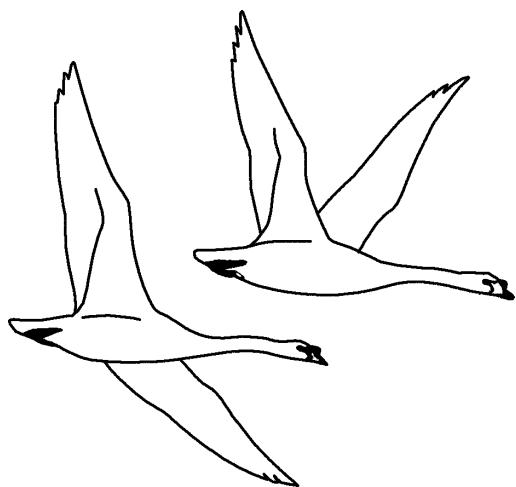


МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ИМЕНИ М. В. ЛОМОНОСОВА

Биологический факультет
Научно-исследовательский Зоологический музей
Звенигородская биологическая станция им. С. Н. Скадовского



ОРНИТОЛОГИЯ
ORNITHOLOGIA

ВЫПУСК / VOLUME
32

Издательство Московского университета

МОСКВА 2005

УДК 598.2

ББК 28.693.36

О68-Орнитология, Вып. 32, М.: Изд-во МГУ, 2005, 189 с.: ил.

O68-Ornithologia, Vol. 32, Published by Moscow State University, Moscow, 2005, 189 p.: il.

ISSN-0474-7313

Главный редактор
В.М. Гаврилов

Зам. главного редактора
М.В. Калякин

Редакционная коллегия:
Л.И. Барсова, С.А. Букреев, С.В. Волков, Т.Б. Голубева, Т.И. Ильина,
В.В. Морозов, Н.Д. Поярков, П.С. Томкович

Редакционный совет:
В.М. Галушин, В.А. Зубакин, Г.Н. Симкин, С.М. Смиренский

Издание основано в 1958 году профессором Московского университета
В.Ф. Ларионовым

Editor-in-Chief
V.M. Gavrilov

Deputy Editor
M.V. Kalyakin

Editorial group:
L.I. Barsova, S.A. Bukreev, T.B. Golubeva, T.A. Ilyina, V.V. Morozov, N.D. Poyarkov,
P.S. Tomkovich, S.V. Volkov

Editorial board:
V.M. Galushin, G.N. Simkin, S.M. Smirensky, V.A. Zubakin

Founded 1958 by Professor V.F. Larionov

Адреса: 119992, Москва, Ленинские Горы, Биологический факультет МГУ, кафедра зоологии позвоночных, **В.М. Гаврилову**

или 125009, Москва, ул. Большая Никитская, 6, Зоомузей МГУ, **М.В. Калякину**

e-mails: vmgavrilov@mail.ru
kalyakin@zmmu.msu.ru

Address: **V.M. Gavrilov**, Department of Vertebrate Zoology, Biological Faculty, Moscow State University, Leninskie Gory, Moscow, 119992, Russia

or **M.V. Kalyakin**, Zoological Museum of Moscow State University, Bolshaya Nikitskaya Str., 6, Moscow, 125009, Russia

СТРУКТУРА И ВСТРЕЧАЕМОСТЬ БИФОНИЧЕСКИХ КРИКОВ У ПТЕНЦОВ СТЕРХА

Т. А. Касирова¹, И. А. Володин^{1,2}, Е. В. Володина²,
Т. А. Кашенцева³, И. Р. Бёме¹

¹ Кафедра зоологии позвоночных, Биологический факультет МГУ, Ленинские горы, Москва, 119992, Россия; e-mail: volodinsvoc@mail.ru

² Отдел научных исследований Московского зоопарка, Б. Грузинская ул., д. 1, Москва, 123242, Россия

³ Питомник редких видов журавлей Окского государственного биосферного заповедника, пос. Брыкин Бор, п/о Лакаш, Спасский р-н, Рязанская обл., 391072, Россия

Птенцы **стерха** (*Grus leucogeranus*), как и птенцы других видов журавлей, в течение длительного времени зависят от родителей, которые предоставляют им пищу и защиту от хищников (Флинт, 1987). Взрослые журавли продолжают кормить птенцов ещё длительное время после того как они становятся способными сами добывать себе пищу, и заботятся о птенцах до достижения ими возраста 9–10 месяцев, т. е. до начала весенней миграции с мест зимовки и нового цикла размножения родительской пары (Kamata, 1994).

Поскольку птенцы журавлей сильно зависят от родительской заботы, они стремятся постоянно привлекать к себе внимание родителей. Одним из способов привлечь внимание может быть подача звуковых сигналов. Птенцы начинают издавать звуки ещё в яйце, за несколько часов до вылупления, и после выхода из яйца кричат практически не переставая. Крики птенцов журавлей могут быть разделены на два структурных класса: свисты, издающиеся в ситуации дискомфорта или голода; и трели, издавание которых приурочено к комфортным ситуациям (Archibald, 1976; Nesbitt, Bradley, 1996; Брагина, 2004; Клёнова и др., 2004). Частота издавания криков может быть очень высокой, к примеру, 4–5-недельные птенцы **японского журавля** (*Grus japonensis*) кричат в течение 80% времени (Horwich, 1987). При том, что вокальная активность может быть дорогостоящей с точки зрения энергетических затрат, а кри-

ки могут привлекать хищников, логично предположить, что вокализация птенцов чрезвычайно важна для поддержания связи со взрослыми птицами, а возможно — и для управления их поведением. Поскольку видовые крики однотипной структуры при постоянном издавании вызывают быстрое угасание реакции на них у взрослых журавлей (Fitch, Kelly, 2000), у птенцов журавлей мог развиться механизм, поддерживающий изменчивость структуры криков на очень высоком уровне, что обеспечивает постоянное привлечение внимания родителей. Такая функция высокой вокальной изменчивости обсуждалась для взаимодействий между родителями и детёнышами у зелёных мартышек (*Cercopithecus aethiops*) (Hauser, 1993; Fitch et al., 2002) и у домашних собак (*Canis familiaris*) с их хозяевами (Volodina et al., 2005).

Поэтому очень интересен такой фактор повышения структурной изменчивости криков, как одновременное присутствие в вокализациях двух частот. У журавлей, как и у многих других видов птиц, сиринкс (или нижняя гортань) парный, трахеобронхиального типа, с симметричной правой и левой половинами (Тереза, 1930; Ruppell, 1933; Gaunt et al., 1987), возможно поэтому их крики могут содержать две основные частоты, т.е. являться бифоническими. Бифонация — один из нелинейных вокальных феноменов, структура и функциональное значение которых в звуках млекопитающих и птиц в последнее время привлекают по-

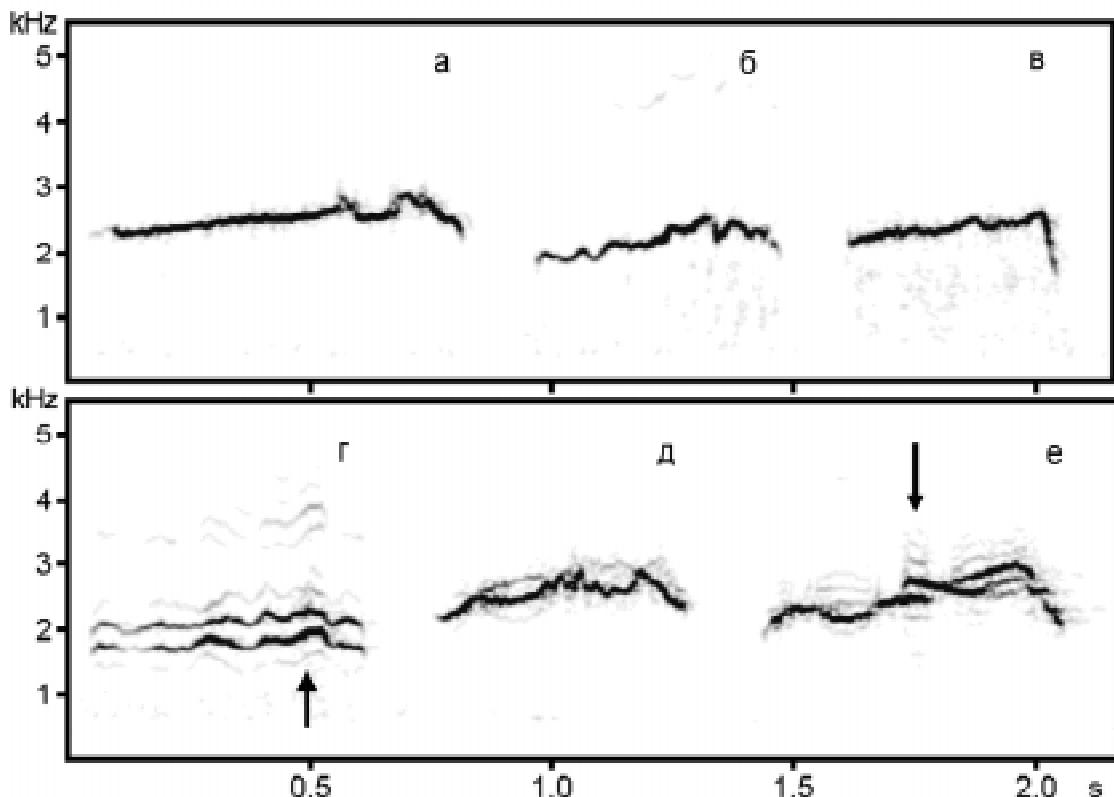


Рис. 1

Спектрограммы свистовых криков птенцов стерха: а — самка 1, возраст 50 дней; б — самец 2, возраст 18 дней; в — самка 3, возраст 18 дней; г — самец 4, возраст 26 дней; д — самка 5, возраст 26 дней; е — самка 6, возраст 66 дней. Верхний ряд криков имеет в спектре только одну основную частоту, нижний ряд — две основных частоты. Стрелка вверх отмечает участок звука, с которого рассчитан усреднённый энергетический спектр, приведённый на рис. 2. Стрелка вниз отмечает участок звука, с которого построена осциллограмма биений, приведённая на рис. 3.

Fig. 1

The spectrograms of piping calls of the Siberian Crane chicks: a — female 1, age 50 days; б — male 2, age 18 days; в — female 3, age 18 days; г — male 4, age 26 days; д — female 5, age 26 days; е — female 6, age 66 days. Calls from the upper row bear a single fundamental in their spectra, calls from the lower row — two fundamentals. The up arrow points to a call part whose mean power spectrum is presented on fig. 2. The down arrow points to a call part whose waveform illustrating the beating is presented on fig. 3.

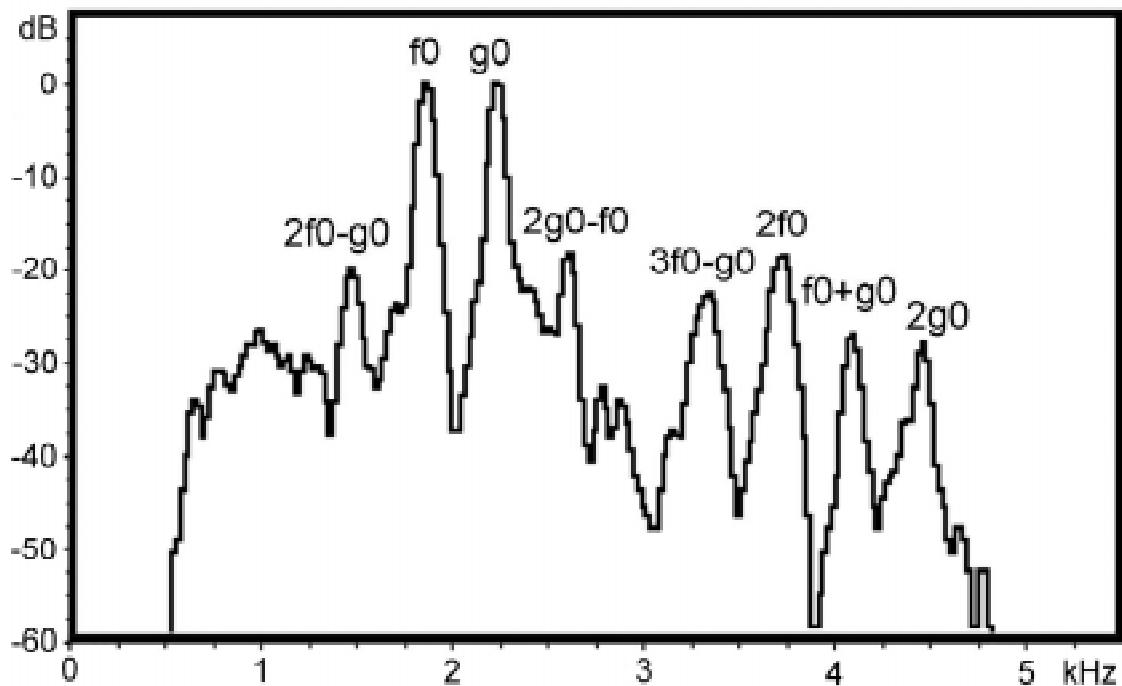
вышенное внимание исследователей (Fee et al., 1998; Wilden et al., 1998; Lavenex, 1999; Aubin et al., 2000; Fitch et al., 2002; Володин и др., 2005). У журавлей этот феномен до настоящего времени описан не был. Одна спектрограмма бифонического крика **серого журавля** (*Grus grus*) приведена в исследовании А. Гебауэра и М. Кайзера (Gebauer, Kaiser, 1998), однако особенности его структуры авторами не обсуждались. Целью нашего исследования было описание структуры и оценка встречаемости бифонаций в свистовых криках птенцов стерха на ранних стадиях роста птенцов.

Материал и методы

Крики 6 птенцов стерха (четырёх самок и двух самцов) были записаны с 18.05 по 31.07.2001 г. в Питомнике редких видов жу-

равлей Окского государственного биосферного заповедника, расположенного в 300 км к юго-востоку от Москвы в Мещёрской низменности. Все птенцы были воспитаны «изолированным методом», при котором выращиваемые по одиночке птенцы контактируют только с людьми, одетыми в специальные костюмы, имитирующие внешний облик взрослого стерха (Кашенцева, Роздина, 2002).

Запись криков каждого птенца проводили с интервалом в 8 дней (в возрасте 10, 18, 26, 34, 42, 50, 58, 66 и 74 дней) в ситуации, когда человек брал птенца в руки. Как правило, для птенцов эта ситуация является дискомфортной и сопровождается издаванием свистовых криков. Однако ситуация взятия в руки не является для птенцов необычной, поскольку составляет часть рутинных процедур по уходу (при взвешива-

**Рис. 2**

Усреднённый энергетический спектр 10 мс временного промежутка (от 0.49 до 0.50 с) бифонического крика с рис. 1г. f_0 — первая основная частота звука; g_0 — вторая основная частота звука; $2f_0$ и $2g_0$ — первые гармоники этих частот; f_0+g_0 , $2f_0-g_0$, $2g_0-f_0$ и $3f_0-g_0$ — комбинаторные частоты.

Fig. 2

The mean power spectrum of 10 ms call part (from 0.49 to 0.50 s) of the biphasic call from figure 1г. f_0 — first fundamental of the call; g_0 — second fundamental of the call; $2f_0$ and $2g_0$ — first harmonics of these fundamentals; f_0+g_0 , $2f_0-g_0$, $2g_0-f_0$ и $3f_0-g_0$ — combinatory frequency bands.

нии, обмерах, взятиях крови и т.п.). Для того чтобы меньше беспокоить птиц, однократно записывали не более 30 звуков. Расстояние от микрофона до птенца обычно не превышало метра. Для записи использовали диктофон Aiwa TP-VS470 и динамический микрофон ЛОМО-82А-5М.

Спектрографический анализ звуков был проведен с помощью программы Avisoft-SASLab Pro, v. 4.22 (© R. Specht). Звуки были оцифрованы с частотой дискретизации 11.025 кГц. Для построения спектрограмм использовали следующие параметры: окно Хэмминга; длина Быстрого Преобразования Фурье (FFT-length) 512 точек; перекрывание по частотной оси (frame) 25%; перекрывание по временной оси (overlap) 93.75%. При этом частотное разрешение составляло 21 Гц, а временное — 2.9 мс.

В анализ структуры звуков было включено по 15–20 криков от каждого из птенцов в каждом из девяти возрастов. Из-за отсутствия записей криков от некоторых особей для возраста 10 дней в анализ были включены звуки только от 3 птенцов, а для возраста 74 дня — от 4 птенцов. В тех случаях, когда от птенца было записано более 20 криков, выбор звуков для анализа производил-

ся случайным образом, если меньше 20, то в анализ включали все крики. Всего было проанализировано 968 звуков.

Результаты

Структурные особенности свистовых криков птенцов стерха

Все записанные крики птенцов были свистовыми, трелей среди них не встречалось. Свистовые крики были либо монофоническими, спектр которых состоял только из одной основной частоты f_0 с её гармониками (рис. 1 а-в), либо бифоническими (рис. 1 г-е), спектр которых содержал две близкие по величинам основные частоты f_0 и g_0 , каждая со своим набором гармоник. В бифонических звуках основные частоты могли быть одинаково хорошо выражены на всем протяжении звука (рис. 1г), либо одна из частот имела меньшую амплитуду или вообще появлялась только на отдельных участках крика (рис. 1 д, е).

Крики с двумя частотами в спектре были идентифицированы как бифонические, поскольку они несли характерный набор признаков: эти две частоты не были кратны друг другу (т. е. не являлись гармо-

Таблица 1
Table 1

*Измеренные величины и расчётные значения частот пиков энергетического спектра бифонического звука птенца стерха, представленного на рис. 2 (в Гц). Обозначения — как на рис. 2
Measured values and counted estimations of peaks from power spectrum of the Siberian Crane chick biphonic call, presented in Fig. 2 (Hz). Abbreviations as on fig. 2*

Величина пика Peak value	Энергетический пик / Power peak							
	f0	g0	2f0	2g0	f0+g0	2f0-g0	2g0-f0	3f0-g0
Измеренная Measured	1850	2210	3720	4450	4090	1460	2600	3330
Расчётная Counted			3700	4420	4060	1490	2570	3340

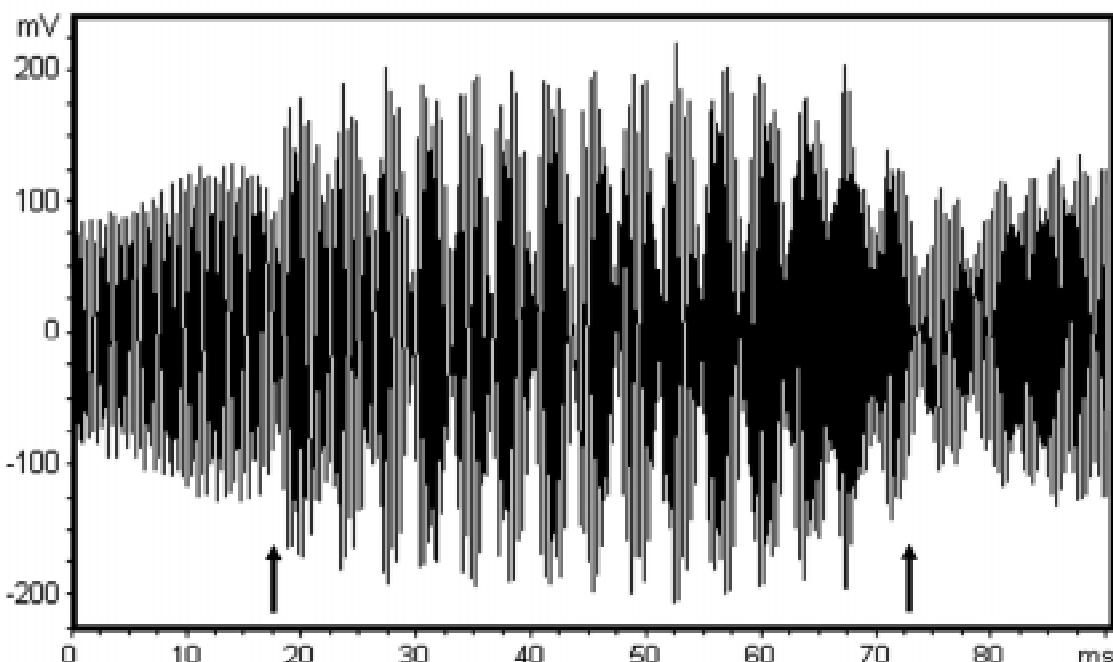


Рис. 3

Оциллограмма 90 мс временного промежутка (от 1.73 до 1.82 с) бифонического крика с рис. 1e. На участке, ограниченном стрелками, наблюдаются биения, возникающие в результате взаимодействия двух близких по величине частот бифонического звука.

Fig. 3

The waveform of 90 ms call part (from 1.73 to 1.82 s) of the biphonic call from fig. 1e. The arrows confine a part with beating, resulted from interaction of two closely spaced fundamentals of the biphonic call.

никами), имели независимый ход частотной модуляции, и в результате их взаимодействия в спектре возникали дополнительные частотные полосы — комбинаторные частоты (Wilden et al., 1998; Володин и др., 2005). На энергетическом спектре бифонического звука можно видеть энергетические пики, соответствующие двум основным частотам f_0 и g_0 этого крика, их гармоникам и комбинаторным частотам — дополнительным частотным полосам, являющимся линейными комбинациями двух основных частот (рис. 2). В табл. 1 приведены значения частот энергетических пиков, измеренные с реального энергетического

спектра на рис. 2, а также соответствующие им теоретические энергетические пики, рассчитанные на основе измеренных величин f_0 и g_0 как суммы и разности двух основных частот и их гармоник. Видно, что фактические значения энергетических пиков очень хорошо соответствуют расчётным для всех спектральных полос, поскольку разница между ними не превышает двухкратной величины частотного разрешения спектрального анализа.

У птенцов стерха две частоты в бифонических криках, как правило, имеют близкие значения. Взаимодействие таких близко расположенных частот может вы-

СТРУКТУРА И ВСТРЕЧАЕМОСТЬ БИФОНИЧЕСКИХ КРИКОВ У ПТЕНЦОВ СТЕРХА

Таблица 2
Table 2

Процентное соотношение бифонических и небифонических звуков у шести птенцов стерха в возрасте от 10 до 76 дней, n — число криков
Percentages of biphasic and non-biphasic calls in six Siberian Crane chicks, aged 10 to 76 days, n — number of calls

Звуки Calls	Самка 1 Female 1	Самец 2 Male 2	Самка 3 Female 3	Самец 4 Male 4	Самка 5 Female 5	Самка 6 Female 6	Все особи All chicks
Бифонические Biphonic	35 21.9%	83 55%	138 77.5%	159 100%	142 88.7%	120 75%	677 70%
Небифонические Non-biphonic	125 78.1%	68 45%	40 22.5%	0	18 11.3%	40 25%	291 30%
Всего / Total	160	151	178	159	160	160	968

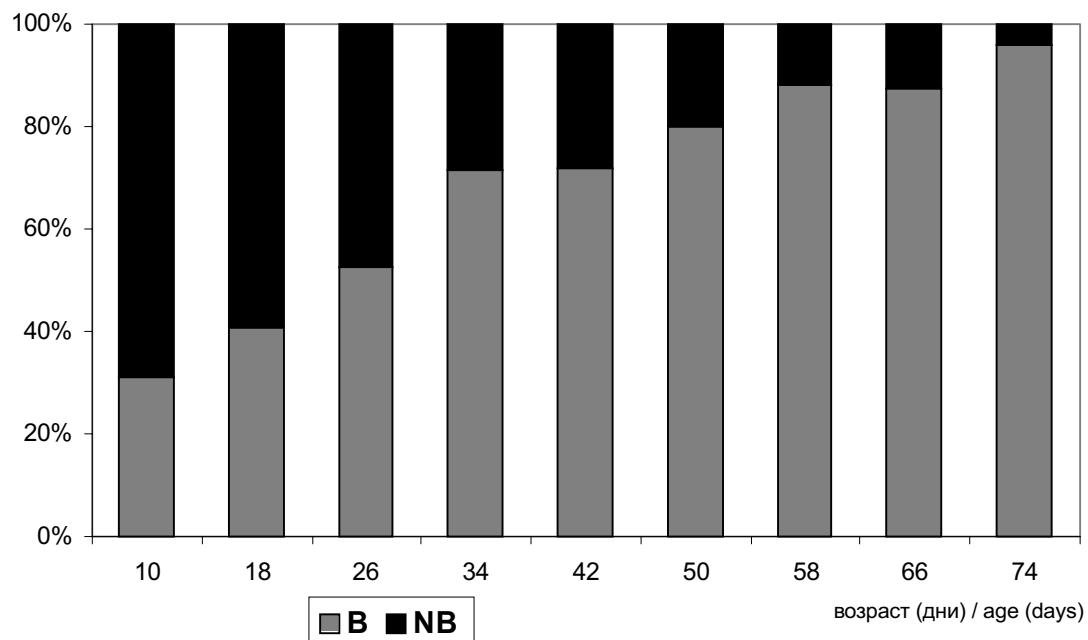


Рис. 4

Изменение процентного соотношения бифонических (B) и небифонических (NB) звуков с возрастом у птенцов стерха.

Fig. 4

Age shifting in percentages of biphasic (B) and non-biphasic (NB) calls in the Siberian Crane chicks.

зывать биения — низкочастотную амплитудную модуляцию звуковой волны. На осциллограмме 90 мс отрезка бифонического звука с рисунка 1е можно видеть, как в момент появления второй частоты в спектре возникает биение, которое прекращается, когда вторая частота исчезает (рис. 3).

Встречаемость звуков разной структуры

В табл. 2 приведены данные о встречаемости бифонических и небифонических криков у птенцов стерха суммарно за весь период исследования. Видно, что хотя и существуют большие индивидуальные различия в относительной встречаемости бифонических криков у разных птенцов, они тем не менее в значительном количестве (минимально от 21.9% и максимально до

100%) присутствуют у всех птенцов без исключения. Более того, в среднем доля бифонических криков более чем вдвое превышает долю небифонических, составляя 70% суммарно для всех птенцов.

Анализ встречаемости бифонических криков в зависимости от возраста птенцов стерха свидетельствует о постепенном увеличении их доли в общем количестве звуков по мере взросления (рис. 4). Доля бифонических криков возрастает с 31% в возрасте 10 дней до 96% в возрасте 74 дней.

Обсуждение

Наши данные свидетельствуют о том, что птенцы стерха очень часто используют

бифонические крики, и что с возрастом доля бифонических звуков прогрессивно возрастает. Здесь мы обсуждаем анатомическую основу для продукции бифонических звуков, возможную роль настроек вокального аппарата в издавании бифонаций, а также предположительное функциональное значение высокой встречаемости бифонаций в звуках птенцов стерха.

Орган звукопродукции у журавлей парный, трахео-бронхиального типа (Тереза, 1930; Ruppell, 1933). Парность сиринкса уже является достаточной анатомической основой для продукции бифонических звуков у птенцов стерха при условии асинхронной работы двух его половин. Однако, существуют и другие морфологические предпосылки продукции бифонических звуков у журавлей, поскольку каждая из половин сиринкса в свою очередь несёт два потенциальных вибратора — лабии и тимпанальные мембранны. Хотя тонкие механизмы продукции звука у журавлей ещё неизвестны, для других видов птиц были получены данные о том, что в звукопродукции могут участвовать либо лабии, либо тимпанальные мембранны, либо и те и другие структуры одновременно (Larsen, Goller, 1999; Fee, 2002). Таким образом, бифонические и небифонические сигналы у птенцов стерха могут производиться как одной половиной сиринкса, так и двумя. При этом точно определить, какой из механизмов в действительности имеет место, основываясь только на спектрограммах звуков, невозможно, и для этого требуются чрезвычайно сложные методы, сочетающие применение оперативной хирургии и контроль воздушного потока через различные части сиринкса (к примеру, Zollinger, Suthers, 2004). Однако для стерха эти методы неприемлемы из-за их потенциальной травматичности.

На основании анализа спектрограмм бифонических звуков птенцов стерха можно утверждать, что производится ли звук одной либо обеими половинами сиринкса, — вибраторы несомненно сцеплены друг с другом. Об этом свидетельствует присутствие в спектре комбинаторных частот, что было бы невозможно, если бы источники колебаний были совершенно независимыми (Володин и др., 2005). В остальном можно только предполагать, каким образом настройки вокального аппарата позволяют использовать имеющийся анатомический ресурс для производства бифонических и небифонических криков. Согласно

первой гипотезе, птенцы в раннем возрасте используют преимущественно одну сторону сиринкса (при этом лабии и тимпанальные мембранны вибрируют одинаково, либо задействована лишь одна из этих структур), лишь изредка вовлекая в этот процесс его вторую половину. Такие особенности звукопродукции объясняют наличие у них в возрасте 10 дней большого количества небифонических криков (70%) и сравнительно малого — бифонических (30%). Со временем птенцы начинают всё чаще вовлекать в процесс производства звуков вторую сторону сиринкса, не синхронизируя колебаний вибраторов из разных половин, что приводит к резкому возрастанию количества бифонических криков.

Вторая гипотеза предполагает, что птенцы изначально издают звуки, используя для этого обе половинки нижней гортани. При этом небифонические крики возникают в результате их синхронной работы, тогда как бифонические являются результатом их рассинхронизации. Согласно этой гипотезе, для маленьких птенцов синхронная работа двух сторон сиринкса представляет собой наиболее простой способ звукопродукции, поэтому они чаще издают небифонические сигналы. По мере взросления птенцы учатся управлять обеими половинками нижней гортани, настраивая их на разные частоты (что возможно благодаря их независимой иннервации правым и левым подъязычными нервами), и это приводит к увеличению процента бифонических звуков. Возможны и другие варианты, а именно, — синхронная и асинхронная работа вибраторов одной из половин сиринкса.

С функциональной точки зрения, большое количество бифонических звуков в вокализациях птенца можно объяснить с точки зрения гипотезы о конфликте интересов родителей и детей (Докинз, 1993). Птенец стерха долгое время остается с родителями, которые кормят его, защищают и обучают сложной тактике добывания пищи (Флинт, 1987). Он стремится monopolизировать внимание взрослых птиц, однако родители не готовы тратить на него всё свое время, поскольку должны добывать себе корм, охранять территорию, чистить оперение и т.д. В результате задача привлечения внимания родителей становится очень важной для птенца, и использование криков хорошо подходит для этой цели. Однако внимание родителей будет быстро угасать, если крики будут неиз-

менными по структуре. Как было показано для **американского журавля** (*Grus americana*), взрослые птицы легко привыкали к проигрыванию стереотипных видовых криков и переставали обращать на них внимание, однако тут же начинали реагировать на крики с измененной формантной структурой (Fitch, Kelly, 2000).

Бифонация может использоваться птенцами для достижения максимального структурного разнообразия в свистовых вокализациях. Прежде всего, звук с двумя основными частотами звучит совершенно иначе, чем звук с одной частотой. Кроме того, возникают дополнительные источники увеличения изменчивости, к примеру, частоты могут быть одинаковыми или различными по интенсивности, что часто наблюдается у стерха. Часто две различные частоты настолько близки друг к другу, что взаимодействие между ними вызывает биения — низкочастотные высокомощные колебания, звучащие на слух как громкое дребезжание (Вартанян, 1999; Lavenex, 1999). Две частоты могут сближаться только на одном или нескольких участках, поэтому биения могут возникать в различных местах звука, также способствуя увеличению структурной изменчивости вокализаций. Таким образом, бифонации способны обеспечивать постоянную и непредсказуемую изменчивость звуков для поддержания максимального уровня родительского внимания. Очевидно, что родительская забота ослабевает по мере взросления птенца, и птенец стремиться компенсировать это, разнообразя крики за счёт увеличения представленности в них бифонаций.

Увеличение пропорции бифонических криков по мере роста птенца хорошо согласуется также с повышенной способностью несущих биения бифонических звуков проникать на всё большие расстояния (Aubin et al., 2000). Подрастающий птенец отдаляется от родителей на всё большее расстояние, поэтому его крики также должны надежно распространяться на большую дистанцию. Исследование деградации звука в колониях **императорского пингвина** (*Aptenodytes forsteri*) показало, что биение, возникающее из-за бифонической структуры крика этого вида, значительно повышает его помехоустойчивость (Aubin et al., 2000). Интересно также отметить, что у птенцов стерха, в отличие от птенцов императорского пингвина, не возникает необходимости кодировать в звуках индивидуальную принадлежность. Поскольку родительская

пара стерхов строго территориальна и воспитывает, как правило, только одного птенца (Флинт, 1987), то его крики могут не нести четких индивидуальных признаков, и использование бифонации с целью достижения максимальной вокальной изменчивости не встречает никаких ограничений.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, грант 04–04–49276, и программы Университеты России, грант УР.07.02.566.

Литература

- Брагина Е.В. 2004. Преждевременная ломка голоса у птенцов стерха. — Орнитология, 31: 245–247.
- Вартанян И.В. 1999. Физиология сенсорных систем. СПб., 224 с.
- Володин И.А., Володина Е.В., Филатова О.А. 2005. Структурные особенности, встречааемость и функциональное значение нелинейных феноменов в звуках наземных млекопитающих. — Журнал общей биол., 66 (4): 346–362.
- Докинз Р. 1993. Эгоистичный ген. М., 318 с.
- Кашенцева Т.А., Роздина О.И. 2002. Этапы разведения журавлей в искусственных условиях. — Эколого-экономическая оценка технологии воспроизведения редких и исчезающих видов (на примере стерха). М.: 25–47.
- Клённова 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. М., 17: 103–118.
- Тереза С.И. 1930. Строение голосового аппарата птиц. — Тр. НИИ зоологии МГУ, 4 (1): 3–88.
- Флинт В.Е. 1987. Семейство журавлиные. — Птицы СССР, Курообразные, Журавлеобразные. Л.: 266–335.
- Archibald G.W. 1976. The unison call of cranes as a useful taxonomic tool. — Ph.D. thesis, Cornell University, Ithaca, 167 p.
- Aubin T., Jouventin P., Hildebrand C. 2000. Penguins use the two-voice system to recognise each other. — Proc. R. Soc. Lond. B, 267: 1081–1087.
- Fee M.S. 2002. Measurement of the linear and nonlinear mechanical properties of the oscine syrinx: Implications for function. — J. Comp. Physiol. A, 188 (11–12): 829–839.
- Fee M.S., Shraiman B., Pesaran B. 1998. The role of nonlinear dynamics of the syrinx in the vocalizations of a songbird. — Nature (Gr. Brit.), 395 (6697): 67–71.
- Fitch W.T., Kelly J.P. 2000. Perception of vocal tract resonances by whooping cranes *Grus americana*. — Ethology, 106: 559–574.
- Fitch W.T., Neubauer J., Herzel H. 2002. Calls out of chaos: the adaptive significance of nonlinear phenomena in mammalian vocal production. — Anim. Behav., 63 (3): 407–418.
- Gaunt A.S., Gaunt S.L.L., Prange H.D., Wasser J.S. 1987. The effects of tracheal coiling on the vocalizations of cranes (Aves; Gruidae). — J. Comp. Physiol. A, 161 (1): 43–58.

- Gebauer A., Kaiser M. 1998. Anmerkungen zur Lautenwicklung und zum Stimmbruch beim Grauen Kranich (*Grus grus*). — Brandenburgische Umwelt Berichte, 3: 25–33.
- Hauser M.D. 1993. Do vervet monkey infants cry wolf? — Animal Behav., 45: 1242–1244.
- Horwich R.H. 1987. Behavioral development in the Red-crowned Crane (*Grus japonensis*). — Zoo Biology, 6: 379–389.
- Kamata M. 1994. Family breakup of the Red-crowned Crane *Grus japonensis* at an artificial feeding site in eastern Hokkaido, Japan. — The Future of Cranes and Wetlands, Proceeding of the International Symposium, Tokio: 149–155.
- Larsen O.N., Goller F. 1999. Role of syringeal vibrations in bird vocalizations. — Proc. R. Soc. Lond. B, 266: 1609–1615.
- Lavenex P.B. 1999. Vocal production mechanisms in the budgerigar (*Melopsittacus undulatus*): the presence and implications of amplitude modulation. — J. Acoust. Soc. Am., 106 (1): 491–505.
- Nesbitt S.A., Bradley R.A. 1996. Vocalizations of sandhill cranes. — Proc. North Am. Crane Workshop, 7: 29–35.
- Ruppell V.W. 1933. Physiologie und Akustik der Vogelstimme. — J. Ornithol., 81: 433–542.
- Volodina E., Volodin I., Filatova O. 2005. Quantitative analysis of nonlinear phenomena in whines of the domestic dog (*Canis familiaris*). — XX Congress of International BioAcoustic Council, Book of Abstracts, Portoroz: 37.
- Wilden I., Herzl H., Peters G., Tembrock G. 1998. Subharmonics, biphonation, and deterministic chaos in mammal vocalization. — Bioacoustics, 9: 171–196.
- Zollinger S.A., Suthers R.A. 2004. Motor mechanisms of a vocal mimic: implication for birdsong production. — Proc. R. Soc. Lond. B, 271: 483–491.

THE STRUCTURE AND OCCURRENCE OF BIPHONIC CALLS IN CHICKS OF THE SIBERIAN CRANE (*GRUS LEUCOGERANUS*)

**T. A. Kasirova ¹, I. A. Volodin ^{1, 2}, E. V. Volodina ²,
T. A. Kashentseva ³, I. R. Beme ¹**

¹ Department of Vertebrate Zoology, Biological Faculty, Moscow State University, Moscow, 119992, Russia; e-mail: volodinsvoc@mail.ru

² Scientific Research Department, Moscow Zoo, Bol. Gruzinskaya Str., 1, Moscow, 123242, Russia

³ Oka Crane Breeding Center, Oka Biosphere State Nature Reserve, Brykin Bor, p/o Lakash, Spassk District, Ryasan Region, 391072, Russia

Summary

The Siberian Crane chicks need in parental care up to 9–10 months of age. Their loud and variable calls may serve as the way to attract parental attention and to support the parent-chick relationship. Here we study the structure and occurrence of biphonations — appearance of two independent fundamentals in piping calls, that may play a role of enhancing call variability and thereby preventing habituation of parents to chick calls. Calls in response to taking in hands were tape-recorded from 6 human-raised crane chicks aged 10 to 74 days, once each 8 days. Spectrographic analysis of 968 calls (15–20 per chick per each 8-days age period) showed, that biphonic calls occurred in all chicks, and their average percentages varied from 21.9% to 100% in different individuals. The average occurrence of biphonations showed increase with age, from 31% in the age of 10 days, to 96% in the age of 74 days. The structural peculiarities of biphonations in the Siberian Crane chicks and their effects (combinatory frequencies and beating) described in details. The data were discussed in relation with the following questions: (1) bi-part syrinx structure in cranes, (2) hypothesis concerning parent-chick conflict of interests (chicks tend to monopolize parental time, whereas the parents are not ready to devote them all their time), and (3) enhanced ability of biphonic calls with beating to propagate through environment. It was proposed that the way of living of Siberian Cranes promotes the high level of biphonations in their calls, because the crane families are territorial when raising their chicks and always guide only a single chick. Thus, they lack a problem of individual identification of a chick by calls and the calls may be as variable as possible to provide maximum efficiency for attraction attention to a chick caller.