение N=58
1	самка 1	1994	1999	3	20	25	16	
	самец 2	1986		1	20	7		20
2	самка 3	1996	2001	9	20	11		
	самец 4	1996		25	21	25	24	1
3	самка 5	1997	2002	13	20	25	7	
	самец 6	2001		9	20	26		
4	самка 7	1986	1987	25	19	25		3
	самец 8	1986		25		20		4
5	самка 9	1992	1995	14	20	18		
	самец 10	?		20	20	25	15	
6	самка 11	1991	1994		21	24	20	1
	самец 12	1987			20	25		7
7	самка 13	1981	1988	25	20	18		
	самец 14	1980		15	8	12		3
8	самка 15	1988	1990	11	20	23		
	самец 16	1989		2	17	2		7
9	самка 17	1986	1990		20	22		
	самец 18	1980			18	18		12
10	самка 19	1996	1999	4	20	25	1	
	самец 20	1978		9	21	25	13	

Тем не менее, названия последовательностям даны в зависимости от ситуации, к которой они приурочены, т.к. некоторые последовательности образованы сигналами одного и того же типа.

Сторожевой крик (рис. 1А). Ритмический звук, на слух напоминающий бляние. Доминантная частота самцов $0,87 \pm 0,10$ кГц ($N=106$), самок – $1,11 \pm 0,09$ ($N=104$), средняя длительность $365,05 \pm 15,7$ мс, период пульсации $47,8 \pm 4,4$ мс ($N=210$).

Трель (рис. 1Б) – ритмический, крайне редко модулированный звук. Период частотной модуляции в два раза меньше, чем у описанного выше сторожевого крика. Доминантная частота самцов — $0,70 \pm 0,06$ кГц ($N=165$), самок — $0,95 \pm 0,07$ кГц ($N=200$), средняя длительность $208,4 \pm 82,3$ мс, период пульсации $27,6 \pm 10,3$ ($N=365$).

Вяканье (рис. 1В). Тональный сигнал очень простой структуры. Как правило, хорошо выражено несколько гармоник, частотная модуляция отсутствует. Доминантная частота составила $0,77 \pm 0,07$ кГц для самцов ($N=185$) и $1,02 \pm 0,09$ для самок ($N=216$), средняя длительность – $160,3 \pm 95,2$ мс ($N=401$). Разновидность этого звука – **гнусавое вяканье** (рис. 1Г). Это

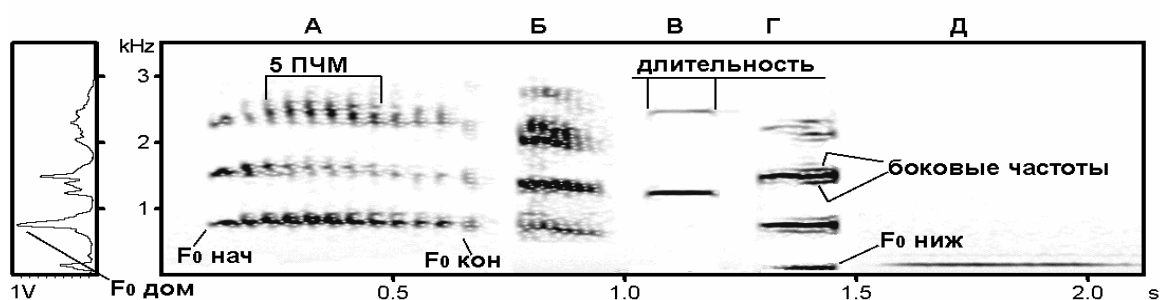


Рис. 1. Звуки стерха и параметры измерения. А – сторожевой крик, Б – трель, В – вяканье, Г – гнусавое вяканье, Д – гудение. ПЧМ – период частотной модуляции

бифонический звук, в котором сочетаются две частоты: верхняя, присутствующая в описанном выше звуке, и очень низкая ($F_{0\text{ниж}}=0,08\pm 0,01$ кГц). Их взаимодействие приводит к появлению боковых частот, значение которых равны сумме верхней частоты и величин, кратных нижней частоте ($F_{0\text{верх}}+F_{0\text{ниж}}$, $F_{0\text{верх}}-F_{0\text{ниж}}$, $F_{0\text{верх}}+2F_{0\text{ниж}}$ и т.д.) (Изюмов, Линде, 1983). Этот звук найден только у 7 птиц Питомника, 4 из которых самки, а 3 — самцы. Необходимо отметить, что сигналы, в которых присутствует только низкая частота, не встречаются.

Гудение. Низкочастотный, по сравнению с остальными криками репертуара, тональный звук (рис. 1Д). Среднее значение доминантной частоты — $0,14\pm 0,09$ кГц, длительность — $1227,1\pm 519,0$ мс ($N=58$). Это самый длительный сигнал стерха (может продолжаться более двух секунд) и самый тихий, слышимый лишь на расстоянии нескольких метров.

Вокальный репертуар даурского журавля

Количество звуков каждого типа представлено в таблице 2.

Таблица 2. Брачные пары даурских журавлей и количество записанных звуков

номер пары	номер птицы	год рождения птицы	год формирования пары	количество записанных звуков				
				сторожевой крик N=175	кряканье N=111	урчание N=155	лай N=104	гудение N=83
1	самка 1	1989	1994	21	2	19	22	
	самец 2	1989		15	21	20	20	5
2	самка 3	1991	1993	8	3	20	20	1
	самец 4	>1990		14		13		21
3	самка 5	1985	1993	21			20	
	самец 6	1989		20		2		2
4	самка 7	1994	1998	16	20			6
	самец 8	1997		21	20	18		12
5	самка 9	1992	2003		4	17	12	8
	самец 10	1999			21	13		16
6	самка 11	2001	2003			20		4
	самец 12	1998			20	13	10	8
7	самка 13	?	?	20				
	самец 14	?		19				

В репертуаре даурского журавля мы выделяем пять типов звуков и четыре последовательности.

Сторожевой крик (рис. 2А). Так же как и сторожевой крик стерха, это ритмический звук. Доминантная частота крика самцов $0,79 \pm 0,92$ кГц ($N=89$), самок – $1,17 \pm 0,11$ кГц ($N=86$), длительность $189,0 \pm 39,0$ мс, период пульсации $27,1 \pm 2,9$ мс ($N=175$).

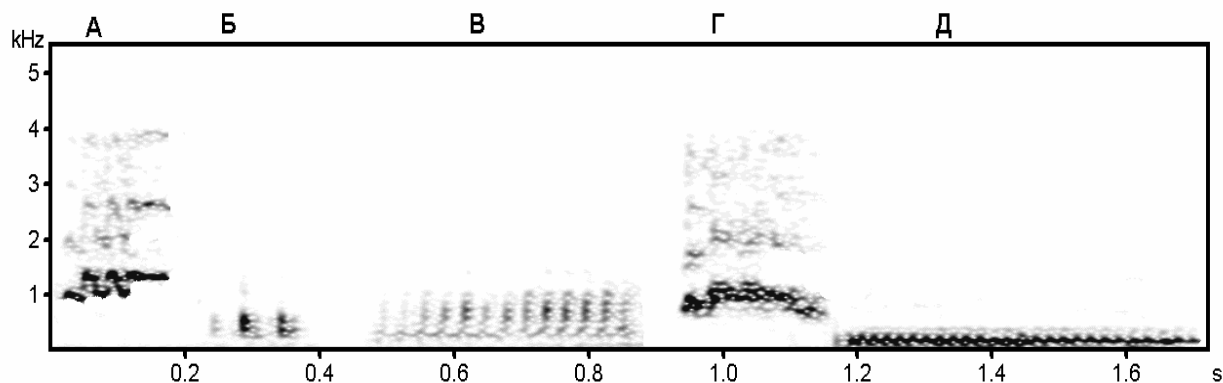


Рис. 2. Звуки даурского журавля. А – сторожевой крик, Б – криканье, В – урчание, Г – лай, Д – гудение

Криканье (рис. 2Б). Короткий ритмический звук, доминантная частота которого значительно варьирует ($0,5 \pm 0,29$ кГц). Длительность составляет $120,9 \pm 40,4$ мс, период пульсации – $19,7 \pm 2,7$ мс ($N=111$).

Урчание (рис. 2В). Ритмический длительный звук, доминантная частота которого ниже, чем у предыдущих звуков – $0,27 \pm 0,17$ кГц, длительность $421,9 \pm 270,7$ мс, период пульсации – $33,3 \pm 3,7$ мс ($N=155$).

Лай (рис. 2Г). Тональный короткий звук, нередко модулированный по частоте. Доминантная частота составляет $0,62 \pm 0,11$ кГц, длительность – $106,8 \pm 43,9$ мс ($N=104$).

Гудение, аналогичное гудению стерха, – тихий низкочастотный звук (рис. 2Д). Доминантная частота – $0,05 \pm 0,02$ кГц, длительность – $820,5 \pm 239,4$ мс ($N=83$).

Последовательности

Одиночными звуками в репертуаре обоих видов журавлей образованы четыре последовательности, элементы третьего уровня: устойчивые совокупности сигналов, характеризующиеся определенными особенностями (Панов, 1978). Последовательности у обоих видов выполняют одинаковые функции, однако образованы разными типами сигналов. Все типы последовательностей свойственны и самцам, и самкам. Частотные и временные параметры последовательностей, а также сонограммы приведены в диссертации.

Предкопуляционная последовательность. Строго приурочена к периоду спаривания. У стерха данная последовательность состоит из немодулированных вяканий, длительность которых, как и длительность пауз между ними, очень стабильна на протяжении всей последовательности. У

даурского журавля последовательность также образована немодулированными тональными звуками (лаем).

Гнездовая последовательность. Птицы издают этот сигнал при переворачивании материала на гнезде, при вылуплении и вождении птенца и т.д. У стерха – совокупность трелей, у даурского журавля – ряд длительных урчаний.

Предполётная последовательность. Журавли издают этот сигнал в то время года, которое в природе соответствует миграции. Птица начинает кричать негромко, постепенно увеличивая амплитуду звука, и после ряда сигналов взлетает. В репертуаре стерха последовательность образована вяканьями возрастающей интенсивности, у даурского журавля – ритмическими звуками (кряканьями).

Последний вид последовательностей – дуэт, или унисональный крик, которому посвящена гл. 6.

Глава 4. ПОЛОВЫЕ РАЗЛИЧИЯ В КРИКАХ СТЕРХА И ДАУРСКОГО ЖУРАВЛЯ

Вокальные половые различия обнаружены в звуках многих видов птиц. Крики самки и самца могут различаться по частотным и/или временным параметрам, как у средиземноморского буревестника, северных качурок и белохвостого канюка (Bourgeois et al., 2007; Taoka et al., 1989a; Farquhar C. C. 1993), распределению энергии в частотном спектре звука, как у кольчатой горлицы, мадейской и малой качурок (Ballintijn, ten Cate, 1997; James, Robertson, 1985; Taoka et al., 1989b), по структуре криков, как у тонкоклювой китовой птички и свистящих уток (Genevois, Bretagnolle, 1995; Volodin et al., 2005; Володин и др., 2005). У ряда видов различаются вокальные репертуары самцов и самок, т.е. некоторые типы криков использует только один пол. к таким видам относятся вилохвостые качурки и пеганки (Simons, 1981; Riebesehl-Fedrowitz, Bergmann, 1984). При этом ни один тип различий не исключает остальные. Вокальный диморфизм обнаружен и у видов с внешним диморфизмом оперения, пеганок (Riebesehl-Fedrowitz, Bergmann, 1984) и белых куропаток (Martin et al., 1995), и у видов, лишенных видимых различий между самками и самцами: североамериканской совки (Cavanagh, Ritchison, 1987), средиземноморского буревестника (Bourgeois et al., 2007), белолицых свистящих уток (Volodin et al., 2005). В то же время половые различия не обнаружены в криках золотистой щурки *Merops apiaster* (Lessel et al., 1995), глупой крачки *Anous stolidus* (Riska, 1986), южнополярного, *Catharacta maccormicki*, и бурого, *C. antarctica*, поморников (Pietz, 1985; Janicke et al., 2007), султанки *Porphyrio porphyrio* (Claperton, Jenkins, 1987), - видов без внешнего диморфизма (Рябицев, 2002; Ильичев, Михеев, 1986; Svensson, 1999).

У видов сем. Журавлиных частоты сторожевых и унисональных криков самок выше, чем у самцов; по крайней мере у десяти видов р. *Grus* описаны структурные различия дуэтных партий самки и самца (Archibald, 1976).

Частотные различия в сторожевом крике американского журавля *G. americana* также показаны Карлсоном и Тростом (Carlson, Trost, 1992), в криках канадского журавля *G. canadensis* – Уикли (Weekley, 1985). Однако в дуэтах японского журавля частотные параметры криков самки не всегда превышают соответствующие параметры криков самца и более надежный признак пола – структурные различия дуэтных партий партнеров (Klenova et al., 2007).

Стерх

Мы обнаружили ярко выраженные половые особенности вяканья, трели, гнусавого вяканья и сторожевого крика; половые особенности гудения проанализировать не удалось.

Вяканье

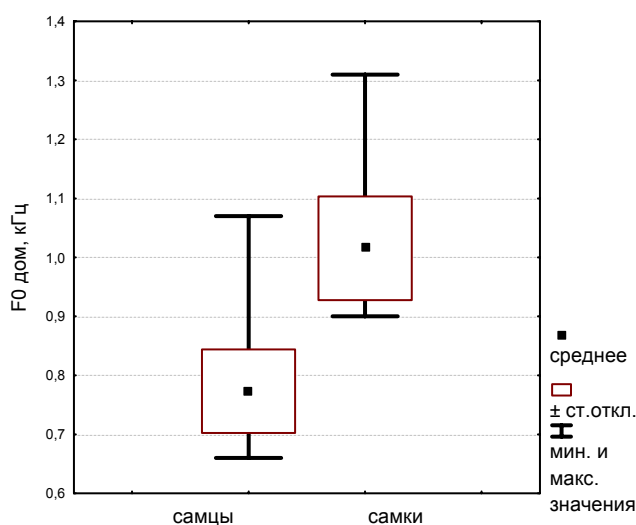


Рис. 3. Половые частотные различия в вяканиях стерха

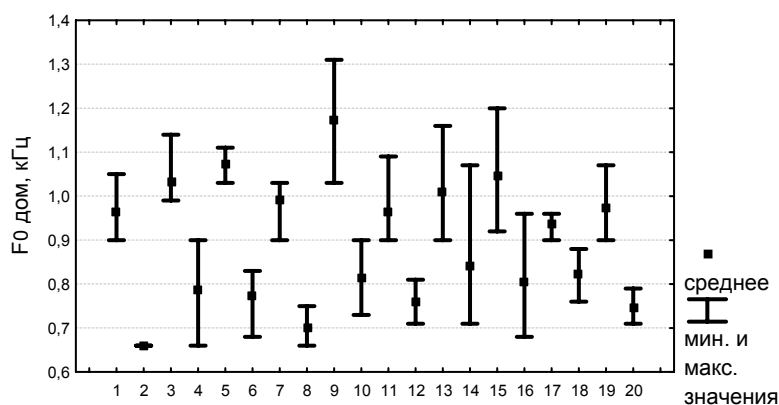


Рис. 4. Диапазоны доминантных частот вяканий каждой особи, партнеры расположены рядом из 10 не перекрываются, в трёх – перекрываются.

Для описания половых различий анализировали длительность звука и доминантную частоту (F_0 дом), поскольку частотная модуляция у сигнала отсутствует (начальная и конечная частоты совпадают с доминантной). Длительность звуков самцов и самок в парах достоверно не различается (критерий Вилкоксона для сопряженных пар, $p > 0,5$), в то время как доминантная частота служит надёжным идентификатором пола (рис. 3). Доминантные частоты криков самцов $0,77 \pm 0,07$ кГц, $N=185$, самок – $1,02 \pm 0,09$ кГц, $N=216$. Частота криков самки в среднем на $0,24$ кГц (31,3%) выше, чем частота криков самца, различия достоверны (тест Манна-Уитни, $p < 0,001$).

Сравнение частот криков внутри каждой пары показано на рис. 4. Диапазоны доминантных частот партнеров в 7 парах

Трель

Длительность звука и период частотной модуляции у самцов и самок достоверно не различаются (критерий Вилкоксона для сопряженных пар,

$p > 0,4$ и $p > 0,3$ соответственно). Доминантная частота самцов $0,70 \pm 0,06$ кГц, самок $0,95 \pm 0,07$ кГц, т.е. частота криков самки в среднем на $0,25$ кГц ($34,7\%$) выше частоты криков самца, различия достоверны (тест Манна-Уитни, $p < 0,001$). Сравнение частот криков внутри каждой пары показано на рис. 5. Диапазоны частот партнеров не перекрываются (это не подтверждено только для самца № 1, от которого трелей не записано).

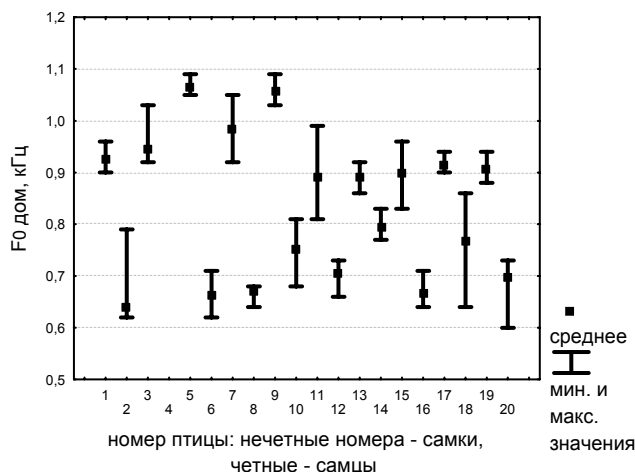


Рис. 5. Доминантные частоты трелей каждой особи, партнеры расположены рядом

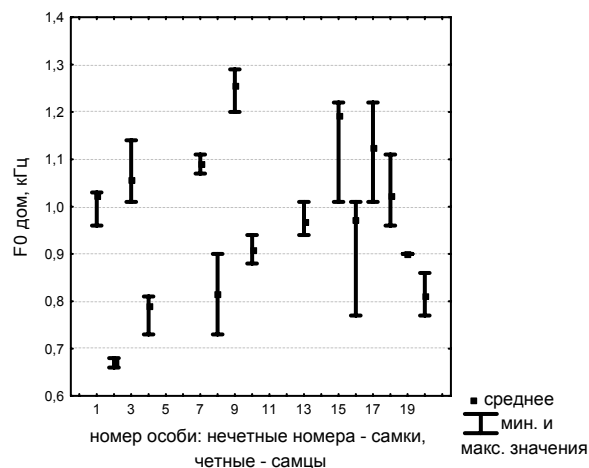


Рис. 6. Доминантные частоты сторожевых криков каждой особи, партнеры расположены рядом

Сторожевой крик

Доминантная частота криков самок $1,1 \pm 0,1$ кГц, самцов – $0,87 \pm 0,1$ кГц, различия достоверны (тест Манна-Уитни, $p < 0,001$). Сравнение доминантных частот криков внутри каждой пары из семи брачных пар стерхов (сторожевые крики записаны от 16 птиц, но 8-я самка и 8-й самец – из разных пар) показало, что частоты партнёров перекрываются у двух пар, не перекрываются — у пяти).

Даурский журавль

В отличие от стерха, в отдельных звуках даурского журавля выраженные половые различия, как правило, отсутствуют.

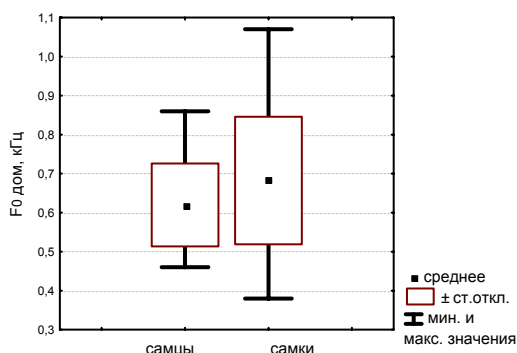


Рис. 7. Половые частотные различия в лае даурского журавля

Лай

Длительность звуков у самок и самцов не различается (критерий Манн-Уитни, $p > 0,3$), а различия доминантных и максимальных частот достоверны (критерий Манн-Уитни, $p < 0,05$ для F_0 дом и для F_0 макс). Тем не менее, перекрывания диапазонов настолько велики (рис. 7), что половые различия нельзя считать ярко выраженными.

Кряканье

Доминантные частоты самок и самцов не различаются (критерий Манн-Уитни, $p > 0,3$); различия длительности и периода пульсации достоверны

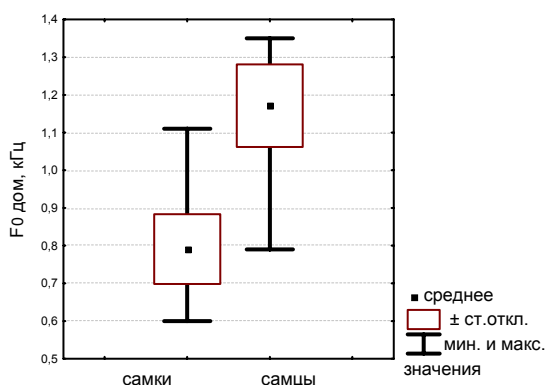
(критерий Манн-Уитни, $p < 0,5$ и $p < 0,01$ соответственно), однако диапазон значений и длительности, и периода пульсации самцовых звуков полностью включает в себя таковые диапазоны звуков самок.

Урчание

Длительность и период пульсации звука у разных полов не различаются (критерий Манн-Уитни, $p > 0,7$ и $p > 0,6$ соответственно), а различия доминантных частот достоверны (критерий Манн-Уитни, $p < 0,01$), однако перекрытие диапазонов очень велико: самцы – $0,23 \pm 0,14$ кГц; самки – $0,31 \pm 0,20$ кГц.

Гудение

Частотные параметры гудения в зависимости от пола не различаются; различия длительностей достоверны (критерий Манн-Уитни, $p < 0,01$), но диапазоны существенно перекрываются.



Сторожевой крик

Сторожевой крик – единственный тип крика, позволяющий идентифицировать пол особи. Различия достоверны по всем параметрам (критерий Манн-Уитни, $p < 0,001$ для F_0 дом, F_0 макс, длительности и периода пульсации).

Рис. 8. Половые частотные различия в сторожевых криках даурского журавля

Глава 5. ИНДИВИДУАЛЬНЫЕ ВОКАЛЬНЫЕ РАЗЛИЧИЯ В КРИКАХ СТЕРХА И ДАУРСКОГО ЖУРАВЛЯ

Индивидуальные различия найдены в звуках многих видов птиц и млекопитающих (Stoddard, 1996; Falls, 1982; Volodina et al., 2006; Darden et al., 2003 и др.). Экспериментально установлено, что вокальное узнавание родитель-птенец существует у ряда видов пингвинов (Jouventin, Aubin, 2002; Jouventin, 1999; Searby, 2004), озерной чайки (Charrier et al., 2001). Для некоторых видов пингвинов также показано узнавание членами семейной пары друг друга (Lengagne et al., 1999; Aubin et al., 2000). Мексиканские кустарниковые сойки *Aphelocoma ultramarina* узнают по крикам членов своей стаи (Норр, 2001). Узнавание особей, обитающих на соседних участках, по песне широко распространено у воробьиных (Stoddard, 1996 и др.) и показано для неворобьиных птиц, например, домового сыча *Athene noctua* (Hardouin et al., 2006). На самцах капюшонной вильсонии *Wilsonia citrina* установлено, что птицы не только помнят песни своих соседей в течение репродуктивного сезона, но и узнают их спустя 8 месяцев после возвращения с зимовок (Godard, 1991).

Способы кодирования индивидуальных, как и половых, признаков звуков неодинаковы. Главную роль может играть основная частота, характер распределения энергии по гармоникам и амплитудная модуляция звука

(Jouventin, Aubin, 2002); частотная модуляция и бифоническая структура звука (Lengagne et al., 2001) и т.д. В ряде случаев даже представители одного и того же вида используют разные параметры для индивидуального опознавания: африканские лесные совы *Strix woodfordii* различаются по крикам со 100%-ой точностью и при этом параметры, которые вносят главный вклад в дискриминацию, у самцов и самок не совпадают (Delport et al., 2002). Ассиметрична вокальная идентификация южного морского котика *Arctocephalus tropicalis*: самки и щенки используют разные параметры звуков для узнавания друг друга (Charrier, 2003). У султанки *Porphyrio porphyrio* индивидуальные признаки выражены в криках самцов, но не обнаружены в криках самок (Claperton, 1987).

Однако устойчивость различий обнаружена далеко не у всех видов, обладающих индивидуальными признаками. Зачастую точность идентификации особи резко падает, если в анализ включаются звуки нескольких сезонов (Eakle et al., 1989; Puglisi, Adamo, 2004). К видам, у которых удалось показать устойчивость индивидуальных вокальных признаков, относятся ряд совообразных (Lengagne, 2001; Grava et al., 2008; Tripp, Otter, 2006; Galeotti, Sacchi, 2001; Hill, Lill, 1998; Delport et al., 2002), коростель *Crex crex* (Peake, McGregor, 2001), большая выпь *Botaurus stellaris* (Gilbert et al., 2002).

Установлено, что американские журавли способны различать форманты, т.е. частоты, интенсивность которых увеличивается при прохождении через вокальный тракт. Возможно, это помогает распознавать особей своего вида (Fitch, Kelly, 2000). У японских журавлей обнаружены высокие межпарные различия в дуэтных криках, позволяющие различать пары с высокой точностью, причем данные различия сохранялись на протяжении 5 лет исследования (Кленова, 2008).

Стерх

Индивидуальные различия звуков стерха проанализированы с помощью дисперсионного и дискриминантного анализов. При анализе вяканий и гудений использовали начальную, конечную и доминантную частоты, а также длительность. При анализе трелей и сторожевых криков помимо перечисленных параметров использовали период пульсации. По данным дисперсионного анализа индивидуальные различия присутствовали в каждом из перечисленных параметров и типов звуков (ANOVA, $p < 0,01$), кроме периода пульсации трелей (ANOVA, $p > 0,3$). Количественная оценка выраженности индивидуальных различий проанализирована с помощью дискриминантного анализа и представлена в табл. 3, где приведено число особей, для которых был выполнен анализ, проценты правильного причисления крика к издавшей его особи и проценты случайного причисления для данного количества птиц и звуков, полученные путем рандомизации по методу Солова (Solow, 1990).

Таблица 3. Выраженность индивидуальных различий в звуках стерха.

звук	% правильного причисления	средняя случайная величина, %	число особей
сторожевой крик, N=200	78	19,2	12
вяканье, N=399	41,9	10,3	19
трель, N=366	55,6	10,8	19
гудение, N=39	76,9	57,5	3

Даурский журавль

Индивидуальные различия в звуках даурского журавля также анализировали с помощью дисперсионного и дискриминантного анализов. При анализе лаяний использовали минимальную, максимальную частоты и длительность; при анализе гудения – начальную, конечную, доминантную и максимальную частоты и длительность; при анализе кряканий – доминантную частоту и длительность, при анализе сторожевых криков – начальную, конечную, минимальную, максимальную, доминантную частоты и длительность, при анализе урчаний – доминантную частоту, длительность и период пульсации. По данным дисперсионного анализа, индивидуальные различия присутствовали в каждом из перечисленных параметров и типов звуков (ANOVA, $p < 0,05$), кроме доминантной частоты гудения (ANOVA, $p > 0,7$). Количественная оценка выраженности индивидуальных различий проанализирована с помощью дискриминантного анализа и представлена в табл. 4, где приведено число особей, проценты правильного причисления крика к издавшей его особи и проценты случайного причисления для данного количества птиц и звуков, полученные рандомизацией по методу Солова.

Таблица 4. Выраженность индивидуальных различий в звуках даурского журавля

звук	% правильного причисления	средняя случайная величина, %	число особей
сторожевой крик, N=175	76,6	23,3	10
лай, N=104	62,5	32,3	6
кряканье, N=102	64,7	29,0	5
гудение, N=76	56,6	36,3	7
урчания, N=83	33,3	19,1	9

Таким образом, во всех звуках и стерха, и даурского журавля обнаружены индивидуальные различия. В то же время, выраженность различий значительно варьирует в зависимости от особи и типа звука. В табл. 5 и 6 приведены проценты правильного причисления для сторожевых криков некоторых особей: для сторожевых криков правильная идентификация была самой высокой, поэтому они взяты в качестве примера. Для ряда особей (даурский журавль 2, стерх 7) вероятность правильного причисления не отличается от случайной. Таким образом, индивидуальная идентификация по отдельным звукам ненадежна.

Таблица 5. Индивидуальные различия в сторожевых криках стерха.

особь	4	7	8	9	16	18	20	среднее	средняя случайная величина
% правильного причисления	100,0	22,2	72,0	92,9	55,6	80,0	44,4	78,0	23,3±2,7

Таблица 6. Индивидуальные различия в сторожевых криках даурского журавля

особь	1	2	3	8	14	среднее	средняя случайная величина
% правильного причисления	95,2	20,0	62,5	81,0	100,0	76,6	19,2±2,3

Глава 6. ДУЭТЫ СТЕРХА И ДАУРСКОГО ЖУРАВЛЯ: СТРУКТУРА КРИКОВ, МЕЖПАРНЫЕ РАЗЛИЧИЯ И ИХ УСТОЙЧИВОСТЬ

Дуэт, или унисональный крик, – совместная вокальная демонстрация, при которой две птицы координируют свои партии с высокой степенью точности (Farabaugh, 1982). Дуэты обнаружены у 222 видов птиц из самых разных систематических групп: курообразных, дятлообразных, воробьинообразных и т.д. (Farabaugh, 1982). Существует ряд гипотез о функциях дуэтов у птиц. Дуэт может служить для поддержания связи между партнерами по брачной паре, обеспечивать синхронизацию размножения, способствовать совместной охране территории (т.к. двум птицам легче охранять территорию, чем одной), распространять информацию о том, что данная особь уже образовала пару и не может быть потенциальным партнером (гипотеза «охраны партнера») и т. д. (Hall, 2004). Дуэты отмечены у всех 15 видов сем. Журавлиных (Арчибалд, 1976а), в том числе у стерха и даурского журавля.

Цель данной части работы – описание структуры дуэтов стерха и даурского журавля, анализ межпарной изменчивости дуэтов и устойчивости межпарных различий во времени.

Дуэт стерха

Записано 375 дуэтов от 11 пар за три года (табл. 7). Надо отметить, что в парах 8 и 11 самка была одной и той же. Зимой 2004 г 8-й самец погиб, самку ссадили с другим самцом, образовав пару 11. Дуэт стерха представляет собой последовательность чередующихся тональных звуков самца и самки (рис. 9). Он начинается вступлением – затянутым слогом, который может принадлежать как самке, так и самцу: из 165 дуэтов, записанных полностью, 77 начаты самкой, 88 – самцом. После вступления партнеры начинают кричать по очереди, т.е. дуэт состоит из слогов, образованных чередующимися криками партнеров. Описательные параметры дуэта приведены в табл. 8. Как и в одиночных звуках, частоты самок достоверно выше, чем частоты самцов (доминантная частота: тест Манна-Уитни, $p < 0,001$). Отличительная особенность криков, которыми образован дуэт – наличие частотной модуляции. Это делает характеристики криков более

вариабельными и предоставляет потенциал для увеличения внутри- и межпарной изменчивости.

Таблица 7. Дуэты стерха: объем материала.

пара	2003	2004	2006	всего
1		13	21	34
2	14	6	18	38
3	16	19	12	47
4	23	10	19	52
5		5	9	14
6	5	10	20	35
7	20	8	20	48
8	10			10
9	12	15	21	48
10		9	20	29
11			20	20
всего	100	95	180	375

Таблица 8. Параметры дуэта стерха.

параметр		$\bar{X} \pm SD$
колич. слогов в дуэте, $N=93$		$15,9 \pm 10,5$
длит. дуэта, с, $N=93$		$10,8 \pm 5,4$
длит. слога, мс, $N=262$		488 ± 58
F_0 дом, кГц, $N=262$	♂	$0,89 \pm 0,07$
	♀	$1,07 \pm 0,10$
длит. крика, мс, $N=262$	♂	216 ± 55
	♀	198 ± 33
глубина модуляции криков, кГц, $N=262$	♂	0.10 ± 0.07
	♀	0.12 ± 0.05

Дуэт даурского журавля

Для анализа дуэтов даурского журавля было записано 184 дуэта от 7 пар за три года (табл. 9). Дуэт даурского журавля также начинается вступлением, которое исполняют оба партнера. Начинает дуэт самка ($N=96$, т.е. 100% полностью записанных дуэтов). Она издает тональный крик, затем ритмический, затем серию коротких тональных криков. Спустя 1-2 сек после начала дуэта самкой самец также издает тональный крик, за которым следует ритмический. Последний, таким образом, налагается на короткие тональные крики самки (рис. 10). Такая структура вступления стабильна: она характерна для всех записанных дуэтов. После вступления начинается чередование слогов, образованных криками партнеров. На один крик самца приходится от



Рис. 9. Дуэт стерха. Показано вступление и три первых слога

одного до трех криков самки, т.е. в дуэте присутствуют слоги 1:1, 1:2, 1:3. На рис. 11 показаны доли слогов каждого типа в процентах от общего количества слогов ($N=1957$). Доля слогов 1:1 незначительна и только у двух пар из семи

Таблица 9. Дуэт даурского журавля: объем материала

пара	2003-2005	2006	2007	всего
1		5	21	26
2	23	6	8	37
3	9	20	20	49
4	16	21		37
5		18		18
6		13		13
7		4		4
всего		87	49	184

превысила 10%. Мы не отметили ни одного дуэта, составленного полностью слогами такого типа. Слоги 1:3 преобладали только у одной пары из семи. У остальных пар преобладали слоги 1:2. Таким образом, партии партнеров различаются по структуре: самка кричит значительно чаще, чем

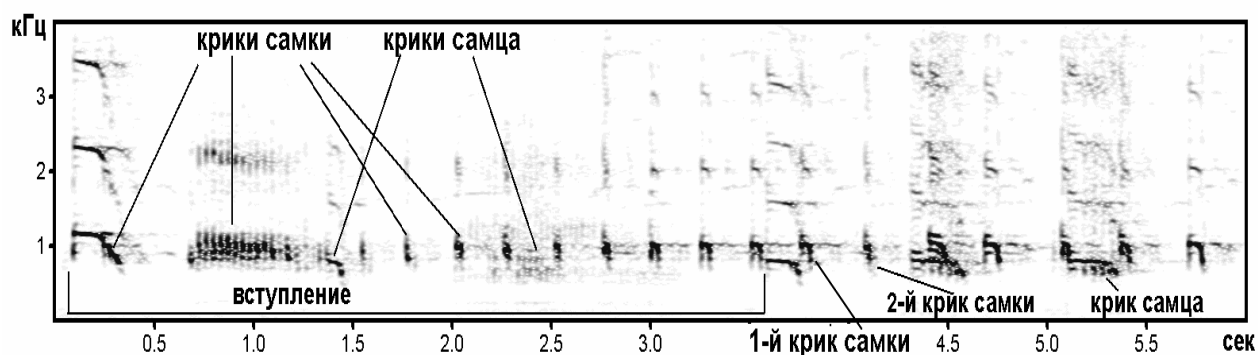


Рис. 10. Дуэт даурского журавля. Показано вступление и три первых слога

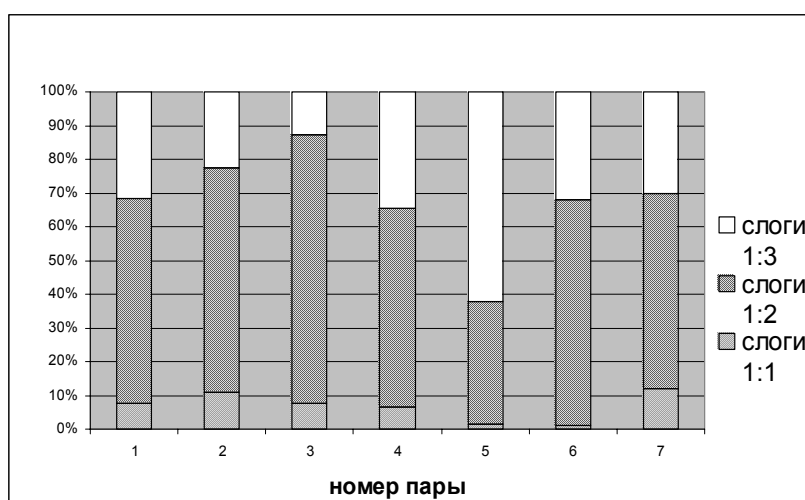


Рис. 11. Доли слогов каждого типа в дуэтах даурского журавля

самец, как следствие, ее крики короче криков самца (тест Манна-Уитни, $p < 0,001$). Помимо структурных различий, имеют место ярко выраженные частотные различия. Для всех семи пар доминантные и максимальные частоты самок достоверно выше соответствующих параметров самцов (тест Манна-Уитни, $p < 0,001$).

Межпарные различия дуэтов стерхов

Межпарные различия дуэтов стерха исследованы с помощью дискриминантного анализа и ручной визуальной классификации. Для проведения дискриминантного анализа в каждом дуэте измеряли 10 слогов хорошего качества. Если дуэт был слишком коротким или записанным неполностью, измеряли все слоги. Общее количество измеренных слогов для 375 дуэтов составило 3070.

В каждом слоге измеряли 11 частотных и временных параметров (рис. 12): начальную, конечную и минимальную частоты самца; начальную, минимальную и максимальную частоты самки, длительность крика самца и самки, длительность целого слога как расстояние от начала крика самца до начала следующего крика самца, длительность целого слога как расстояние

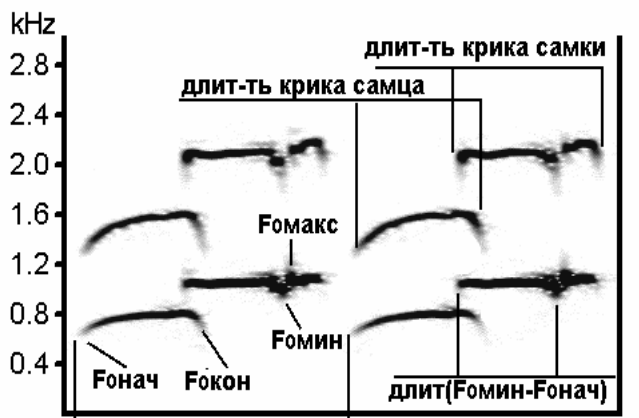


Рис. 12. Параметры измерения в дуэте стерха. Показано два слога.

от начала крика самки до начала следующего крика самки, длительность крика самки от начала до момента времени, когда основная частота минимальна. Часть параметров для ряда особей не прошла проверку на нормальность, поэтому с целью нормализации выборок мы логарифмировали все измерения по основанию 10 и далее использовали десятичные логарифмы непосредственных

измерений. Выраженность межпарных различий анализировали с помощью дискриминантного анализа.

Дискриминантный анализ показал, что вероятность правильного причисления дуэта к паре, которой он принадлежит, составляет 97,3% для 375 дуэтов за три года (табл. 10). При этом средняя случайная величина правильного причисления, полученные по методу Солова (Solow, 1990),

Таблица 10. Вероятность правильного причисления дуэтов стерха к каждой паре на основе пошагового дискриминантного анализа

пара	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	среднее	средняя случайная величина
% правильного причисления	100	100	93,6	98,0	100	94,3	100	90,0	97,9	96,6	95,0	97,3	21,4±1,6

составила 21,4±1,6%.

Устойчивость различий была проанализирована с помощью метода кросс-валидации (Volodin et al., 2005). На основе обучающих выборок были рассчитаны дискриминантные функции, по которым впоследствии была проведена дискриминация тестовых выборок. Для обучающей выборки мы использовали дуэты 2003 и 2004 гг., для тестовой – дуэты 2004 и 2006 гг (табл. 10). Вероятность правильной идентификации пары не опускалась ниже 82,7%. Средняя случайная величина при этом составила 36,6% правильно определенных дуэтов, т.е. существенно меньше.

Таблица 11. Дискриминантный анализ дуэтов стерха отдельно за каждый год и кроссвалидация 2004 и 2006 гг. по 2003 и 2004 гг.

2003 7 пар		2004 по 2003 7 пар		2004 9 пар		2006 по 2003 7 пар			2006 по 2004 9 пар		2006 9 пар	
N	%	N	%	N	%	N	%	средняя случайная величина	N	%	N	%
100	100	67	83,6	94	98,9	110	82,7	36,6±3,3	160	100	180	100

Для ручной визуальной классификации отобрали 10 дуэтов, записанных в течение одного сезона от каждой из 9 пар стерхов, т.е. всего 90 дуэтов (дуэты пары 8 в анализ включены не были). В каждом дуэте произвольным образом выбирали четырехсекундный временной отрезок и строили сонограмму. Для данной задачи при построении спектрограмм использовали следующие параметры: частота дискретизации 8 кГц, окно Хэмминга, длина быстрого преобразования Фурье (FFT-length) 512 точек, перекрывание по частотной оси (frame) 50%, перекрывание по временной оси (overlap) 93.75%. При этом частотное разрешение составило 16 Гц, временное – 4 мс. Девять добровольцев, не работавших ранее со звуками животных, разложили тщательно перемешанные сонограммы на 9 групп, каждая из которых соответствовала одной паре стерхов. Точность классификации варьировала от 68,9 до 97,8% в зависимости от пары журавлей, в среднем составляя 80,7%, что гораздо выше случайной величины (для 9 пар – 11,1%), однако ниже, чем доля правильно причисленных дуэтов при проведении дискриминантного анализа. Последний, таким образом, является более точным методом анализа межпарных различий в дуэтах стерха.

Межпарные различия дуэтов даурского журавля

Для изучения межпарных различий даурского журавля мы использовали слоги 1:2, т.к. их было больше, чем слогов других типов. В каждом дуэте измеряли все слоги 1:2 при условии их хорошего качества. Общее количество измеренных слогов для 184 дуэтов составило 833. В каждом слоге измеряли 12 частотных и временных параметров: максимальную и доминантную

Таблица 12. Вероятность правильного причисления дуэтов даурского журавля на основе пошагового дискриминантного анализа

пара	1	2	3	4	5	6	7	среднее	средняя случайная величина
% правильного причисления	100	85,0	100	90,0	94,4	100	100	94,8	37,8±3,8

частоты крика самца и первого и второго криков самки, длительность целого слога, длительность

крика самца и обоих криков самки, длительности от начала крика самца до начала первого и второго криков самки. Выраженность межпарных различий анализировали с помощью дискриминантного анализа.

Дискриминантный анализ показал, что вероятность правильного причисления дуэта к паре составляет 94,8% для 184 дуэтов за три года (табл. 12). При этом средняя случайная вероятность правильного причисления составила 37,8±3,8%.

Устойчивость различий была проанализирована с помощью метода кросс-валидации. Для обучающей выборки мы использовали объединенную выборку дуэтов 2003-2005, для тестовой выборки – дуэты 2006 гг. (табл. 13). Неожиданно оказалось, что процент правильной идентификации пары не только не выше, а ниже случайного. Таким образом, межпарные различия

дуэтов даурских журавлей неустойчивы, а идентифицировать пару по дуэтам предыдущих лет с помощью дискриминационного анализа невозможно.

Таблица 13. Дискриминантный анализ дуэтов стерха отдельно за каждый год и кроссвалидация 2004 и 2006 гг по 2003 и 2004 гг.

2003-2005 классификация внутри одной группы лет, 3 пары		2006 классиф. за один год, 3 пары		2006 по 2003-2005 классиф. след. года по предыдущему, 3 пары		
N	%	N	%	N	%	случайная величина
40	100	47	95,7	47	19,1	67,7±5,6

Глава 7. ОБСУЖДЕНИЕ

В репертуарах стерха и даурского журавля мы выделяем приблизительно одинаковое количество типов звуков и последовательностей, образованных этими звуками: четыре типа звуков у стерха, пять типов звуков у даурских журавлей; четыре последовательности в репертуаре обоих видов.

Наши наблюдения показывают, что *вяканье* стерхи используют в различных ситуациях: коммуникация в паре при отсутствии каких-либо видимых раздражителей, неожиданное появление хищника (например, человека) вблизи вольеры, обучение птенца полёту и т.д. Из звуков этого типа состоят предполётная, предкопуляционная и унисональная последовательности. Соуи (Sauey, 1985) сообщает о пищании ("beeping"), свистах ("tooting") и стогах ("moan") стерха, которые, судя по словесному описанию, соответствуют вяканию. Письание птицы многократно издают перед тем, как взлететь; его функция, видимо, состоит в синхронизации отлета стаи. Свист – тот же звук, однако его стерхи издают в полете; вероятная функция — поддержание контакта внутри группы летящих птиц. Стон – звук, напоминающий по тембру первый крик дуэта; используется птицей, раздраженной внешними факторами, а также при ссорах между супругами. *Лай* даурского журавля также используется в различных ситуациях. Его издают птицы во время поимки птенца персоналом Питомника, т.е. при опасности. Кроме того, из тональных звуков состоит брачная последовательность даурских журавлей.

Гудение, отмеченное и у стерха, и у даурского журавля, – звук, наиболее строго приуроченный к определённому типу поведения. Журавли издают его в момент ритуализованной агрессивной демонстрации, при закладывании головы за крыло после "парадного" или "гусиного" шага по терминологии Флинта (1987): "При большей степени агрессии птица делает те же движения, что при начале унисонального дуэта, но вместо крика опускает конец клюва на спину, развертывая одно из крыльев и издавая рокочущее "рычание", слышимое только на расстоянии нескольких метров." Р.Соуи (Sauey, 1985), описывая коммуникацию стерха, также указывает на жесткую взаимосвязь этого звука с комплексом поклонов и поворачивания головы на спину.

Сторожевой крик присущ всем видам журавлей; птицы издают его тогда, когда боятся, но боятся не настолько сильно, чтобы улететь (Archibald, 1976). Также этот звук может быть издан птицами обоих видов при виде наземного

хищника (Кашенцева, личное сообщение) и в ситуации, когда журавль угрожает особям своего вида (Meine, Archibald, 1996). Соуи пишет, что сторожевой крик стерха используется преимущественно при внутривидовых конфликтах (Sauey, 1985).

Трель стерха приурочена к ряду ситуаций, связанных прежде всего с комфортным поведением: коммуникация партнёров, родителей и птенца на близком расстоянии, спокойное перемещение семейной группы по вольере. Крайне редко мы регистрировали этот звук как реакцию на опасность. Эти наблюдения согласуются с наблюдениями сотрудников Международного журавлиного фонда (С. Mirande, личное сообщение) и Питомника редких видов журавлей (Т.А. Кашенцева, личное сообщение). Соуи (Sauey, 1985) пишет о мурлыканьи ("purring") и стаккато ("staccato") стерха, которые, судя по описанию, соответствуют трели. Мурлыканье – тихий звук, издаваемый при опасности: появлении человека или животного, например индийского журавля *G. antigone*. Услышав этот звук, стерхи принимали позу готовности к действию. Сигнал стаккато издают чистящиеся или отдыхающие стерхи, и его функция не вполне ясна. **Урчание** даурского журавля, по нашим наблюдениям, соответствует гнездовому поведению птиц с птенцами – вождению птенца по вольере и т.п., а **кряканье** – прежде всего периоду миграционного беспокойства.

Структура дуэта

Дуэты двух видов журавлей значительно отличаются по структуре. Структура дуэта, когда партия самки отличается от партии самца в частности тем, что крики самки повторяются чаще, характерна для подавляющего большинства видов р. *Grus* (Archibald, 1976; Archibald and Lewis 1996; Klenova, 2007). Стерх – единственный вид рода, по дуэтному крику которого нельзя отличить самку от самца. Таким образом, обособленное систематическое положение стерха подтверждается особенностями структуры дуэта.

Вокальные половые различия

За исключением гудения, занимающего особое место в силу своей приуроченности к ритуализованной демонстрации, во всех звуках **стерха** ярко выражены частотные половые различия. В то же время, структурные различия во всех типах сигналов отсутствуют. Дуэтные партии партнеров не различаются. И самцы, и самки используют все описанные типы звуков.

Разница между средними значениями частот самца и самки составляет 0,23-0,24 кГц в зависимости от типа звука, причем существует небольшой интервал перекрытия частотных диапазонов. В то же время в брачной паре журавлей частота звуков самца, как правило, ниже частоты звуков самки. Для трелевых звуков эта закономерность соблюдается во всех парах; частота вяканий самца в семи парах всегда ниже, чем самки, а в трех парах частоты перекрываются; частоты сторожевых криков перекрываются лишь у двух пар из семи.

Существует два предположения для объяснения этого факта. Во-первых, птицы после образования пары могут подстраивать голоса друг под друга. Выраженный половой диморфизм может иметь определённые преимущества: низкие звуки самца лучше распространяются, т.е. медленнее затухают, а высокие звуки самки точнее указывают местоположение птицы, в силу более быстрого затухания высоких частот (Wiley, Richardson, 1982, цит. по: Nesbitt, Bradley, 1996). Для проверки этого предположения следует выяснить, возможны ли какие-либо изменения голоса у журавлей после ломки голоса, которая имеет место в конце первого – начале второго года жизни журавленка (Archibald, 1977; Брагина, 2004). Другая гипотеза состоит в том, что в момент формирования пары птицы, в числе прочих признаков, ориентируются на голос потенциальных партнеров, и самки рассматривают как потенциальных супругов только тех птиц, чьи звуки ниже их собственных, а самцы, соответственно, наоборот. В пользу первой гипотезы говорит тот факт, что наши данные были получены в питомнике, на живущих в неволе птицах, партнеров для которых выбирал персонал питомника, а не они сами. В пользу второго объяснения свидетельствуют случаи однополых пар журавлей. Однополые пары (обе птицы — самки) известны для японского журавля (С. Mirande, личное сообщение), даурского (Кашенцева, 2005), стерха (личное наблюдение; пара, состоящая из двух самок, жила в Питомнике, птицы кричали дуэты, старшая самка была очень агрессивна, младшая более спокойна).

В отдельных звуках **даурского журавля** отсутствуют такие яркие частотные различия между самками и самцами, которые мы наблюдаем у стерха. Только по сторожевым крикам возможна идентификация пола птицы.

В то же время дуэт даурского журавля позволяет безошибочно определить пол птицы. Партия самки значительно отличается от партии самца и по структуре, и по частотным параметрам. Поза птицы также указывает на ее половую принадлежность: самцы раскрывают крылья, опуская первостепенные маховые, а самки этого не делают (Archibald, 1976).

Таким образом, вокальные половые различия присутствуют у обоих видов журавлей, однако они реализованы разными способами. У стерхов главную роль играют частотные различия между звуками самок и самцов, у даурского журавля – структурные и частотные различия партий дуэта.

Для других видов журавлей также показаны половые вокальные различия. Как правило, частотные параметры самок больше соответствующих параметров самцов (Nesbitt, Bradley, 1996; Carlson, Trost, 1992; Archibald, 1977; Budde, 1999, 1999a), однако для японских журавлей показано, что крики самки могут быть и выше, и ниже криков самца, причем взаимосвязь с массой тела при этом отсутствует (Klenova et al., 2007).

Индивидуальные половые различия

Индивидуальные вокальные различия присутствуют в каждом типе звука и у стерхов, и у даурских журавлей, однако их выраженность значительно варьирует в зависимости от особи и типа звука, у отдельных птиц опускаясь

ниже случайных значений. Таким образом, вокальные признаки отдельных звуков нельзя использовать для надежной идентификации особи.

Межпарные различия дуэтов и их устойчивость

Межпарные различия дуэтов ярко выражены у обоих видов – дуэт каждой пары индивидуален. Индивидуальное узнавание соседей позволяет поддерживать однажды установленные границы участков, предотвращая территориальные конфликты (Stoddard, 1996). Таким образом, дуэт, громкий крик, который можно слышать на расстоянии более километра, оповещает других журавлей о присутствии данной брачной пары на участке. Возможно, одной из функций дуэтов является индивидуальная маркировка территории. Межпарные различия дуэтов также показаны для японского журавля (Klenova et al., 2007), серого журавля *G. grus* (Wessling, 2000), восточного венценосного журавля *Balearica regulorum*.

Межпарные различия у стерхов стабильны с течением времени. Такие же данные получены на японском журавле (Кленова, 2008). Для японского и канадского журавлей показано на окольцованных птицах, что брачная пара занимает одну и ту же территорию в течение ряда лет (Masatomi, 2000; Nesbitt, 1989). В таких обстоятельствах адаптивная ценность устойчивых межпарных различий может заключаться в отсутствии агрессивных взаимодействий между владельцами соседних территорий при установлении границ в начале каждого репродуктивного сезона. В свете этих данных неожиданным результатом является высокая межгодовая изменчивость и отсутствие устойчивой индивидуальности в дуэтах даурского журавля.

В настоящее время метод удаленного мониторинга, когда наличие птиц, их индивидуальность, размеры участка, территориальный консерватизм и т.п. определяют по крикам данного вида, уже применяют на коростеле *Crex crex* (Peake, McGregor, 2001), большой выпи *Botaurus stellaris* (Gilbert et al., 2002), американской лесной сове *Strix woodfordii* (Delport et al., 2002), сплюшке *Otus scops* (Galeotti, Sacchi, 2001). Дуэты стерха, обладающие устойчивыми межпарными различиями, также можно использовать для «переписи» популяции и длительного слежения за брачными парами.

ВЫВОДЫ

1. В репертуаре двух видов журавлей выделено сходное количество типов звуков. Все типы звуков используются и самками, и самцами.
2. У стерха и даурского журавля обнаружен вокальный половой диморфизм.
3. У каждого вида существует особый способ реализации вокального полового диморфизма. У стерха различия заключаются только в частотных характеристиках: частотные параметры самок во всех типах криков превышают частотные параметры самцов. У даурского журавля имеют место отчетливые структурные особенности партий самок и самцов в дуэте. Частотные различия в громких криках даурского журавля – сторожевом крике и дуэте – также сохраняются, однако в других типах звуков не выражены.
4. В каждом типе звуков двух видов присутствуют индивидуальные

- различия, однако они не могут служить надежным идентификатором особи.
5. Дуэт каждой брачной пары индивидуален и у стерхов, и у даурских журавлей: точность идентификации пары по ее дуэтам близка к 100%.
6. Межпарные различия дуэтов стерхов стабильны во времени. Дуэтам даурского журавля, наоборот, характерна временная нестабильность.

Благодарности

Я искренне благодарна И.Р. Бёме, руководившей моей работой, и И.А. Володину, без которых эта работа не могла бы состояться. Хотелось бы выразить огромную признательность сотрудникам Питомника редких видов журавлей за постоянную поддержку и сотрудничество: Т.А. Кашенцевой, К.А. Постельных, Э.В. Антонюк, Т.В. Постельных, С. Бобковой и В. Борисову. Огромное спасибо коллективу Станции реинтродукции редких видов птиц и другим сотрудникам Хинганского заповедника: Андронову В.А., Андроновой Р.М., Гавриковой Е.Ю., Кузнецовой Н., Кузнецовой С., Парилкову М. Я благодарна всем сотрудникам Муравьевского парка природопользования, особенно С.М. Смиренскому и М.В. Колодиной. Спасибо Т.Б. Голубевой, которая нашла время и в короткие сроки сделала рецензию диссертации. Спасибо А.В. Кленовой, Т. А. Касировой, К.О. Савенкову, Ю.Д. Брагиной за всестороннюю поддержку. Спасибо Укладовой А.В., Трофименко М.Ю., Родкину М.М., Пороховой Н.В., Плешкану В., Маркачеву А.Е., Буцыгиной Т.В., Брагину В.А., которые разбирали сонограммы стерхов. Работа была поддержана грантом РФФИ 04-04-49276.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

- Bragina E., 2004. A case of premature breaking of voice in a chick of Siberian crane *Grus leucogeranus* (Gruidae, Aves) // In: ISBE 2004 Finland. July 10-15 Jyväskylä, Finland. Book of Abstracts. P.28.
- Брагина Е.В., 2004. Преждевременная ломка голоса у птенца стерха // Орнитология. Вып. 31. С. 162-163.
- Брагина Е.В., Кленова А.В., 2004. О первых этапах разработки проекта акустического мониторинга журавлей // Бюллетень Рабочей группы по журавлям Евразии. №7-8. С. 25-27.
- Bragina E., 2005. Sex and individual acoustic features of Siberian crane *Grus leucogeranus* as method of conservation // *Alauda*, 73 (3) *Alauda*, 73. № 3. P. 253.
- Bragina E., 2006. Vocal communication in cranes: Acoustic features of the Siberian Cranes // *J. of Ornithology*. Vol. 147. N 5. Suppl. 1. P. 142-143.
- Брагина Е.В., 2006. Половые и индивидуальные особенности стерха *Grus leucogeranus* // «Орнитологические исследования в Северной Евразии» (Тезисы XII Междунар. Орнитол.конф. Сев. Евразии, 31.01 – 05.02 2006). С. 92-93.
- Bragina E.V., Beme I.R., 2007. Vocal communication of Siberian crane *Grus leucogeranus*: it doesn't matter, who you are – your sex is important // Abstracts of XXI IBAC Congress (XXI IBAC Congress, CIBRA, University of Pavia, Italy, September 15-18, 2007). Pavia, Italy. P. 26-27.
- Брагина Е.В., 2007. Вокальная коммуникация стерхов *Grus leucogeranus*: индивидуальные и половые особенности криков // Тезисы IV Всероссийской конференции по поведению животных. Москва, 29 октября – 1 ноября 2007 г. С. 153-154.
- Брагина Е.В., Бёме И.Р., 2007. Вокальный репертуар взрослых стерхов *Grus leucogeranus* (Gruidae, Aves) в неволе // Зоол. журн. Т. 86. Вып. 12. С. 1468-1481.

