

На правах рукописи



КЛЁНОВА Анна Викторовна

**ВОКАЛЬНЫЕ ИНДИКАТОРЫ
ИНДИВИДУАЛЬНОСТИ
И ПОЛА У ПТИЦ БЕЗ ВНЕШНЕГО ПОЛОВОГО
ДИМОРФИЗМА**

03.00.08 – зоология

АВТОРЕФЕРАТ

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

Москва

2008

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

Научный руководитель:

кандидат биологических наук,
Володин Илья Александрович

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук,
профессор,
Никольский Александр Александрович,
Российский Университет Дружбы народов

доктор биологических наук,
профессор,
Остапенко Владимир Алексеевич,
Московская государственная академия
ветеринарной медицины и биотехнологии
имени К.И. Скрябина

Ведущая организация:

Институт проблем экологии и
эволюции имени А.Н. Северцова РАН

Защита состоится ____ ____ 2008 г. в 15 час 30 мин на заседании диссертационного совета Д 501.001.20 при Московском государственном университете имени М.В. Ломоносова по адресу: 119991, Москва, Ленинские горы, МГУ, Биологический факультет, ауд. ____.

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

Автореферат диссертации разослан 18 апреля 2008 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Л.И. Барсова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. У млекопитающих распознавание между особями и полами основано главным образом на обонянии (Herz, 1999; Surov et al., 1999), тогда как птицы используют для этого визуальные и акустические каналы, хотя недавно была выявлена и роль обоняния (Hagelin, Jones, 2007). У птиц встречаются разные варианты полового диморфизма, проявляющиеся как в размере, так и окраске тела (Andersson, 1994; Dunn et al., 2001). Однако в тех случаях, когда естественный отбор накладывает строгие ограничения на изменчивость в размерах и в окраске самцов и самок, давление полового отбора может быть направлено на усиление полового диморфизма в вокализациях (Hoglund, Lundberg, 1987). Таким образом, у мономорфных видов птиц единственными ключами для определения пола и индивидуальности часто остаются только акустические сигналы (Falls, 1982; Aubin et al., 2000; Bourgeois et al., 2007).

Для ответа на вопросы, действительно ли отсутствие полового диморфизма в окраске может компенсироваться половыми различиями в вокализациях, как и когда развиваются половые различия в онтогенезе, а также как соотносятся между собой индивидуальные и половые различия в криках птиц, были выбраны две группы мономорфных видов птиц: гусеобразные и журавлеобразные. Вокализации гусеобразных активно изучались несколько десятилетий назад (Wurdinger, 1968; Wooller et al., 1984; ten Thoren, Bergmann, 1986, 1987; Володин, 1990а,б), однако необходима ревизия этих данных на основе современных методических подходов. Журавлеобразные чрезвычайно перспективная, но практически совсем не изученная в отношении вокального поведения группа (Archibald, 1976; Niemeier, 1979; Budde, 1999а,б; 2001а,б). В качестве объектов нашего исследования были выбраны три мономорфных и моногамных вида птиц, обладающих развитой системой акустической коммуникации: японский журавль *Grus japonensis*, краснозобая казарка *Branta ruficollis* и белолицая свистящая утка *Dendrocygna viduata*.

Цели и задачи исследования. Целью настоящей работы было изучение проявления индивидуальных особенностей и полового диморфизма в звуках трех мономорфных видов птиц. Для достижения этой цели поставлены следующие задачи:

1. Описать онтогенез вокального репертуара птенцов японского журавля и проследить становление индивидуальных и половых особенностей в первый год жизни.
2. Описать индивидуальные и половые различия и проанализировать их соотношение в дуэтах японского журавля и дистантных криках краснозобых казарок и белолицых свистящих уток.
3. Провести анализ стабильности индивидуальных различий в криках краснозобых казарок и межпарных различий в дуэтах японского журавля в течение нескольких лет.

4. Оценить потенциал практического использования бесконтактного акустического определения пола и акустического мониторинга птиц в природных популяциях.

Научная новизна работы. Впервые подробно описан вокальный онтогенез японского журавля – вида, у которого происходит резкая перестройка структуры криков в период взросления («ломка голоса»). Показано, что длительное поддержание ювенильных признаков в криках птенцов связано с продолжительной заботой о потомстве у этого вида, а резкое усиление индивидуальных различий в криках – с переходом от территориального к стайному образу жизни. Впервые проведен сравнительный анализ выраженности признаков индивидуальности и пола в криках трех мономорфных видов птиц. Обнаружены два способа проявления вокального полового диморфизма у мономорфных видов: на уровне отдельных звуков, частотные диапазоны которых не перекрываются, или на уровне дуэтных партий самца и самки. С привлечением современных методов анализа звуков проанализированы особенности дуэтов японских журавлей материковой и островной популяций для уточнения их подвидового статуса.

Практическое значение работы. Результаты исследования вносят важный вклад в развитие метода бесконтактного мониторинга птиц по их крикам. Этот метод особенно актуален для таких редких, включенных в Красную Книгу видов как японский журавль и краснозобая казарка, поскольку не требует отлова птиц и не снижает их выживаемости. Обнаружено, что признаки дистантных криках японских журавлей и краснозобых казарок сохраняются стабильными на протяжении пяти лет, что дает основу для долговременного акустического мониторинга этих видов в природе. Предложены простые алгоритмы безошибочного определения пола белолицых свистящих уток по структуре громких свистовых криков, и японских журавлей и краснозобых казарок по дуэтным партиям самца и самки. Эти методы могут быть применены для оценки соотношения полов в природных популяциях и для определения пола при разведении птиц в зоопарках и питомниках. Акустические методы определения пола не требуют отлова и проведения травмоопасных манипуляций, а также не дороги и не связаны с большими затратами времени, по сравнению с применяемыми генетическими методами и методом клоакальной инспекции. Результаты диссертации с 2003 г. используются в курсе «Биоакустика высших позвоночных» биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова.

Апробация работы. Материалы диссертации представлены на первой Европейской конференции по поведенческой биологии (Мюнстер, 2002), на четвертом, пятом и шестом Международных симпозиумах по физиологии и поведению (Берлин, 2002, 2004 и 2007), на научно-практической конференции «Зоокультура и биологические ресурсы» (Москва, 2003), на Международной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов-2004» (Москва, 2004), на третьем Международном симпозиуме «Гусеобразные птицы Северной Евразии» (Санкт-Петербург, 2005), на двадцать первом Международном био-акустическом конгрессе (Павия, 2007), на

Международной конференции «Журавли Палеарктики: биология и охрана» (Орловский, 2007) и на четвертой Всероссийской конференции по поведению животных (Москва, 2007). Результаты работы обсуждались на семинаре Рабочей группы по журавлям Евразии (Москва, 2005), на семинарах научного отдела Московского Зоопарка (2004, 2008), на заседаниях лабораторий орнитологии и поведения позвоночных животных и на заседании кафедры зоологии позвоночных животных биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова.

Публикации. По материалам исследований опубликовано 24 научные работы.

Объем и структура работы. Диссертация изложена на 157 стр. печатного текста и состоит из введения, 7 глав, выводов и списка цитируемой литературы, включающего 224 работы, из них 173 на иностранных языках. Работа содержит 29 таблиц и 25 рисунков.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Во **ВВЕДЕНИИ** обосновывается актуальность темы, формулируется цель и задачи исследования.

ГЛАВА 1. Онтогенез, выраженность и стабильность во времени индивидуальных и половых особенностей в звуках мономорфных видов птиц

Приведен краткий обзор методов, наиболее часто используемых для оценки индивидуальных и половых различий в звуках животных. Сделан обзор ключевых работ, посвященных проблемам индивидуальной и половой идентификации по голосу у различных видов птиц (как птенцов, так и взрослых) без внешнего полового диморфизма и не обладающих вокальным обучением. Приведен обзор исследований, оценивающих устойчивость индивидуальных различий в звуках птиц в течение ряда лет.

ГЛАВА 2. Выбор объектов для исследования и биология изучаемых видов

Объектами исследования были выбраны 3 мономорфных вида птиц из двух отрядов – японский журавль (отряд журавлеобразные), краснозобая казарка и белолицая свистящая утка (отряд гусеобразные). Эти три вида обладают некоторыми сходными чертами биологии. Во-первых, у них полностью отсутствует половой диморфизм в окраске оперения и практически полностью – в размерах тела (Johnsgard, 1965; Cramp, Simmons, 1977; Флинт, 1987; Archibald, Lewis, 1996; Petrie, Rogers, 1997). Во-вторых, эти виды моногамны, и парная связь сохраняется между партнерами по меньшей мере в течение всего сезона размножения и последующей миграции, а у японского журавля и, вероятно, краснозобой казарки связь между партнерами поддерживается в течение нескольких гнездовых сезонов или даже всей жизни (Флинт, 1987; Володин, 1990в; Archibald, Lewis, 1996; Masatomi, 2003). В-третьих, у этих

видов оба партнера участвуют в заботе о потомстве (Кречмар, 1966; Clark, 1976, 1978; Флинт, 1987; Kamata, 1994). И, наконец, в сезон размножения все три вида проявляют территориальное поведение, а после окончания сезона размножения – собираются в большие стаи (Наумов, 1931; Кречмар, 1966; Clark, 1976; Флинт, 1987; Archibald, Lewis, 1996; Petrie, Rogers, 1997; Masatomi, 2003). В данном разделе приводится подробное описание систематического положения, распространения и численности, биологии, а также вокального репертуара для каждого из трех видов птиц.

ГЛАВА 3. Материал и методы

В этой главе приведены общие сведения о местах сбора данных, числе особей, количестве собранного и проанализированного материала и способах его обработки. Большинство материала было собрано от птиц, содержащихся в неволе, в различных зоопарках и питомниках России. Все звуки были записаны от индивидуально меченых или различимых по естественным меткам птиц.

В работе были использованы звуки 86 взрослых особей и 26 птенцов японских журавлей (Табл. 1). Записи звуков были сделаны с 2003 по 2007 год в Питомнике Редких Видов Журавлей Окского государственного биосферного заповедника (Рязанская область), а также на Станции реинтродукции редких видов птиц Хинганского государственного заповедника (Амурская область) и в природе в Хинганском заповеднике и в Муравьевском парке устойчивого природопользования (Амурская область). Часть записей звуков японских журавлей была собрана в зоопарках России: Московском, Новосибирском, Ивановском, Краснодарском и зоопарке «Додо» (пос. Су-Псех Краснодарского края). Также были проанализированы архивные материалы с записями дуэтов диких пар японских журавлей, которые любезно предоставил Б. Весслинг (B. Wessling, Германия). Общий объем собранных записей звуков японских журавлей составил более 250 часов. Общий объем проанализированного материала составил более 25 тысяч звуков птенцов и 540 дуэтов взрослых пар.

В работе также были проанализированы записи громких дальнедистантных криков краснозобых казарок и белолицых свистящих уток, любезно предоставленные И.А. и Е.В. Володиными (Табл. 1). Звуки 36 взрослых краснозобых казарок были записаны с 1985 по 1989 год в Московском зоопарке, звуки 23 взрослых белолицых свистящих уток были сделаны в 2001 – 2003 годах в Московском зоопарке и Тьерпарке Берлина (Германия). Суммарно, было проанализировано 1329 двухударных криков краснозобых казарок и 344 свистовых криков белолицых свистящих уток.

Для записи звуков мы использовали кассетный магнитофон Marantz PMD-222 и конденсаторный направленный микрофон Sennheizer K6-ME67. Используемая акустическая система позволяла качественно записывать звуки в диапазоне частот от 40 до 14000 Гц. Оцифровка всех звуков (с частотой дискретизации 22.05 кГц и разрешением 16 бит) и последующий спектрографический анализ были проведены с помощью профессиональной программы для анализа звуков Avisoft SASLab Pro v. 4.2 (Германия). На

спектрограммах звуков измеряли частотные и временные параметры, подробное описание которых дано в соответствующих разделах диссертации.

Статистический анализ проводили с использованием пакета STATISTICA 6.0. Проверку значений параметров звуков на нормальность проводили с помощью теста Колмогорова-Смирнова. Для оценки влияния индивидуальных (парных) и половых особенностей мы использовали методы многомерной статистики (дисперсионный, кластерный, дискриминантный и кроссвалидационный анализы). Для расчета случайных величин правильного причисления при дискриминантном анализе применяли процедуру рандомизации (Solow, 1990), которая позволяет учесть, что некоторые параметры могут быть не вполне независимы. Для сравнения выборок использовали параметрический t-критерий Стьюдента (в случае, если распределение значений параметров не отличалось от нормального) и непараметрический U-критерий Манн-Уитни. Для оценки изменений значений акустических параметров с возрастом использовали корреляцию Спирмана. Сравнение процентных соотношений и сравнение реальных и случайных величин корректной классификации проводили с помощью критерия χ^2 (df=1 для всех сравнений) и критерия Уайта. Все средние значения приведены как среднее $\pm$ SD. Различия считали достоверными при $p<0.05$.

Таблица 1. Объем материала, использованного в различных направлениях исследования.

Вид	Кол-во часов записи	Года записей	Направление исследования	Кол-во особей	Кол-во звуков
Японский журавль (птенцы)	Более 250	2003-2007	Онтогенез вокального репертуара	17 (5 самцов, 12 самок)	23309
			Онтогенез индивидуальных и половых особенностей	21 (7 самцов, 14 самок)	2380
Японский журавль (взрослые)		2003-2006	Структура и межпопуляционные различия в дуэтах	16 (8 пар) – невольные 70 (35 пар) – дикие	463 (дуэта)
		2003-2006	Межпарные различия в дуэтах	20 (10 пар)	88 (дуэтов)
		2003-2007	Стабильность парных особенностей в дуэтах	10 (5 пар)	349 (дуэтов)
Краснозобая казарка	6	1985-1989	Индивидуальные и половые особенности	34 (22 самца и 12 самок)	555
			Стабильность индивидуальных особенностей в криках	14 самцов	797
Белолицая свистящая утка	32	2001-2003	Индивидуальные и половые особенности	23 (14 самцов и 9 самок)	344

ГЛАВА 4. Онтогенез вокального репертуара и развитие индивидуальных и половых особенностей в звуках японского журавля

4.1 Введение. Формированию вокального репертуара у птиц было посвящено немало исследований, однако большинство из них были проведены на видах, способных к вокальному обучению: воробьинообразных (к примеру, Kroodsma, Baylis, 1982; Marler, Peters, 1982; Catchpole, Slater, 1995), попугаях (Britten-Powell et al., 1997; Bond, Diamond, 2005), и колибри (Jarvis et al., 2000). При этом виды птиц, не способные к вокальному обучению, изучены в гораздо меньшей степени. Между тем, развитие вокального репертуара у птиц, не обладающих вокальным обучением, может протекать различными способами. Так, у некоторых представителей отрядов курообразных и гусеобразных частотные и временные характеристики криков изменяются постепенно, по мере роста птенца (к примеру, Жарская, Черный, 1979; Ten Thoren, Bergmann, 1986; 1987). Другой способ развития, связанный с резкими перестройками структуры звуков и характерный для всех видов журавлей, до сих пор практически не изучен (Archibald, 1976).

Японский журавль представляет собой хорошую модель для изучения развития вокального репертуара. Разные авторы сообщали о скачкообразном изменении структуры и звучания криков молодых журавлей разных видов (о так называемой «ломке голоса»), при этом, не приводя детального описания этого феномена (Archibald, 1976; Niemeier, 1979; Nesbitt, Bradley, 1996; Gebauer, Kaiser, 1998). Соотношение индивидуальных и половых особенностей в криках птенцов журавлей в онтогенезе также не было исследовано. Цель данной главы – описание изменений структуры звуков птенцов японского журавля в онтогенезе (раздел 4.2) и проявлений индивидуальных и половых особенностей в наиболее обычных типах звуков, от вылупления до окончания первого года жизни (раздел 4.3).

4.2 Онтогенез вокального репертуара птенцов японского журавля. Звуки 17 птенцов японского журавля были записаны в период от вылупления до 9-10 месячного возраста. Мы выделили четыре структурных класса звуков: трели (Рис. 1а), свистовые звуки двух типов, различающиеся по форме частотной модуляции (Рис. 1б, в) и звуки, переходные между трелями и свистами (Рис. 1г).

Трели – это звуки с регулярной ритмической пульсацией, формирующей многочисленные частотные пики (пульсы), где длительность первого частотного пика не больше чем в два раза превышает по длительности остальные пики (Рис. 1а). Отдельные пульсы могут быть слиты в непрерывную вокализацию или формировать серию пульсов с интервалами между ними. Период пульсации составляет 43 ± 3 мс, общая длительность – 467 ± 97 мс, максимальная основная частота – 3.58 ± 0.55 кГц, минимальная основная частота – 2.31 ± 0.26 кГц (N=13 птенцов в возрасте от 0 до 204 дня жизни; 5 самцов, 8 самок, n=1774 криков, 60 - 188 криков на птенца). Трели часто издаются птенцами в комфортных ситуациях и никогда не издаются в опасных или дискомфортных ситуациях.

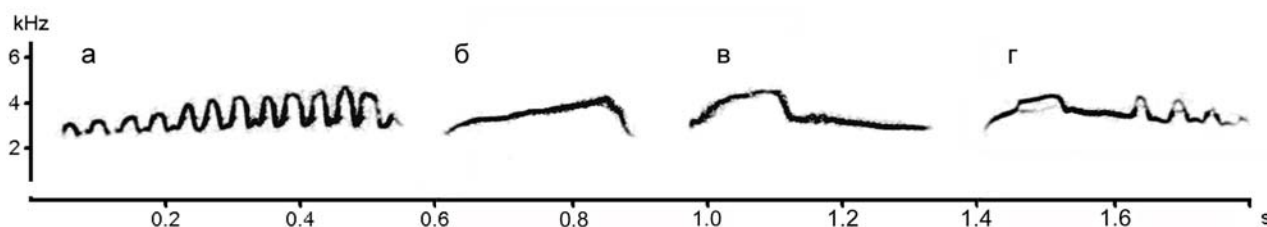


Рисунок 1. Спектрограммы четырех структурных класса звуков птенцов японского журавля: трели (а), свистовые звуки С1 (б) и С2 (в), и переходные между трелями и свистами (г).

Свистовые звуки С1 – тональные крики с колоколообразным ходом частотной модуляции (Рис. 1б). Для С1 длительность составила 211 ± 64 мс, начальная основная частота – 2.52 ± 0.23 кГц, конечная основная частота – 2.55 ± 0.24 кГц, максимальная основная частота – 3.25 ± 0.40 кГц (N=6 птенцов в возрасте от 0 до 34 дня жизни; 3 самца, 3 самки, n=611 криков, 78 - 133 криков на птенца). Звуки С1 часто издаются птенцами в ситуациях дискомфорта, например, при поимке, охлаждении и т.п.

Свистовые звуки С2 – тональные звуки, контур частотной модуляции которых состоит из двух частей: «головы», включающей резкий набор и падение частоты (первый частотный максимум), и «хвоста», представленного более плавным снижением частоты. Эти две части разделены хорошо выраженной точкой перегиба (Рис. 1в). Для звуков С2 длительность составила 299 ± 59 мс, начальная основная частота – 2.54 ± 0.33 кГц, конечная основная частота – 2.56 ± 0.26 кГц, максимальная основная частота – 3.67 ± 0.58 кГц (N=15 птенцов в возрасте от 0 до 284 дня жизни; 5 самцов, 10 самок, n=1945 криков, 31 - 200 криков на птенца). Звуки С2 издаются птенцами в самых разнообразных ситуациях, например, при выпрашивании пищи или во время предполетных демонстраций.

Переходные звуки ТС – тональные звуки, включающие как ритмически, так и не ритмически организованные участки (Рис. 1г). Издаются птенцами в самых разнообразных ситуациях.

Для оценки встречаемости трелей, свистовых звуков С1 и С2 и переходных звуков в первые 7 месяцев жизни, мы разбили весь этот временной промежуток на 10 возрастных классов и в каждом из них проанализировали по 133-200 криков на птенца, всего 23309 криков. Оказалось, что все четыре типа звуков в первые дни жизни птенца встречаются с одинаковой частотой. По мере взросления птенца встречаемость трелей, свистовых звуков С1 и переходных звуков снижается, а доля свистовых звуков С2 к 4-6 месяцам жизни значительно возрастает. Перед началом ломки голоса птенцы издают почти исключительно звуки С2 (88%) и трели (8%).

Во время ломки голоса (Рис. 2), звуки подростков становятся бифоническими, то есть в их спектре присутствуют две основные частоты (Wilden et al., 1998; Володин и др., 2005; Касирова и др., 2005). Бифоническая трель (Рис. 2д) содержит две основные частоты, верхняя из которых соответствует частоте трелей маленьких птенцов и варьирует от 2.21 ± 0.39 до 3.94 ± 0.4 кГц, а вторая – трели взрослого журавля, и ее значения лежат ниже

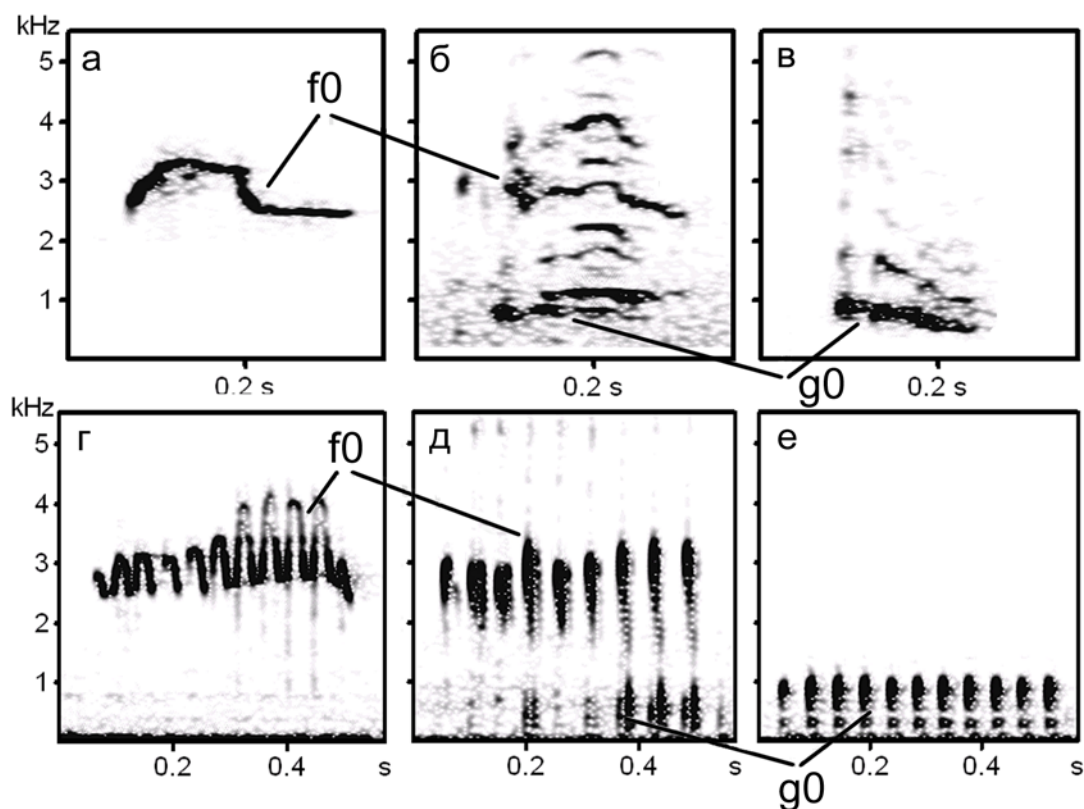


Рисунок 2. Спектрограммы свистовых звуков С2 (а-в) и трелей (г-е) птенцов японского журавля до (а, г), во время (б, д) и после (в, е) ломки голоса; f_0 – верхняя, «птенцовая» основная частота, g_0 – нижняя, «взрослая» основная частота.

1.5 кГц. Бифонический звук С2 (Рис. 2б) также содержит две основные частоты, верхняя из которых варьирует от 2.38 ± 0.27 до 4.4 ± 0.57 кГц и соответствует частоте С2 маленьких птенцов, а нижняя лежит в пределах 0.6-1.3 кГц и соответствует частоте криков взрослых журавлей. В процессе ломки голоса «птенцовая» частота исчезает, и крики становятся монофоническими, с одной лишь нижней основной частотой (Рис. 2в, е).

Также, мы проанализировали изменения количественных характеристик трелей и свистовых звуков С2 у птенцов в онтогенезе. Оказалось, что в первые 200 дней жизни частотные параметры обоих типов криков существенно не изменяются. Хотя в первые 50 дней происходит незначительное снижение максимальной частоты звуков, затем она начинает возрастать, и к 5-6 месяцу достигает прежних значений в трелях и даже превосходящих значений в звуках С2 (трели: 0-4 день жизни, $F_{\max} = 4.06 \pm 0.55$ кГц, $N=155$; 145-204 день жизни, $F_{\max} = 3.94 \pm 0.4$ кГц, $N=105$; $U=6730.5$, $p < 0.05$; звуки С2: 0-4 день жизни, $F_{\max} = 3.81 \pm 0.38$ кГц, $N=120$; 145-204 день жизни, $F_{\max} = 4.4 \pm 0.57$ кГц, $N=103$, $U=2500.5$, $p < 0.001$, Манн-Уитни тест). В то же время значения минимальной частоты все время остаются относительно стабильными, никогда не снижаются ниже 1.5 кГц и не коррелируют с возрастом (корреляция Спирмана, трели: $R = -0.011$, $P = 0.71$, $df = 1109$; звуки С2: $R = 0.058$, $p = 0.052$, $df = 1127$). Общая длительность обоих типов звуков очень слабо, но достоверно увеличивается с возрастом (корреляция Спирмана, трели: $R = 0.072$, $p < 0.05$, $df = 1212$; звуки С2: $R = 0.086$, $p < 0.01$, $df = 1125$). Период

пульсации в трелях также увеличивается с возрастом с 41 ± 2 мс в 0-4 день жизни до 45 ± 4 мс в 145-204 день жизни (корреляция Спирмана $R=0.453$, $p<0.001$, $df=1212$).

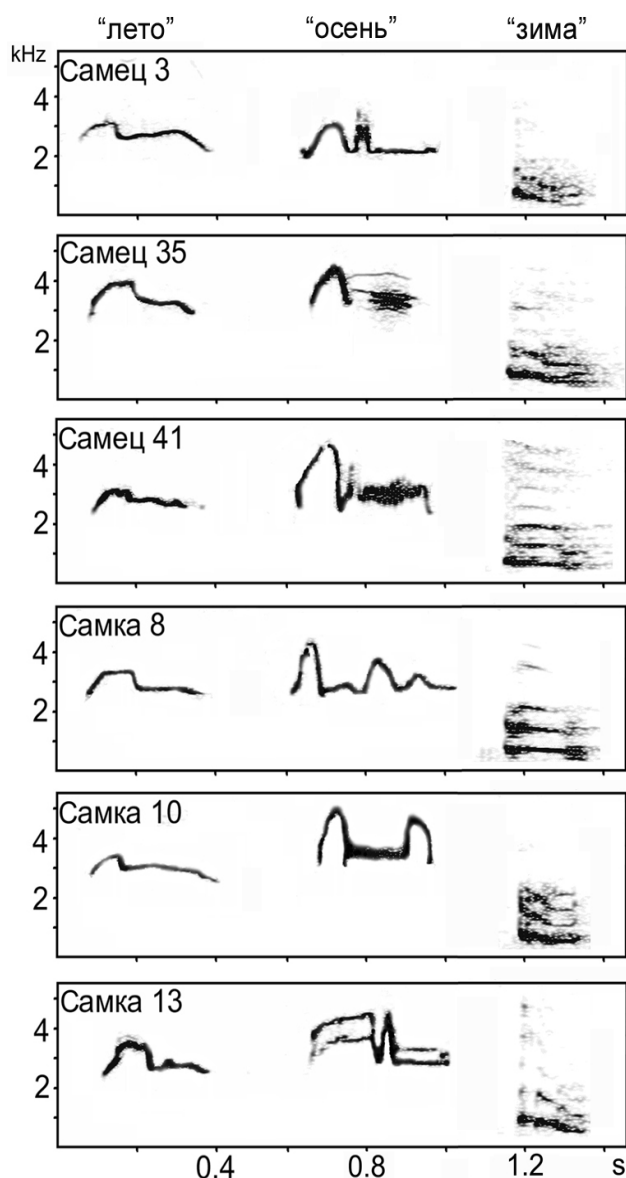
Таким образом, вокальный репертуар птенцов японского журавля в первые 6-7 месяцев жизни представлен трелями, двумя типами свистовых звуков и переходными звуками между трелями и свистами. На протяжении первых 6-7 месяцев жизни частотно-временные характеристики трелей и свистовых звуков практически не изменяются. Ломка голоса у птенцов японского журавля проходит в возрасте 7-10 месяцев жизни; при этом в звуках помимо старой «птенцовой» частоты, лежащей выше 1500 Гц, появляется вторая основная частота, лежащая ниже 1000 Гц. В дальнейшем верхняя частота деградирует, и звуки вновь становятся монофоническими.

Наши данные соответствуют литературным свидетельствам о длительном сохранении ювенильных криков в онтогенезе журавлей и формировании взрослых криков через стадию ломки голоса (Niemeier, 1979; Gebauer, Kaiser, 1998). Как в трелях, так и в свистовых звуках японского журавля основная частота не опускается ниже 1500 Гц до начала ломки голоса. При этом вес птенца за первые 110 дней жизни увеличивается почти в 40 раз, после чего японские журавли практически перестают расти (Постельных, Кашенцева, 2005). К этому времени также заканчивается формирование характерного для журавлей образования – трахеального удлинения (Niemeier, 1979; наши данные). Однако ни размеры птенца, ни развитие его вокального аппарата не связаны с ломкой голоса, которая начинается гораздо позднее.

4.3 Онтогенез индивидуальных и половых особенностей. Звуки 16 птенцов японского журавля (6 самцов и 10 самок) записывали в трех возрастных периодах, охватывающих 4-34 день жизни («лето»), 107-163 день жизни («осень») и 325-420 день жизни («весна»). Период «лето» соответствовал времени, когда дикие японские журавли ведут семейно-территориальный образ жизни, период «осень» – времени формирования предотлетных скоплений и переходу к жизни в стаях, а период «весна» – времени отделения молодых журавлей от родителей и переходу к самостоятельной жизни.

Для анализа индивидуальной и половой изменчивости в наиболее обычных для птенцов японского журавля свистовых звуках C2 (Рис. 3) в периоды «лето» и «осень» измеряли 8 частотно-временных параметров, а в период «весна», после ломки голоса – 4 параметра.

Величина правильного причисления звуков к особи на основе дискриминантного анализа в период «лето» была достаточно высокой и составляла 78.7%. В период «осень» величина правильного причисления была достоверно выше (92.1%), чем в период «лето» ($\chi^2=32.4$, $p<0.001$). Однако к периоду «весна» величина правильного причисления резко снижалась до 54.4%. Корректность классификации звуков к особи весной была самой низкой, достоверно ниже чем осенью ($\chi^2=169.2$, $p<0.001$), и даже чем летом ($\chi^2=59.4$, $p<0.001$). Однако средние величины правильного причисления достоверно превышали случайную величину во всех периодах ($p<0.01$).



Спектрограммы звуков шести птенцов, записанных в каждый из трех возрастных периодов, демонстрируют качественные различия, которые эти звуки приобретают «осенью» (Рис. 3). В это время крики птенцов показывали отличительный «сигнатурный» рисунок за счет разных акустических признаков, например, особенностей частотной модуляции (самец 3, самки 8 и 10), одновременного использования двух частот (самец 35 и самка 13), использования амплитудной модуляции (самец 41), а также появления дополнительных частотных пиков, наблюдавшихся у всех птенцов. Напротив, «весной», после ломки голоса, крики птенцов становились гораздо проще по структуре и индивидуально специфичные признаки в них практически отсутствовали.

Рисунок 3. Спектрограммы свистовых звуков С2 шести птенцов японского журавля в трех возрастных периодах. Обратите внимание на индивидуально специфичный рисунок крика каждого из птенцов в период «осень».

Величины правильного причисления к полу варьировали от 76.4 до 79.2% и лишь ненамного превышали случайную величину (62.7 - 66.1%, $p < 0.01$ во всех периодах). Различия между периодами были недостоверными («лето» и «осень»: $\chi^2 = 0.24$, $p = 0.63$; «лето» и «весна»: $\chi^2 = 0.26$, $p = 0.61$; «осень» и «весна»: $\chi^2 = 1.18$, $p = 0.28$).

Таким образом, в первый месяц жизни птенца японского журавля индивидуальные различия в свистовых звуках С2 выражены уже достаточно хорошо, однако особенно яркими индивидуальные особенности становятся к возрасту 3.5-5.5 мес, когда в природе журавли формируют стаи и резко возрастает возможность спутать своего и чужого птенцов из-за присутствия большого числа подростков в плотных скоплениях. В это время индивидуальные различия проявляются как в значениях частотно-временных параметров звуков, так и в специфическом, «сигнатурном» рисунке звука каждого птенца. После ломки голоса и распада семей, в возрасте около года, индивидуальные различия в звуках птенцов ослабевают. Половые особенности

хотя и присутствуют в криках птенцов японского журавля, всегда выражены значительно слабее, чем индивидуальные.

ГЛАВА 5. Индивидуальные и половые особенности и их соотношение в дальнедистантных звуках взрослых птиц

5.1 Дуэты японских журавлей. Дуэты характерны для всех 15 видов семейства журавлей (Archibald, 1976). Дуэты журавлей очень громкие и могут быть записаны с большого расстояния, поэтому их изучение важно не только с позиций фундаментальной биологии, но также с точки зрения охраны природы, поскольку они могут быть использованы для отслеживания территориальных пар в природных местообитаниях (Terry et al., 2005). Поэтому важно изучить внутри- и межпарную изменчивость дуэтов японского журавля для того, чтобы оценить возможность использования дуэтов для акустического мониторинга в природных местообитаниях.

Японский журавль – один из наиболее редких видов из семейства журавлей с численностью всего около 2000 птиц (Archibald, 2000). Существуют две изолированные популяции японского журавля – мигрирующая материковая, гнездящаяся на Азиатском континенте, и оседлая островная, гнездящаяся на о. Хоккайдо в Японии (Masatomi, 1981; Swengel, 1996). Межпопуляционные различия в структуре дуэтов японских журавлей были впервые описаны Дж. Арчибалдом (Archibald, 1976). Основываясь на различиях в дуэтах, Арчибалд (Archibald, 1976) предложил выделить популяции в ранг подвидов (*G. j. panmunjonii* и *G. j. japonensis*). Однако детальные морфологические и генетические исследования до сих пор не проведены, и таксономический статус популяций все еще нуждается в уточнении (Swengel, 1996). В связи с этим, важно провести детальное сравнение структуры дуэтов у птиц материковой и островной популяций с помощью современных методов компьютерного анализа звуков, недоступных 30 лет назад, когда Арчибалд выдвинул свою гипотезу.

В данном разделе мы сначала описываем структуру дуэтов и межпарные различия в дуэтах индивидуально опознаваемых пар японских журавлей. Затем мы сравниваем структуру дуэтов и акустические параметры криков партнеров в дуэтах журавлей материковой и островной популяций.

В работе использованы дуэты от 8 содержащихся в неволе пар (пары 1-8) и двух диких пар (пары 9-10) из Амурской области. Также в работе были проанализированы дуэты диких пар из материковой популяции (пары 11-25), записанные на Корейском полуострове, и дуэты диких пар островной популяции (пары 26-44), записанные на о. Хоккайдо (Япония), любезно предоставленные д-ром Б. Весслингом.

Дуэты японских журавлей представляют собой последовательность частично перекрывающихся тональных криков самца и самки. Начинать дуэт могут как самец, так и самка. Из 174 дуэтов, при записи которых удалось определить, кому из партнеров принадлежит первый крик, 55 (32%) начинались с крика самца и 119 (68%) с крика самки.

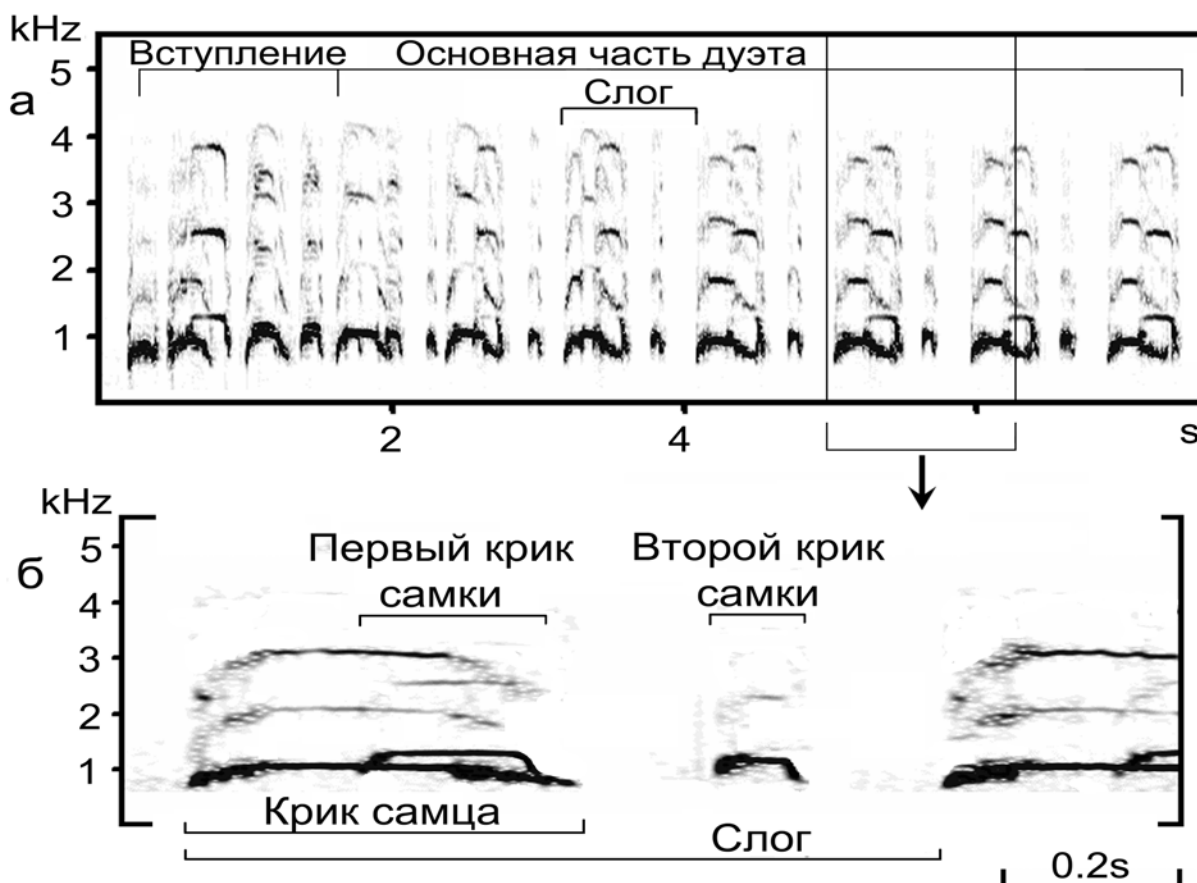


Рисунок 4. (а) Спектрограмма целого дуэта японского журавля. Показаны вступление, основная часть дуэта и один из слогов. (б) Увеличенная часть дуэта, обозначенная на первой части рисунка вертикальными линиями. Показаны крики самца и самки в отдельном слогое.

Дуэт японских журавлей состоит из вступления и основной части. Вступление не имеет четкой структуры и выглядит как хаотическое наложение криков самца и самки разной длительности. Напротив, основная часть дуэта имеет регулярную структуру из повторяющихся слогов. Каждый слог всегда начинается с длинного крика самца, за которым следует от одного до четырех криков самки. Первый и иногда второй крики самки целиком накладываются на вторую половину крика самца (Рис. 4). Изредка в слогое могут присутствовать два крика самца, но тогда второй крик всегда существенно короче и ниже по частоте, чем первый. Мы выделили 5 основных типов слогов в дуэтах японских журавлей, в зависимости от количества криков самца и самки: C1_1, включающий 1 крик самца и 1 крик самки; C1_2 – 1 крик самца и 2 крика самки; C1_3 – 1 крик самца и 3 крика самки; C1_4 – 1 крик самца и 4 крика самки и C2_x – 2 крика самца и 1-4 крика самки. Таким образом, партии самца и самки в дуэте принципиально различаются. Длительность вступления в дуэте варьирует от 0.73 до 2.09 с (1.34 ± 0.29 с, N=88), длительность основной части дуэта – от 4.28 до 42.73 с (18.52 ± 9.51 с, N=88).

Для оценки встречаемости слогов разных типов в дуэтах каждой из пар мы использовали 343 дуэта от индивидуально опознаваемых пар 1-10. В среднем для всех пар наиболее часто встречающимся слогом оказался C1_2. Более 60% всех слогов принадлежали этому типу, тогда как только 19.4% - слогоу C1_1,

11.7% - слогу C1_3, 0.8% - слогу C1_4 и 7.6% - слогу C2_x. Однако мы обнаружили, что разные пары предпочитают использовать слоги разных типов. В то время как пары 1, 2, 5, 6, 8 и 10 использовали главным образом слог C1_2 (более 70%), пары 4, 7 и 9 использовали слог C1_3 (36.8, 71.9 и 60.3% соответственно) и изредка – слог C1_4. Пара 3 чаще всего использовала слог C1_1 (54.8%) и никогда – слоги C1_3 и C1_4.

Для оценки межпарных особенностей в частотных и временных характеристиках криков партнеров в дуэтах мы использовали только дуэты пар 1-10, по 5-10 дуэтов на пару, всего 88 дуэтов. Однофакторный дисперсионный анализ выявил высоко достоверные межпарные различия для значений всех 8 измеренных частотно-временных параметров дуэтов. Дискриминантный анализ показал 97.7% правильного причисления дуэтов к паре, что достоверно выше ($p < 0.01$) случайной величины (22.1 ± 5.4), рассчитанной при помощи процедуры рандомизации. Только 2 дуэта из 88 (один от пары 2 и один от пары 10) были определены неправильно.

Среднее значение длительности крика самца для всех пар составляло 458 ± 82 мс; длительность первого крика самки (240 ± 75 мс) была примерно в два раза короче, а второго крика самки (115 ± 28 мс) еще короче (все различия достоверны, критерий Вилкоксона, $N=88$, $T=0$, $Z=8.15$, $p < 0.001$ для всех сравнений). Для каждой пары отдельно наблюдалась та же картина: длительность крика самца всегда превышала длительность первого крика самки, и длительность первого крика самки всегда превышала длительность второго крика самки. Однако значения длительностей первых криков самцов и самок в слогах дуэтов всех пар довольно сильно перекрывались.

Для всех пар среднее значение максимальной основной частоты крика самца составляло 1.05 ± 0.07 кГц и было достоверно ниже, чем максимальная основная частота первого крика самки, равная 1.18 ± 0.11 кГц (критерий Вилкоксона, $N=88$, $T=278$, $Z=6.99$, $p < 0.001$), хотя значения и этих параметров существенно перекрывались. Основная максимальная частота второго крика самки не отличалась достоверно от частоты крика самца ($T=1740$, $Z=0.56$, $p=0.57$). Интересно, что во всех дуэтах двух пар (пары 5 и 9) максимальная частота криков самца была достоверно выше, чем максимальная частота криков самки ($N=15$, $T=0$, $Z=3.4$, $p < 0.001$), тогда как во всех дуэтах остальных 8 пар максимальная частота криков самца была достоверно ниже, чем у самки ($N=73$, $T=0$, $Z=7.42$, $p < 0.001$).

Для анализа межпопуляционных различий мы использовали дуэты диких журавлей островной популяции (23 дуэта от пар 26-44, по 1-2 дуэту на пару) и суммарную выборку дуэтов диких и невольных пар журавлей материковой популяции (36 дуэтов от пар 1-25, по 1-2 дуэту на пару).

В дуэтах журавлей обеих популяций преобладали слоги с одним криком самца и двумя криками самки, соответственно 54.5 и 52.9%, и слоги с тремя криками самки на один крик самца, соответственно 23.5 и 24.9% (критерий Уайта, все различия недостоверны). Таким образом, по использованию в дуэтах слогов того или другого типа пары журавлей материковой и островной популяций практически не различались. Помимо этого, в дуэтах островной

популяции нам удалось найти все типы слогов, описанные для дуэтов журавлей материковой популяции, и не удалось обнаружить слоги каких-либо новых типов, не найденных ранее.

Однако однофакторный дисперсионный анализ показал достоверные различия по всем параметрам кроме длительности второго крика самки. В островной популяции крики самцов и самок в слоге были выше по частоте и короче по длительности по сравнению с соответствующими криками в материковой популяции. В слогах дуэтов обеих популяций крик самца был всегда длиннее первого крика самки (критерий Вилкоксона, материковая популяция: $N=36$, $T=0$, $Z=5.23$, $p<0.001$, островная популяция: $N=23$, $T=0$, $Z=4.20$, $p<0.001$), а первый крик самки всегда длиннее второго крика самки (критерий Вилкоксона, материковая популяция: $N=36$, $T=0$, $Z=5.23$, $p<0.001$, островная популяция: $N=23$, $T=0$, $Z=4.20$, $p<0.001$).

Дискриминантный анализ, основанный на тех же параметрах слогов дуэтов, показал 93.2% правильной классификации дуэтов к популяции, что достоверно выше ($p<0.01$) случайной величины, равной 68.9 ± 5.1 . Только 4 дуэта из 59 были классифицированы неправильно.

Таким образом, межпарные различия в дуэтах японских журавлей проявлялись как в количественных характеристиках криков партнеров в слогах дуэтов, так и в структурной организации целых дуэтных последовательностей (в предпочтении к использованию слогов разных типов). Полученные результаты показывают принципиальную пригодность дуэтов японских журавлей для мониторинга территориальных пар в природе в рамках программы по сохранению и восстановлению этого вида в естественных условиях (Wessling, 2003; Terry et al., 2005).

Также, наше исследование показало, что дуэты журавлей островной и материковой популяций различались только по частотно-временным характеристикам, но не по использованию слогов разных типов. Таким образом, обнаруженные различия недостаточны для выделения этих двух популяций в ранг подвидов. Межпопуляционные особенности дуэтов могут определяться небольшими различиями в размерах тела птиц островной и материковой популяций, поскольку, по косвенным свидетельствам, представители островной популяции мельче, чем журавли материковой (Vinter, 1981; Ильяшенко, 1988). Исходя из физики звука, более крупные животные должны издавать более длительные (за счет большего объема легких) и низкочастотные крики (за счет больших размеров и массы вибрирующих структур вокального аппарата) (Fitch, Hauser, 2002), что и было обнаружено у журавлей материковой популяции.

5.2 Индивидуальные и половые различия в звуках краснозобых казарок и белолицых свистящих уток. В данном разделе мы описываем индивидуальные и половые различия, а также их соотношение в громких дальнедистантных криках двух видов гусеобразных: двухударных криках краснозобых казарок и свистовых криках белолицых свистящих уток.

5.2.2 Краснозобые казарки. Были использованы двухударные крики (Рис. 5а) 36 взрослых краснозобых казарок (22 самцов и 14 самок), для каждого из

которых были измерены 55 частотно-временных параметров. Дискриминантный анализ криков 22 особей (16-20 криков на особь, всего 430 криков) показал 85.6% правильного причисления звуков к особи, что достоверно выше величины случайного причисления ($44.9 \pm 2.2\%$, $p < 0.01$). Однако дискриминантный анализ криков 22 самцов и 12 самок (3-5 криков на особь, всего 125 криков), показал практически полное отсутствие половых различий в двухударных криках краснозобых казарок. Хотя процент правильного причисления звуков к полу составил 87.2%, эта величина не отличалась от случайной (80.6 ± 3.4). Кластерный анализ подтверждает результаты дискриминантного, поскольку самцы и самки не группируются в отдельные кластеры (Рис. 6а).

Таким образом, индивидуальные различия в двухударных криках краснозобых казарок хорошо выражены, тогда как половые полностью отсутствуют. Наличие индивидуальных различий в дальнедистантных криках имеет важное адаптивное значение, поскольку предоставляет партнерам возможность распознавать друг друга, а конспецификам – отличать соседей по территории от чужаков и адекватно изменять свое поведение. По-видимому, отсутствие половых различий в двухударных криках вызвано тем, что для распознавания пола у этого вида могут использоваться другие ключи. Так, для краснозобых казарок характерны дуэты (триумфальные церемонии), в которых партии самцов и самок принципиально различаются: в норме после каждого крика самца следует два крика самки (Володин, 1990б).

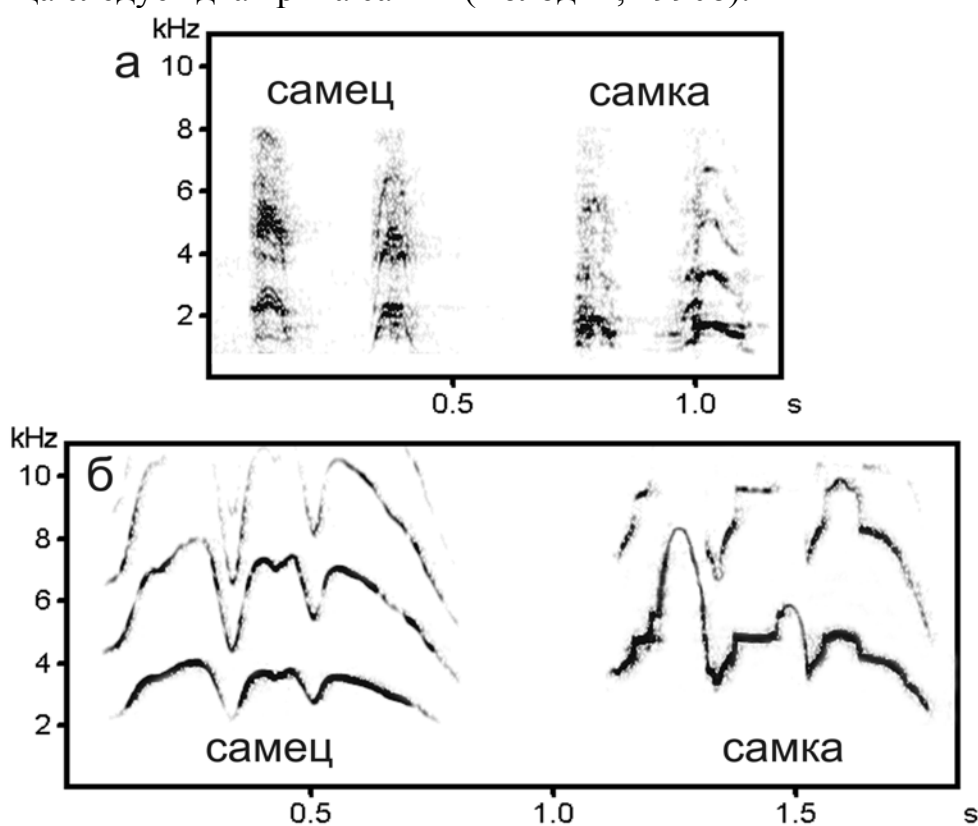


Рисунок 5. Спектрограммы двухударных криков краснозобой казарки (а) и свистовых криков белолицей свистящей утки (б).

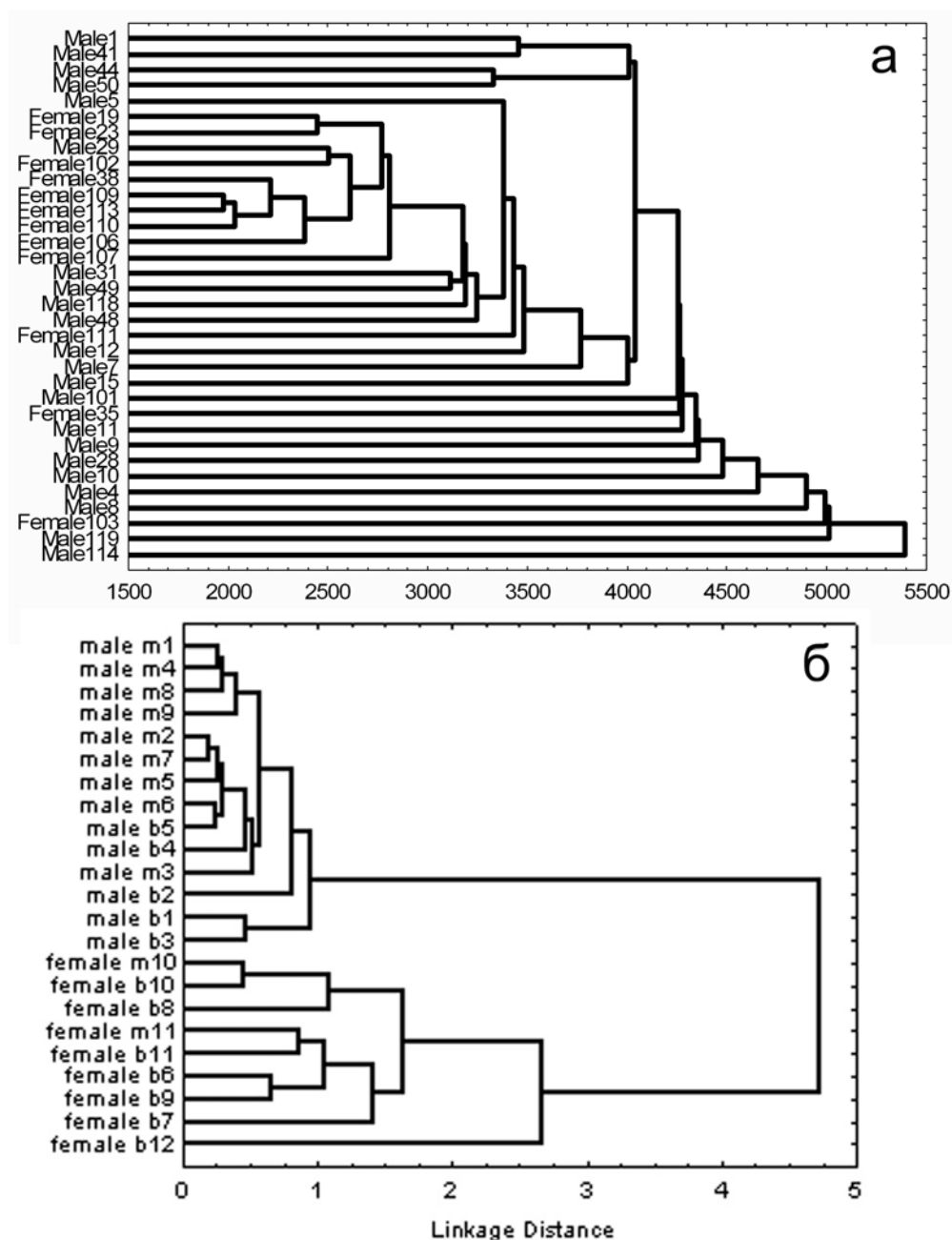


Рисунок 6. Дендрограмма, построенная на основе кластерного анализа с использованием метода взвешенных средних, иллюстрирующая сходство в двухударных криках краснобелых казарок (а) и белоглазых свистящих уток (б). Обратите внимание на то, что в первом случае особи одного пола не объединяются в общие группы, тогда как в другом – объединяются.

5.2.3 Белоглазые свистящие утки. Были использованы свистовые крики (Рис. 5б) 23 взрослых белоглазых свистящих уток (14 самцов и 9 самок), для каждого из которых было измерено 12 частотно-временных параметров. Дискриминантный анализ звуков 14 особей (15-22 звука на особь, всего 279 звуков) показал 93.9% правильного причисления звуков к особи, что достоверно выше величины случайного причисления ($20.2 \pm 2.3\%$, $p < 0.01$). Дискриминантный анализ звуков 14 самцов и 9 самок (3-5 криков на особь, всего 86 криков) показал 100% правильного причисления звуков к полу, что достоверно превышает случайную величину ($65.8 \pm 4.6\%$, $p < 0.01$). Включение в

анализ только одного параметра – максимальной основной частоты первой части крика – было достаточно для 100% правильной классификации, поскольку перекрытие между значениями этого параметра у самцов и самок полностью отсутствовало. Кластерный анализ подтверждает результаты дискриминантного, поскольку самцы и самки белолицых уток группируются в два отдельных кластера (Рис. 6б).

Таким образом, громкие свистовые крики белолицых свистящих уток обладают структурными признаками, надежно кодирующими как пол, так и индивидуальность кричащего. Крики самок были настолько выше по основной частоте, чем крики самцов, что определить пол кричащей птицы можно было даже на слух (Рис. 5б). Таким образом, белолицая свистящая утка, по-видимому, является видом, у которого внешний половой диморфизм заменен четкими половыми различиями в структуре громких свистовых звуков.

ГЛАВА 6. Стабильность парных и индивидуальных особенностей в звуках с течением времени

6.1 Введение. Одной из важных задач природоохранной биологии является мониторинг и учет редких видов в природе. В последнее время для этих целей все чаще используют акустический мониторинг (обзор - Terry et al., 2005). Для разработки метода акустического мониторинга необходимо: во-первых, выяснить, есть ли в криках данного вида индивидуальные различия и, во-вторых, оценить их устойчивость.

Акустический мониторинг актуален как для японского журавля, так и для краснозобой казарки, видов, внесенных в Красную Книгу МСОП (IUCN 2004). Пары журавлей исполняют дуэты на протяжении всего года (Archibald, 1976; Viniter, 1981; Kamata, 1994), причем дуэты их настолько громкие, что могут быть качественно записаны на расстоянии 300-800 м. Самцы краснозобых казарок регулярно издают громкие двухударные крики (Володин, 1990б) при окрикивании людей, домашних собак и песцов (Харитонов, личное сообщение). Эти крики легко записать в природе, а малые размеры колоний (1-8 пар, Наумов, 1931; Кречмар, 1966) позволяют надежно определять кричащую особь.

Межпарные различия в дуэтах японского журавля и индивидуальные различия в двухударных криках краснозобой казарки описаны в главе 5. Цель данной главы – оценить устойчивость индивидуальных различий в двухударных криках краснозобых казарок и устойчивость межпарных различий в дуэтах японских журавлей на протяжении 5 лет.

6.2 Дуэты японских журавлей. Для оценки стабильности межпарных различий 5 пар японских журавлей от года к году использовали кроссвалидационный анализ. При этом сначала рассчитывали дискриминантные функции для классификации дуэтов из обучающей выборки, и затем использовали эти функции для классификации дуэтов тестовой выборки. В обучающую выборку мы включали дуэты, записанные за один или несколько предшествующих лет, а в тестовую выборку – дуэты, записанные в последующий год. Например, для классификации дуэтов, записанных в 2006

году мы использовали дискриминантные функции, рассчитанные для дуэтов, записанных с 2003 по 2005 годы.

Внутри каждой из обучающих выборок пары надежно определялись на основании 8 частотно-временных характеристик их дуэтов. Величины правильного причисления были очень велики и варьировали от 96.8 до 100%. Величины правильного причисления, полученные в результате кроссвалидации тестовых выборок по дискриминационным функциям, рассчитанным для обучающих выборок, оказались также очень высокими и варьировали от 91.2 до 96.1%. Таким образом, пары японских журавлей можно уверенно идентифицировать по их дуэтам как в пределах одного сезона, так и между сезонами.

6.3 Двухударные крики краснозобых казарок. Для оценки стабильности индивидуальных особенностей криков 14 взрослых самцов краснозобых казарок была применена кроссвалидационная процедура дискриминантного анализа, аналогичная описанной для дуэтов японских журавлей.

Внутри каждой из обучающих выборок особи надежно определялись на основании 55 параметров их криков, величины правильного причисления варьировали от 82.5 до 98.2%. Однако величины правильного причисления, полученные в результате кроссвалидации тестовых выборок по дискриминационным функциям, рассчитанным для обучающих выборок, оказались существенно ниже и варьировали от 49.3 до 56.5%. Поэтому мы проанализировали значения кроссвалидации для каждой особи отдельно. Только 5 самцов из 14 удалось проследить в течение трех или более лет. Крики трех из них устойчиво сохраняли индивидуальные признаки год от года. Крики одной птицы сильно менялись год от года, а крики последней сначала изменились, но в дальнейшем сохраняли стабильность.

Таким образом, у японских журавлей были обнаружены хорошо выраженные устойчивые межпарные различия в дуэтах, а у краснозобых казарок - хорошо выраженные индивидуальные различия в криках, которые у некоторых особей устойчиво сохранялись на протяжении длительного времени. Это дает основу для долговременного акустического мониторинга этих редких видов в природе.

ГЛАВА 7. Заключение

7.1 Особенности биологии, определяющие характер вокального онтогенеза у японского журавля. В вокальном онтогенезе японского журавля мы обнаружили две особенности, которые хорошо согласуются с биологией данного вида. Довольно необычно то, что взрослые японские журавли долго не расстаются со своим птенцом и продолжают заботиться о нем до наступления нового сезона размножения (Archibald, 1976; Kamata, 1994). Таким образом, выросшим и научившимся летать птенцам японского журавля необходимо, во-первых, постоянно привлекать к себе внимание родителей, а во-вторых, приобрести яркие индивидуальные особенности, позволяющие взрослым журавлям легко узнавать своего птенца. Это важно, поскольку после оставления гнездовых территорий журавли собираются в миграционные и

зимовочные скопления, в которых резко возрастает риск спутать своего и чужого птенцов.

Эти задачи отчасти решаются с помощью описанных в нашем исследовании двух адаптаций, проявляющихся в первый год жизни птенца. Первая из них связана со способом развития вокального репертуара. На протяжении первых 7-10 месяцев жизни звуки птенцов практически не изменяются, тогда как их вес увеличивается более чем в 40 раз. И лишь в конце зимы или уже весной происходит резкая и кардинальная перестройка всех типов криков птенцов – ломка голоса, после которой звуки молодых журавлей практически не отличаются по своим характеристикам от звуков взрослых птиц. Длительное сохранение такой инфантильной черты как высокочастотные «птенцовые» звуки, по-видимому, имеет ключевое значение для получения птенцом продолжительной родительской заботы, и возможно, также служит для снижения внутривидовой агрессии в мигрирующих и зимующих стаях японских журавлей. Это подтверждают наши наблюдения о зависимости времени наступления ломки голоса от времени отделения птенца от родителей в неволе. У птенцов, которые дольше обычного оставались в вольерах с родителями, ломка голоса начиналась позднее – в 10 или даже в 11 месяцев.

Вторая адаптация – это резкое усиление индивидуально специфических особенностей в звуках птенцов, происходящее осенью, при переходе от территориального к стайному образу жизни. Яркие индивидуальные особенности осенних криков птенцов, проявляющиеся как в качественных (рисунок частотной модуляции), так и в количественных (частотно-временных) признаках, могут облегчать родителям опознавание своего птенца в миграционных скоплениях и на зимовках. Соответственно, после ломки голоса и перехода молодых птиц к самостоятельной жизни, когда отпадает потребность в опеке со стороны родителей и в индивидуальном распознавании птенцов родителями, индивидуальные особенности в звуках подросших птиц практически исчезают.

В целом, наши данные свидетельствуют о том, что именно необходимость длительной родительской заботы явилась тем эволюционным фактором, который повлиял на формирование описанного нами характера развития вокального репертуара у японского журавля в онтогенезе.

7.2 Индивидуальные и половые особенности в криках мономорфных видов птиц: два возможных способа демонстрации пола. Наше исследование показало, что индивидуальные признаки в криках выражены очень хорошо у всех трех изученных видов птиц и позволяют надежно идентифицировать конкретных особей и пары. Если принять степень проявления индивидуальных особенностей за точку отсчета, то окажется, что у белолицых свистящих уток признаки пола в криках выражены гораздо сильнее, чем признаки индивидуальности, тогда как у японских журавлей и краснозобых казарок – слабее. Однако у двух последних видов в вокальном репертуаре присутствуют сложные акустические демонстрации – дуэты, представляющие собой определенным образом чередующиеся последовательности криков партнеров пары. В дуэтах самцы и самки обоих видов исполняют

принципиально различные вокальные партии, которые надежно маркируют их пол. Так, у японского журавля на каждый крик самца приходится от 1 до 4 криков самки, кроме того, один из этих криков самки всегда накладывается на вторую половину каждого крика самца. У краснозобой казарки на каждый крик самца обычно приходится два крика самки и крики партнеров значительно различаются по основной частоте (Володин, 1990б). Таким образом, в парах японских журавлей и краснозобых казарок пол партнера может быть легко определен по его партии в дуэте. У белолицей свистящей утки в вокальном репертуаре отсутствуют дуэты (Johnsgard, 1971; Clark, 1978), но самцы и самки этого вида надежно различаются по частотным характеристикам громких свистовых криков.

Половые различия в частотно-временных характеристиках криков были также обнаружены у некоторых других мономорфных видов птиц, не имеющих в вокальном репертуаре дуэтов (Brooke, 1988; Taoka et al., 1989а,б; Taoka, Okumura, 1990; Bourgeois et al., 2007). Также, ранее было показано, что половые различия в вокализациях могут проявляться и на ином уровне, а именно, на уровне вокального репертуара. В этом случае в вокальном репертуаре самцов могут присутствовать крики, не характерные для самок и наоборот, как, например, у обыкновенного перепела (Guyomarc'h et al., 1998). Принципиальные отличия дуэтных партий самцов и самок японских журавлей и краснозобых казарок также можно поставить в этот ряд. Подобные различия в дуэтных партиях самцов и самок сообщались и для других мономорфных видов, к примеру, для мадагаскарского петушка *Monias benshi* (Seddon, 2002) и для белогорлого лесного перепела *Odontophorus leucolaemus* (Hale, 2006). Интересно, что у близкого японскому журавлю вида – стерха *Grus leucogeranus* – половые различия в частотно-временных характеристиках криков выражены хорошо (большинство типов криков у самок существенно выше по частоте, чем у самцов). Однако в дуэтах этого вида партии самца и самки практически не различаются – крики самца и самки в дуэте стерхов чередуются так, что на один крик самца приходится один крик самки (Брагина, Беме, 2007).

Таким образом, отсутствие различий в размерах и окраске оперения самцов и самок у мономорфных видов птиц может компенсироваться усилением полового диморфизма в вокализациях. Вокальный половой диморфизм может проявляться как на уровне дуэтных партий самца и самки, как у японских журавлей и краснозобых казарок, так и на уровне отдельных звуков, частотные диапазоны которых не перекрываются, как у белолицых свистящих уток.

7.3 Прикладные аспекты изучения внутривидовой изменчивости звуков.

7.3.1 Акустический мониторинг особей и территориальных пар в природе. Учеты и мониторинг редких видов в природе является одной из важных задач природоохранной биологии. В последнее время для этих целей все чаще используют акустический мониторинг, который особенно актуален для долгоживущих территориальных видов, таких как совы (к примеру, Galeotti, Sacchi, 2001; Lengagne, 2001; Delport et al., 2002; Tripp, Otter, 2006), выпи

(Gilbert et al., 2002; Puglisi, Adamo, 2004), гагары (Walcott et al., 2006), а также журавли (Wessling, 2003).

Мониторинг особей по индивидуальным особенностям голоса имеет преимущества по сравнению с использованием ножных колец, ошейников или радиопередатчиков, поскольку исключает необходимость отлова для мечения. Кроме того, ошейники или другие метки могут сами по себе снижать выживаемость (Menu et al., 2000; Schmutz, Morse, 2000), что неприемлемо для редких видов. Для видов птиц, живущих в густой растительности (таких как пастушковые или выпи) или ведущих ночной образ жизни (например, для сов) акустический мониторинг может быть единственно возможным методом слежения. Однако успех подобного подхода зависит от существования в криках ярких и устойчивых во времени индивидуальных характеристик (Lengagne, 2001; Terry et al., 2005).

Наше исследование показало потенциальную возможность применения дуэтов японских журавлей и двухударных криков краснозобых казарок для проведения акустического мониторинга пар и отдельных особей этих видов в природе. Крики этих видов удовлетворяют обоим условиям, необходимым для осуществления акустического мониторинга в природе, поскольку они показывают высокие межпарные и индивидуальные различия и сохраняют их на протяжении длительного времени.

7.3.2 Определение пола мономорфных видов птиц в природе и в неволе. Определение пола птиц без внешнего полового диморфизма очень важно при их содержании и разведении в зоопарках и питомниках, а также для оценки соотношения полов в природных популяциях. Акустический метод определения пола имеет определенные преимущества по сравнению с общепринятым сейчас генетическим методом (Ellegren, 1996; Griffiths et al., 1998; Griffiths, 2000) и методом клоакальной инспекции (Hanson, 1949; Purchase, 1978), поскольку не требует отлова и проведения травмоопасных манипуляций. Также акустический метод не дорог и не требует больших затрат времени (в отличие от генетического метода). При этом для некоторых видов птиц уже было показано, что точность акустического метода определения пола может быть такой же, что и генетического (т.е. 100%) и превышать точность ряда других методов (например, морфометрического или метода клоакальной инспекции). Так, для нескольких видов птиц уже была показана возможность надежного определения пола по голосу в природных популяциях (к примеру, James, Robertson, 1985; Brooke, 1988; Taoka et al., 1989; Bretagnolle, Thibault, 1995; Genevois, Bretagnolle, 1995; Ballintijn, ten Cate, 1997; Eda-Fujiwara et al., 2004; Bourgeois et al., 2007).

На основании наших данных, белолицую свистящую утку также с уверенностью можно поставить в этот ряд, поскольку различия в криках самцов и самок этого вида оказались настолько велики, что измерения лишь максимальной частоты их свистовых звуков достаточно для 100% надежного определения пола. Для белолицей свистящей утки определение пола по голосу представляется хорошей альтернативой определению пола генетическим методом или методом клоакальной инспекции. Для японского журавля и

краснозобой казарки пол можно определить лишь по характеру участия партнеров в дуэте, но не по одиночным крикам.

ВЫВОДЫ

1. Вокальный репертуар птенцов японского журавля представлен свистовыми и трелевыми звуками, частотные и временные параметры которых остаются постоянными до ломки голоса, наступающей в возрасте 7-10 месяцев. Сохранение высокой птенцовой частоты криков, по-видимому, важно для поддержания продолжительной родительской заботы.

2. Индивидуальные особенности свистовых звуков птенцов японских журавлей усиливаются при переходе от территориального к стайному образу жизни, когда вероятность перепутать своего и чужого птенцов в скоплениях резко возрастает. После распада связи с родителями и ломки голоса индивидуальные особенности в звуках ослабевают.

3. В двухударных криках краснозобой казарки и свистовых криках белолицей свистящей утки обнаружены яркие индивидуальные различия, а в дуэтах японского журавля – межпарные различия.

4. У изученных видов обнаружено два типа полового диморфизма в звуках: в то время как у белолицей свистящей утки различия между полами проявляются на уровне отдельных звуков, частотные диапазоны которых не перекрываются; у японского журавля и краснозобой казарки половые различия выражены на уровне дуэтных партий самца и самки.

5. Дуэты японских журавлей материковой и островной популяций различаются только по частотно-временным параметрам, но не различаются по структуре слогов. Обнаруженные различия недостаточны для выделения этих двух популяций в ранг подвидов.

6. Межпарные различия в дуэтах японских журавлей и индивидуальные особенности в двухударных криках некоторых особей краснозобых казарок сохраняются устойчивыми на протяжении по меньшей мере 5 лет. Это дает основу для долговременного акустического мониторинга этих редких видов в природе.

Благодарности. Я искренне признательна моему научному руководителю И.А. Володину, а также Е.В. Володиной за всестороннюю помощь, руководство и заботу которые они уделяли мне на протяжении всего времени выполнения этой работы. Я также глубоко благодарна всем людям, оказавшим помощь и содействие при сборе материала и в первую очередь – всем сотрудникам Питомника редких видов журавлей Окского заповедника, в особенности Т.А. Кашенцевой, К. и Т. Постельных и Э. Антонюк. Также я очень признательна сотрудникам Станции реинтродукции редких видов птиц и научного отдела Хинганского заповедника, в особенности Р.С. и В.А. Андроновым, Е.Ю. Гавриковой, С. Кузнецовой и М. Парилкову; сотрудникам Муравьевского парка устойчивого природопользования, в особенности С.М. Смиренскому и М. Колодиной. Также я хочу сказать спасибо сотрудникам Московского, Ивановского, Краснодарского, Новосибирского, Анапского, Берлинского Зоопарков, в особенности О.И. Роздиной, Н.И. Скуратову, М. Козлову, Н. Белугиной и М. Кайзеру. Также я хочу выразить особую признательность Б. Весслингу за предоставление

материала, вошедшего в данную работу. Я благодарна Б.Д. Васильеву за чтение рукописи и ценные комментарии. Я искренне признательна Е. Брагиной за моральную и техническую помощь на всех этапах работы. Хочу также поблагодарить всех сотрудников лабораторий поведения и орнитологии кафедры зоологии позвоночных биологического факультета МГУ и научного отдела Московского Зоопарка за плодотворное обсуждение материалов диссертации.

Публикации по теме диссертации

Статьи в научных журналах:

1. **Кленова А.В.**, Володин И.А., Володина Е.В., Кашенцева Т.А., 2008. Соотношение индивидуальных, половых и родственных различий в свистовых звуках птенцов японского журавля (*Grus japonensis*) в онтогенезе // Зоологический Журнал, вып. 87(4), с.458-465.
2. **Klenova A.V.**, Volodin I.A., Volodina E.V., 2008. The duet structure provides information about pair identity in the red-crowned crane (*Grus japonensis*) // Journal of Ethology, DOI 10.1007/s10164-007-0063-y.
3. **Klenova A.V.**, Volodin I.A., Volodina E.V., 2007. The vocal development in the red-crowned crane (*Grus japonensis*) // Ornithological Science, Vol. 6, p. 107-119.
4. Volodin I.A., **Klenova A.V.**, Volodina E.V., 2007. Modelling bioacoustical monitoring through years with captive population of the red-breasted goose // Казарка, Бюллетень Рабочей группы по гусеобразным северной Евразии, вып. 11, с. 22-46.
5. Володин И.А., Володина Е.В., **Кленова А.В.**, 2007. Ломка голоса бывает не только у людей // Природа, вып.2, с. 23-29.
6. Володина Е.В., Володин И.А., **Кленова А.В.**, 2005. Определение пола птиц по голосам: опыты работы с белолицей уткой // Мир птиц, Информационный бюллетень Союза Охраны Птиц России, вып. 1(31), с.21-23.
7. **Кленова А.В.**, Володин И.А., Володина Е.В., Кашенцева Т.А., 2005. Половые различия в свистовых криках при дискомфорте у птенцов японского журавля // Орнитология, вып. 32, с. 105-111.
8. Volodin I.A., Volodina E.V., **Klenova A.V.**, Filatova O.A., 2005. Individual and Sexual Differences in Calls of the Monomorphic White-faced Whistling Duck *Dendrocygna viduata* // Acta Ornithologica, Vol. 40, No. 1, p.43-52.
9. Володин И.А., Володина Е.В., **Кленова А.В.**, 2004. Сравнение методов визуальной классификации и дискриминантного анализа в применении к крикам белолицых свистящих уток (*Dendrocygna viduata*) // Казарка, Бюллетень Рабочей группы по гусеобразным северной Евразии, вып. 10, с.107-118.
10. **Кленова А.В.**, Володин И.А., Володина Е.В., Холодова М.В., Нестеренко О.Н., 2004. Индивидуальные и половые различия в криках птенцов японского журавля (*Grus japonensis*) // Научные исследования в зоологических парках, вып. 17, с. 103-118.
11. 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.
12. Володин И.А., Володина Е.В., **Кленова А.В.**, 2003. Безошибочное определение пола по громким свистовым крикам у мономорфных белолицых свистящих уток *Dendrocygna viduata* // Научные исследования в зоологический парках, вып. 16, с. 90-100.
13. Volodin I.A., Volodina E.V., **Klenova A.V.**, 2003. Non-invasive sex recognition in the white-faced whistling duck // International Zoo News, Vol. 50/3, No. 324, p. 160-167.

Тезисы конференций:

1. Volodin I.A., **Klenova A.V.**, Volodina E.V., 2007. The sustainable pair specificity in duet structures of the red-crowned crane *Grus japonensis* promotes the vocal-based monitoring of nesting pairs through the years / Thesis of the VI International Zoo and Wildlife Research Conference on Behaviour, Physiology and Genetics, Berlin, Germany, p.241.
2. **Кленова А.В.**, 2007. Межпарные различия и их устойчивость от года к году в дуэтах японского журавля / Материалы IV Всероссийской конференции по поведению животных, Москва, с. 181-182.
3. **Klenova A.V.**, Volodin I.A., Volodina E.V., 2007. The long-term stability of pair-specific duet structures in the red-crowned crane *Grus japonensis* can be used for the vocal-based monitoring of territorial pairs through the years / Thesis of the XXI International Bio-Acoustic Council, Pavia, Italy, p. 82.
4. **Кленова А.В.**, Володин И.А., Володина Е.В., 2005. Разработка метода акустического мониторинга гусеобразных в природе на примере краснозобой казарки (*Branta ruficollis*) / Тезисы докладов Третьего международного симпозиума «Гусеобразные птицы Северной Евразии», Санкт-Петербург, с. 144-145.
5. Volodin I.A., Volodina E.V., **Klenova A.V.**, 2004. Stability of calls in the red-breasted geese (*Branta ruficollis*): pilot tests in captivity for future vocal monitoring in the field / Advances in Ethology. Supplements to the 5-th International Symposium on Physiology, Behaviour and Conservation of Wildlife, Berlin, Germany, p. 153.
6. Volodin I.A., Volodina E.V., **Klenova A.V.**, Khudjakova T., Matrosova V., Filatova O., 2004. Bioacoustical sexing and individual identification provide alternatives to capture both in zoos and in wild / Advances in Ethology. Supplements to the 5-th International Symposium on Physiology, Behaviour and Conservation of Wildlife, Berlin, Germany, p. 90.
7. **Klenova A.V.**, Volodin I.A., Volodina E.V., 2004. Juvenile calls as indicators of sex and individuality in the Red-crowned crane (*Grus japonensis*) / Advances in Ethology. Supplements to the 5-th International Symposium on Physiology, Behaviour and Conservation of Wildlife, Berlin, Germany, p. 59.
8. **Кленова А.В.**, 2004. Развитие индивидуальных и половых различий в звуках птенцов японского журавля / Тезисы докладов 11-ой Международной Конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов-2004», Москва, с. 62.
9. Володин И.А., Володина Е.В., **Кленова А.В.**, 2005. Звук вместо отлова – определение пола и индивидуальности птиц по их крикам / Тезисы научно-практической конференции “Зоокультура и биологические ресурсы”, Москва, с. 161-164.
10. **Klenova A.V.**, Volodin I.A., Volodina E.V., 2002. Non-invasive vocal sex determination in white-faced whistling duck (*Dendrocygna viduata*), a species without any visible sexual dimorphism / Advances in Ethology. Supplements to the 4-th International Symposium on Physiology and Behaviour of Wild and Zoo Animals, Berlin, Germany, p. 42.
11. **Klenova A.V.**, Volodin I.A., Volodina E.V., 2002. Concealing and advertising of sex in whistling ducks: cue role of vocalizations / First European Conference on Behavior Biology, Muenster, Germany, p. 57.