

УДК 591.582+598.322

СООТНОШЕНИЕ ИНДИВИДУАЛЬНЫХ, ПОЛОВЫХ И РОДСТВЕННЫХ РАЗЛИЧИЙ В СВИСТОВЫХ ЗВУКАХ ПТЕНЦОВ ЯПОНСКОГО ЖУРАВЛЯ (*GRUS JAPONENSIS*) В ОНТОГЕНЕЗЕ

© 2008 г. А. В. Кленова¹, И. А. Володин^{1,2}, Е. В. Володина², Т. А. Кашенцева³

¹Биологический факультет Московского государственного университета, Москва 119992, Россия

²Московский зоопарк, Москва 123242, Россия

³Окский государственный биосферный заповедник, Питомник редких видов журавлей,

Рязанская обл. 391072, Россия

e-mail: klenova2002@mail.ru

Поступила в редакцию 15.03.2007 г.

Индивидуальные, половые и родственные различия в свистовых звуках 14 птенцов японского журавля были проанализированы для каждого из трех возрастных периодов на этапе онтогенеза от вылупления до 5.5 месяцев. В течение первых двух периодов птенцы ведут семейно-территориальный, а на третьем этапе – стайный образ жизни. Звуки были записаны в Питомнике редких видов журавлей Окского Государственного Биосферного Заповедника летом и осенью 2003–2006 гг. От каждой особи в каждом возрастном периоде было проанализировано от 19 до 30, всего 1230 звуков. Дискриминантный анализ, основанный на 8 параметрах свистовых криков птенцов, показал, что в каждый из периодов индивидуальные различия были достоверно выше половых и родственных различий. Индивидуальная специфичность свистовых криков особенно возрастала к 3.5–5.5 месячному возрасту, когда японские журавли в природе собираются в стаи и вероятность спутать своего птенца с чужими резко возрастает. Преимущественная выраженность индивидуальных признаков в звуках подростков у японского журавля может свидетельствовать об их значении для поддержания персонализированных связей между родителями и птенцом, что, по-видимому, обусловлено необходимостью длительной родительской заботы для выживания птенца. Становление половых и родственных различий в звуках, вероятно, происходит позднее, после ломки голоса и формирования низкочастотного голоса, характерного для взрослых журавлей.

Внутривидовая изменчивость звуков (наряду с движениями и запахами) составляет основу для индивидуального распознавания и поддержания персонализированных связей между животными (Owren, Rendall, 1997). Индивидуальные, половые и семейно-групповые особенности были обнаружены в звуках многих видов птиц и млекопитающих (обзоры: Falls, 1982; Terry et al., 2005). Во многих исследованиях была показана их роль в поддержании связей между родителями и детенышами (Jouventin, Roux, 1979; Lengagne et al., 2001; Charrier et al., 2002), партнерами брачных пар (Aubin, Jouventin, 2002) и родственниками (Monk, Koenig, 1997; Lemasson et al., 2003; Randall et al., 2005; Филатова, Шулежко, 2006).

Преобладание акустических ключей индивидуальности, пола или возраста в звуках особи может свидетельствовать об их важности для ее выживания на данном этапе жизни. Так, поскольку для взрослых птиц у видов без внешнего полового диморфизма половые различия в голосе могут выполнять роль идентификаторов пола, то можно ожидать, что они будут выражены сильнее индивидуальных (Volodin et al., 2005). В то же время, для птенцов индивидуальные признаки могут

быть важнее для выживания по сравнению с признаками пола (Кленова и др., 2004). Особый интерес представляет изучение соотношения разных форм вокальной изменчивости в онтогенезе, когда формы давления отбора на организм изменяются и соответственно должно изменяться звуковое поведение и, в частности, структура звуков особи.

Японский журавль (*Grus japonensis*) представляет собой удобный объект для такого исследования, поскольку, в отличие от воробьиных птиц и колибри, для журавлей неизвестно вокальное научение. В течение длительного периода вокального онтогенеза (Володин и др., 2007; Klenova et al., 2007) и птенец, и его вокальный аппарат претерпевают значительные морфологические изменения. В течение 5 мес птенец весом 150 г достигает веса 7–8 кг (Постельных, Кашенцева, 2005), приобретает способность к полету и меняет семейно-территориальный образ жизни на стайный, где в осенних предотлетных скоплениях и на зимовках его окружает множество других взрослых журавлей и подростков (Флинт, 1987). Все это время и до достижения возраста 8–9 мес родители заботятся о птенце (Kamata, 1994).

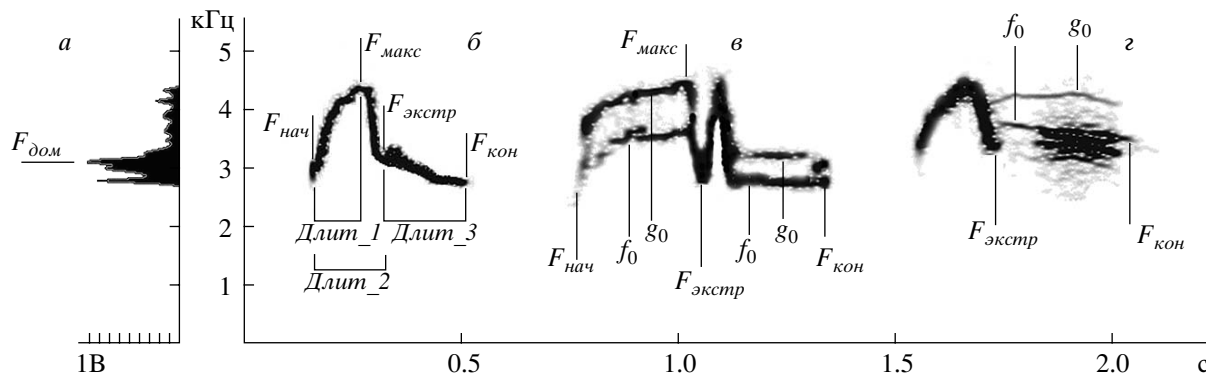


Рис. 1. Энергетический спектр (а) и спектрограммы свистовых звуков птенцов японского журавля в период 1 (б) и период 3 (в, з). Измеряемые параметры звуков: $F_{нач}$ – начальная основная частота, $F_{макс}$ – максимальная основная частота, $F_{экстр}$ – основная частота в точке экстремума, $F_{кон}$ – конечная основная частота, $F_{дом}$ – доминантная частота, $Длит_1$ – длительность от начала звука до точки максимума основной частоты, $Длит_2$ – длительность от начала звука до точки экстремума основной частоты и $Длит_3$ – длительность от точки экстремума основной частоты до конца звука. На спектрограммах бифонических звуков показаны нижняя (f_0) и верхняя (g_0) основные частоты.

Вокальная активность очень важна для птенца: криками он выпрашивает корм (Archibald, 1976; Кленова и др., 2004), сигнализирует о дискомфорте (Archibald, 1976; Кленова и др., 2005) и поддерживает в тоне внимание родителей (Касирова и др., 2005). Птенцы японского журавля издают звуки трех структурных классов: трели и два типа свистов, различающихся по форме частотной модуляции (Кленова и др., 2004, 2005). На протяжении 8 мес жизни звуки птенцов остаются высокочастотными (Володин и др., 2007; Klenova et al., 2007) по сравнению с низкочастотными звуками взрослых журавлей (Archibald, 1976). Ранее мы обнаружили индивидуальные и половые различия в свистовых звуках пуховых птенцов в возрасте до 40 дней (Кленова и др., 2004, 2005). Цель данной работы – оценка соотношения индивидуальных, половых и родственных различий в свистовых звуках птенцов японского журавля в течение длительного периода онтогенеза, включающего переход от семейно-территориального к стайному образу жизни.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектами исследования были 14 птенцов японского журавля (6 самцов и 8 самок), содержащихся в Питомнике редких видов журавлей Окского Государственного Биосферного Заповедника. Все птенцы были потомками четырех пар японских журавлей: один самец и две самки происходили от пары 1 (птенцы пары 1); два самца и две самки – от пары 2 (птенцы пары 2); один самец и одна самка – от пары 3 (птенцы пары 3); два самца и три самки – от пары 4 (птенцы пары 4). Восемь птенцов были выращены собственными или приемными родителями того же вида, шесть – воспитаны людьми (о методах выращивания см. Кашенцева, Роздина, 2002; Постельных, 2005).

В возрасте 3–4 мес птенцов отделяли от взрослых журавлей и содержали группами по 3–8 особей.

Пол птенцов был определен методом ПЦР-амплификации ДНК (Griffiths et al., 1998) независимо в двух лабораториях, которые подтвердили результаты друг друга. Родственниками мы считали птенцов, происходящих генетически от одной и той же пары родителей, т.е. биологически являющихся их детьми.

Звуки были записаны летом и осенью 2003, 2004 и 2006 гг. в трех возрастных периодах для каждого птенца: 4–13-й день жизни (период 1), 34–65-й день жизни (период 2) и 105–163-й день жизни (период 3). Периоды 1 и 2 соответствовали времени, когда дикие японские журавли ведут семейно-территориальный образ жизни, а период 3 – времени формирования предотлетных скоплений и перехода к жизни в стаях. Звуки записывали утром или вечером, во время наибольшей активности журавлей; каждая запись (от 1 до 3 на период) продолжалась 45–60 мин. Расстояние до птиц варьировало от 1.5 до 3 м для птенцов, выращиваемых людьми, и от 2 до 15 м для птенцов, выращиваемых конспецификами. Для записи использовали профессиональный кассетный магнитофон Marantz PMD-222 и конденсаторный направленный микрофон Sennheizer K6-ME67.

Для оценки индивидуальных, половых и родственных различий были отобраны 1230 свистовых звуков типа 2 (Кленова и др., 2004), по 19–30 звуков в каждый период от каждого птенца, всего 400–420 звуков на период (рис. 1). Оцифровка звуков (с частотой дискретизации 22.05 кГц) и спектрографический анализ были проведены с помощью программы Avisoft SASLab Pro v. 4.2 (© R. Specht), затем частота дискретизации была снижена до 11.025 кГц. Для построения спектрограмм использовали окно Хэмминга; длину быстрого пре-

образования Фурье (БПФ) 512 точек; перекрывание по частотной оси 50%; и перекрывание по временной оси 96.87%. Соответственно, ширина частотного фильтра составила 56 Гц, разрешение по времени 1.45 мс и по частоте 21 Гц.

На спектрограммах звуков (рис. 1) измеряли $F_{нач}$ – начальную основную частоту, $F_{макс}$ – максимальную основную частоту, $F_{экстр}$ – основную частоту в точке экстремума, $F_{кон}$ – конечную основную частоту, $Длит_1$ – длительность от начала звука до точки максимума основной частоты, $Длит_2$ – длительность от начала звука до точки экстремума основной частоты, и $Длит_3$ – длительность от точки экстремума основной частоты до конца звука. На энергетических спектрах звуков измеряли доминантную частоту $F_{дом}$ (рис. 1).

Статистический анализ проведен с использованием пакета STATISTICA 6.0. Все средние величины приведены как $\bar{x} \pm SD$. Распределение значений всех параметров звуков у каждого из птенцов не отличались от нормального (тест Колмогорова-Смирнова), что позволило использовать параметрические тесты. Для оценки индивидуальных, половых и родственных различий была использована стандартная процедура дискриминантного анализа; вклад каждого параметра в классификацию оценивали с помощью пошаговой процедуры дискриминантного анализа. Чтобы результаты оценки индивидуальных, половых и родственных различий были сравнимыми, в каждый период во всех анализах использовали одну и ту же выборку звуков с включением значений всех восьми измеренных параметров. Корректность классификации сравнивали с помощью четырехпольного теста χ^2 (во всех случаях $df = 1$).

Для расчета величины случайной классификации использовали рандомизацию (Solow, 1990), проводя ее с помощью макроса к статистическому пакету STATISTICA. Рандомизация предполагает, что любой звук с равной вероятностью может быть приписан любой особи. Для каждого возрастного периода мы провели по 500 процедур перемешивания данных для оценки случайной классификации к особи, полу и родственной группе. При расчете случайной классификации звуков к особи 400–420 звуков 500 раз случайно распределяли между 14 рандомизационными группами, по числу птенцов, каждый раз с проведением стандартной процедуры дискриминантного анализа. Затем мы сравнивали полученные в ходе дискриминантного анализа значения классификации звуков к особи с распределением, построенным по результатам 500 процедур случайной классификации звуков между 14 рандомизационными группами. Если наблюдаемая корректность классификации звуков была выше тех, что имели 95% величин распределения, построенного на ос-

новании этих 500 процедур, то принимали, что она отличалась от случайного с вероятностью $p < 0.05$; если выше тех, что имели 99% величин этого распределения, – то принимали, что она отличалась с вероятностью $p < 0.01$ (Solow, 1990). Рандомизацию для половых и родственных различий проводили аналогично, но соответственно для 2 (по числу полов) или 4 (по числу родственных групп) рандомизационных групп.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Индивидуальные различия. Корректность классификации звуков к особи была высокой во всех трех периодах (от 89.8 до 96.2%, табл. 1). Средние значения корректной классификации достоверно превышали случайную величину для 14 птенцов ($p < 0.01$ для всех трех периодов). Наибольший вклад в классификацию в первом и втором периодах вносили $F_{нач}$ и $F_{кон}$, а в третьем периоде $F_{экстр}$ и $Длит_2$. Корректность классификации была достоверно выше в третьем периоде по сравнению с первым ($\chi^2 = 12.16, p < 0.001$) и в третьем периоде по сравнению со вторым ($\chi^2 = 7.24, p < 0.01$), а между первым и вторым периодами достоверно не различалась ($\chi^2 = 0.51, p = 0.4$).

Спектрограммы звуков 6 птенцов, записанных в каждый из трех возрастных периодов, демонстрируют качественные различия, которые эти звуки приобретают осенью (рис. 2). Индивидуальный рисунок звука достигался за счет изменения разных акустических признаков: особенностей частотной модуляции (самки 8 и 10), одновременного использования двух частот (самец 35 и самка 13), использования амплитудной модуляции (самец 41), а также появления дополнительных частотных пиков и индивидуальных различий в расстояниях между этими частотными пиками, наблюдавшимися у всех птенцов.

Половые различия. Корректность классификации звуков к полу варьировала от 74.1 до 79.8%, и во всех трех периодах достоверно превышала случайную величину (везде $p < 0.01$). Достоверных различий между периодами не наблюдалось (периоды 1 и 2: $\chi^2 = 2.70, p = 0.10$; периоды 2 и 3: $\chi^2 = 0, p = 0.97$; периоды 1 и 3: $\chi^2 = 2.59, p = 0.11$) (табл. 2). Наибольший вклад в классификацию в первом периоде вносили $F_{экстр}$, $F_{кон}$ и $F_{нач}$, во втором периоде $Длит_3$, $F_{кон}$ и $F_{экстр}$, и в третьем периоде $F_{макс}$, $Длит_2$ и $F_{экстр}$.

Родственные различия. Корректность классификации звуков к родственной группе достоверно превышала случайные величины ($p < 0.01$ для всех трех периодов). Корректность классификации в первом (67.5%) и третьем периодах (71.4%) достоверно не различалась, и была достоверно ниже, чем во втором периоде (79.0%) (периоды 1 и 2: $\chi^2 = 13.17, p < 0.001$; периоды 2 и 3: $\chi^2 = 6.01$,

Таблица 1. Корректность классификации свистовых звуков птенцов японского журавля к особи в каждом из трех возрастных периодов

Особь	Период 1 (4–13-й день жизни)		Период 2 (34–65-й день жизни)		Период 3 (105–163-й день жизни)	
	Число звуков	% корректной классификации	Число звуков	% корректной классификации	Число звуков	% корректной классификации
Самец 3	30	100	30	100	30	100
Самка 5	30	93.3	30	100	30	96.7
Самец 6	30	76.7	30	96.7	30	93.3
Самка 8	19	84.2	30	83.3	30	96.7
Самец 9	30	100	30	93.3	30	96.7
Самка 10	30	96.7	30	83.3	30	100
Самка 11	30	73.3	30	96.7	30	93.3
Самец 12	30	83.3	20	70	30	93.3
Самка 13	30	96.7	30	96.7	30	100
Самка 14	30	93.3	30	86.7	30	93.3
Самка 33	30	83.3	30	90	30	96.7
Самец 35	30	90	30	100	30	96.7
Самец 41	21	100	30	80	30	93.3
Самка 42	30	86.7	30	96.7	30	96.7
Всего	400	89.8	410	91.5	420	96.2
Средняя случайная величина ($\bar{x} \pm SD$)		15.5 ± 1.6		15.2 ± 1.4		15.2 ± 1.4

Таблица 2. Корректность классификации свистовых звуков птенцов японского журавля к полу в каждом из трех возрастных периодов

Пол	Период 1 (4–13-й день жизни)		Период 2 (34–65-й день жизни)		Период 3 (105–163-й день жизни)	
	Число звуков	% корректной классификации	Число звуков	% корректной классификации	Число звуков	% корректной классификации
Самцы	171	69.6	170	70	180	66.7
Самки	229	87.3	240	77	240	82.5
Всего	400	79.8	410	74.1	420	75.7
Средняя случайная величина ($\bar{x} \pm SD$)		58.2 ± 1.5		59.5 ± 1.2		58.3 ± 1.7

$p < 0.05$; периоды 1 и 3: $\chi^2 = 1.31, p = 0.25$) (табл. 3). Наибольший вклад в классификацию в первом периоде вносили $F_{нач}$, $F_{экстр}$ и $Длит_3$, во втором периоде $Длит_1$, $F_{макс}$ и $F_{экстр}$, а в третьем периоде $F_{нач}$, $F_{кон}$ и $F_{экстр}$.

Сравнение индивидуальных, половых и родственных различий в свистовых звуках. Сравнение корректности классификации звуков к особи, к полу и к родственной группе (рис. 3) показало, что во всех трех периодах индивидуальные различия в звуках достоверно превышали как половые (период 1: $\chi^2 = 15.37, p < 0.001$; период 2: $\chi^2 = 41.01, p < 0.001$; период 3: $\chi^2 = 77.15, p < 0.001$), так и род-

ственные (период 1: $\chi^2 = 57.60, p < 0.001$; период 2: $\chi^2 = 24.24, p < 0.001$; период 3: $\chi^2 = 93.08, p < 0.001$). Половые различия в звуках достоверно превышали родственные в первом периоде, а во втором и третьем не различались (период 1: $\chi^2 = 14.18, p < 0.001$; период 2: $\chi^2 = 2.21, p = 0.14$; период 3: $\chi^2 = 0.87, p = 0.35$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Наши данные показывают, что на всем протяжении изученного отрезка вокального онтогенеза индивидуальные различия в свистовых звуках

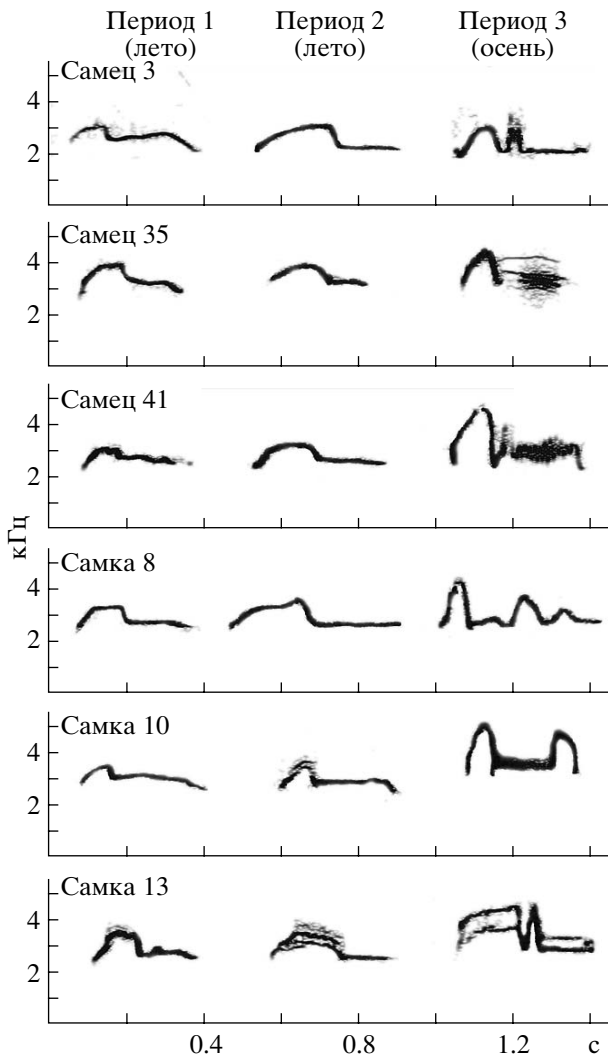


Рис. 2. Спектрограммы свистовых звуков шести птенцов японского журавля в каждый из трех возрастных периодов. Обратите внимание на индивидуально специфичный рисунок крика каждого из птенцов в периоде 3.

птенцов японского журавля достоверно превышали как половые, так и родственные. Особенно яркими индивидуальными особенностями в звуках становились 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 осенних криках подростков, наряду с количественными, появлялись также качественные индивидуальные признаки, благодаря которым у каждого птенца формировался свой уникальный рисунок крика (рис. 2).

Это свидетельствует о первостепенном значении индивидуальных признаков в звуках птенцов журавлей для поддержания персонализированных связей между родителями и птенцом. По-видимому, это связано с необходимостью длитель-

ной родительской заботы для выживания птенца. Летом птенцы вместе с обоими родителями не покидают обширной территории, которую размножающаяся пара активно охраняет от посягательств других журавлей (Masatomi, 1981; Vinitser, 1981; Флинт, 1987; Archibald, Lewis, 1996). С наступлением осени, когда птенцы достигают 4–5-месячного возраста, семейные группы собираются в стаи по 6–30 птиц, которые откочевывают к местам зимовок (Шибанев, 1975; Vinitser, 1981; Шибанев, 1988). Однако родители продолжают заботиться о своих птенцах до 8–9-месячного возраста, и целостность семей сохраняется до начала нового репродуктивного сезона (Kamata, 1994). Таким образом, взрослые журавли могут использовать топографические ключи для узнавания своих птенцов только в течение первых 4–5 мес жизни, однако после того как они покидают семейную территорию, им необходимы другие признаки для различения своих птенцов от чужих. Именно в этот период индивидуальные особенности в свистовых звуках птенцов японского журавля проявляются значительно ярче.

Наши данные о возрастании индивидуальной специфичности в криках подростков японского журавля при объединении разных семей в стаи хорошо согласуются с гипотезой о роли топографических ключей в идентификации родителями своих птенцов. Так, у обыкновенного буревестника, *Puffinus puffinus* (Brooke, 1978), и пампасной ласточки, *Stelgidopteryx ruficollis* (Beecher, 1982), индивидуальное распознавание по голосу отсутствует, так как птенцы либо совсем не покидают гнезда, либо постоянно держатся на гнездовой территории. Наоборот, у не имеющих гнезда колониально размножающихся императорских и королевских пингвинов, *Aptenodytes forsteri* и *A. patagonicus*, у которых в отсутствие родителей птенцы могут перемещаться и объединяться в группы, индивидуальное распознавание по звукам развивается практически сразу после вылупления, поскольку это единственная возможность птицам узнать друг друга (Jouventin, Roux, 1979; Lengagne et al., 2001). У большинства видов птиц индивидуальная идентификация по голосу между родителями и птенцами возникает только тогда, когда птенцы покидают гнезда или гнездовые территории и начинают формировать смешанные стаи, но все еще зависят от родителей, как, к примеру, у гагарки, *Alca torda* (Ingold, 1973), ласточки-береговушки, *Riparia riparia* (Beecher et al., 1981), сосновой сойки, *Gymnorhinus cyanocephala* (McArthur, 1982), старика, *Synthliboramphus antiquus* (Jones et al., 1987), и толстоклювой кайры, *Uria lomvia* (Lefevre et al., 1998). Аналогичная ситуация утраты топографических ключей при образовании предотлетных скоплений японских журавлей приводит к давлению отбора на усиление индивидуальных признаков в криках подростков.

Таблица 3. Корректность классификации свистовых звуков птенцов японского журавля к родственной группе в каждом из трех возрастных периодов

Родственная группа	Период 1 (4–13-й день жизни)		Период 2 (34–65-й день жизни)		Период 3 (105–163-й день жизни)	
	Число звуков	% корректной классификации	Число звуков	% корректной классификации	Число звуков	% корректной классификации
Птенцы пары 1	79	53.2	90	77.8	90	78.9
Птенцы пары 2	111	65.8	120	90.0	120	61.7
Птенцы пары 3	60	45.0	50	26.0	60	55.0
Птенцы пары 4	150	85.3	150	88.7	150	81.3
Всего	400	67.5	410	79.0	420	71.4
Средняя случайная величина ($\bar{x} \pm SD$)		38.7 ± 1.6		38.7 ± 1.4		37.7 ± 1.3

Половые и родственные особенности хотя и присутствовали в криках птенцов японского журавля, всегда были выражены значительно слабее, чем индивидуальные. Ранее половые различия были обнаружены в звуках птенцов некоторых видов неворобьиных птиц, например у домашних кур, *Gallus gallus*, японского перепела, *Coturnix japonicus*, цесарки, *Numida meleagris*, озерной чайки, *Larus ridibundus* (Тихонов, 1986), краснозобой казарки, *Branta ruficollis* (Костин, Фокин, 1986), серого гуся, *Anser anser*, и белошейкой казарки, *Branta leucopsis* (ten Thoren, Bergmann, 1986, 1987). Половые различия в звуках были описаны также для птенцов деревенской ласточки, *Hirundo rustica* (Saino et al., 2003), причем авторы этого исследования предположили, что распознавание пола птенцов позволяет родителям перераспределять свой вклад в зависимости

от репродуктивной ценности сыновей и дочерей в данный момент времени. Однако гипотеза перераспределения родительского вклада в пользу одного из полов вряд ли применима к японским журавлям, поскольку журавли строго моногамны и оба партнера несут примерно одинаковые затраты на выращивание птенцов (Флинт, 1987). Поэтому у журавлей в процессе эволюции не должно было возникнуть предпочтений к выращиванию птенцов определенного пола и, по-видимому, на птенцов не действует отбор на яркое проявление признаков пола в криках.

Вместе с тем, в звуках взрослых журавлей были обнаружены хорошо выраженные половые различия. Было показано, что самцы американского журавля, *Grus americana*, и стерха, *G. leucogeranus*, кричат на 150–200 Гц ниже, чем самки (Carlson,

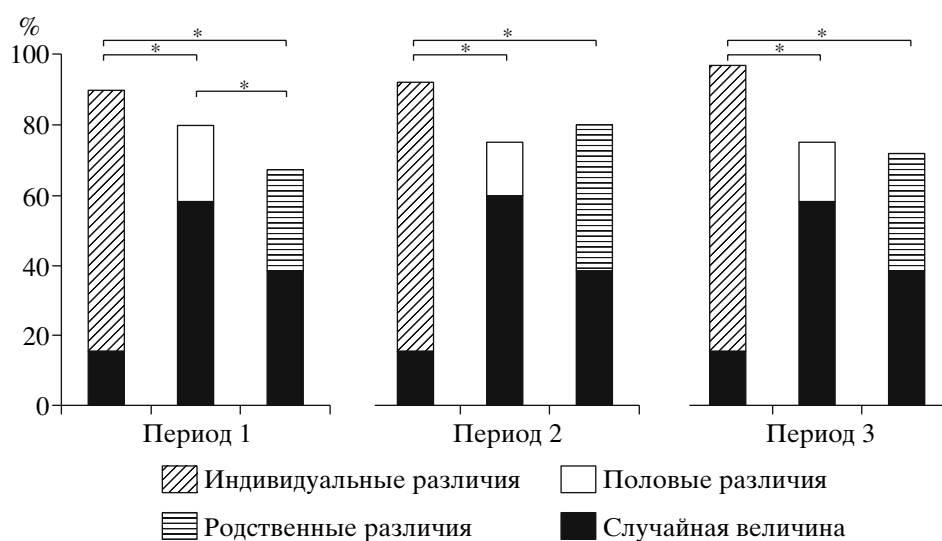


Рис. 3. Выраженность индивидуальных, половых и родственных различий в свистовых звуках птенцов японского журавля в каждый из трех возрастных периодов. Темное основание столбцов гистограммы – средняя случайная величина классификации звуков, рассчитанная на основе рандомизации; * – различия достоверны, $p < 0.001$.

Trost, 1992; Брагина, Беме, 2007). Все журавли – мономорфные виды, хотя взрослые самцы как правило немного крупнее, чем взрослые самки (Флинт, 1987; Постельных, Кашенцева, 2005). Половые различия в голосе могут облегчать определение пола при формировании парных связей, образующихся не ранее чем на второй год жизни, уже после разрыва связи родитель – птенец (Флинт, 1987; Masatomi, 2003). Поскольку одна и та же пара журавлей может размножаться в течение многих лет, в одной стае могут оказаться братья и сестры разных годов рождения. Возможно, что признаки родства в криках снижают вероятность инбридинга между близкими родственниками. Поэтому можно предположить, что половые и родственные различия в звуках взрослых журавлей должны быть выражены сильнее, чем в звуках птенцов. По-видимому, становление таких различий приходится на более поздний этап онтогенеза и происходит уже после формирования низкочастотного голоса, характерного для взрослого журавля.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы искренне благодарны И.Р. Беме, Е.В. Брагиной, М.В. Холодовой и О.Н. Нестеренко за помощь и поддержку в работе, А.А. Лисовскому за предоставление рандомизационного модуля к пакету STATISTICA, а также сотрудникам Питомника редких видов журавлей за содействие при сборе материала.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (06-04-48400).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Брагина Е.В., Беме И.Р., 2007. Вокальный репертуар взрослых стерхов (*Grus leucogeranus*, Gruidae, Aves), в неволе // Зоол. журн. Т. 86. № 12. С. 1468–1481.
- Володин И.А., Володина Е.В., Кленова А.В., 2007. Ломка голоса бывает не только у людей // Природа. № 2. С. 23–29.
- Касирова Т.А., Володин И.А., Володина Е.В., Кашенцева Т.А., Беме И.Р., 2005. Структура и встречаемость бифонических криков у птенцов стерха в течение раннего онтогенеза // Орнитология. Вып. 32. С. 97–104.
- Кашенцева Т.А., Роздина О.И., 2002. Этапы разведения журавлей в искусственных условиях // Эколого-экономическая оценка технологии воспроизводства редких и исчезающих видов (на примере стерха). М.: Ин-т экономики природопользования. С. 28–31.
- 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*) // Науч. исслед. в зоологич. парках. Вып. 17. С. 103–118.
- 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.
- Костин И.О., Фокин С.Ю., 1986. Развитие акустической сигнализации у краснозобой казарки в онтогенезе // Орнитология. Вып. 21. С. 69–76.
- Постельных К.А., 2005. Методы выращивания журавлей // Зоокультура и биологические ресурсы. М.: КМК. С. 179–182.
- Постельных К.А., Кашенцева Т.А., 2005. Рост японского журавля *Grus japonensis* в постэмбриогенезе // Труды Окского заповед. Вып. 24. С. 259–272.
- Тихонов А.В., 1986. Акустическая сигнализация и экология поведения птиц. М.: Изд-во МГУ. 236 с.
- Филатова О.А., Шулежко Т.С., 2006. Акустическая коммуникация зубатых китов // Успехи соврем. биол. Т. 126. № 3. С. 310–317.
- Флинт В.Е., 1987. Семейство журавлиные // Птицы СССР. Курообразные, журавлеобразные. Л.: Наука. С. 280–289.
- Шиббаев Ю.В., 1975. О пролете журавлей в южном Приморье // Орнитологические исследования на Дальнем Востоке. Владивосток: АН СССР. С. 254–261.
- Шибнев Ю.Б., 1988. Пролет японского и даурского журавлей в районе заповедника “Кедровая падь” // Журавли палеарктики. Владивосток: АН СССР. С. 194–195.
- Archibald G.W., 1976. The unison call of cranes as a useful taxonomic tool. PhD thesis. Ithaca: Cornell Univ. 167 p.
- Archibald G., Lewis J., 1996. Crane Biology // Cranes: Their Biology, Husbandry, and Conservation. ICF: Baraboo. P. 1–31.
- Aubin T., Jouventin P., 2002. How to vocally identify kin in a crowd: the penguin model // Adv. Study Behav. V. 31. P. 243–277.
- Beecher M.D., 1982. Signature systems and kin recognition // Am. Zool. V. 22. P. 477–490.
- Beecher M.D., Beecher I.M., Hahn S., 1981. Parent-offspring recognition in bank swallows (*Riparia riparia*): II. Development and acoustic basis // Anim. Behav. V. 29. P. 95–101.
- Brooke L.M., 1978. Sexual differences in the voice and individual vocal recognition in the manx shearwater (*Puffinus puffinus*) // Anim. Behav. V. 26. P. 622–629.
- Carlson G., Trost C.H., 1992. Sex determination of the Whooping crane by analysis of vocalization // Condor. V. 94. P. 532–536.
- Charrier I., Mathevon N., Jouventin P., 2002. How does a fur seal mother recognize the voice of her pup? An experimental study of *Arctocephalus tropicalis* // J. Exp. Biol. V. 205. P. 603–612.
- Falls J.B., 1982. Individual recognition by sounds in birds // Acoustic Communication in Birds. N.Y.: Academic Press. V. 2. P. 237–278.
- Griffiths R., Double M.C., Orr K., Dawson R., 1998. A DNA test to sex most birds // Molec. Ecology. V. 7. P. 1071–1075.
- Ingold P., 1973. Zur lautlichen Beziehung des Elters zur seinem Kueken bei Tordalken (*Alca torda*) // Behaviour. V. 45. P. 154–190.

- Jones I.L., Falls J.B., Gaston A.J., 1987. Vocal recognition between parents and young of ancient murrelets, *Synthliboramphus antiquus* (Aves: Alcidae) // *Anim. Behav.* V. 35. P. 1405–1415.
- Jouventin P., Roux P., 1979. Le chant du Manchot Adélie (*Pygoscelis adeliae*). Role dans la reconnaissance individuelle et comparaison avec la Manchot empereur non territorial // *Oiseau Rev. Franc. Ornithol.* V. 49. P. 31–37.
- 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. Tokyo: Wild Bird Society of Japan. P. 149–155.
- Klenova A.V., Volodin I.A., Volodina E.V., 2007. The vocal development in the red-crowned crane (*Grus japonensis*) // *Ornithol. Sci.* V. 6. P. 107–119.
- Lefevre K., Montgomery R., Gaston A.J., 1998. Parent-offspring recognition in thick-billed murrets (Aves: Alcidae) // *Anim. Behav.* V. 55. P. 925–938.
- Lemasson A., Gautier J.-P., Hausberger M., 2003. Vocal similarities and social bonds in Campbell's monkey (*Cercopithecus campbelli*) // *C. r. Biol. Acad. sci.* V. 326. P. 1185–1193.
- Lengagne T., Lauga J., Aubin T., 2001. Intra-syllabic acoustic signatures used by the king penguin in parent-chick recognition: an experimental approach // *J. Exp. Biol.* V. 204. P. 663–672.
- Masatomi H., 1981. The red-crowned crane // Crane research around the world. ICF: Baraboo. P. 81–86. – 2003. Present status of Tancho (red-crowned crane, *Grus japonensis*) in Japan // Proc. of 4th European Crane Workshop 2000. France: Fenetrance. P. 267–274.
- McArthur P.D., 1982. Mechanisms and development of parent-young recognition in the pinon jays (*Gimnorhinus cyanocephalus*) // *Anim. Behav.* V. 30. P. 62–72.
- Monk D.S., Koenig R.D., 1997. Individual, brood and sex variation in begging calls of western bluebirds // *Wilson Bul.* V. 109. P. 328–332.
- Owren M.J., Rendall D., 1997. An affect-conditioning model of nonhuman primate vocal signals // *Perspectives in Ethology.* V. 12. N.Y.: Plenum Press. P. 299–346.
- Randall J.A., McCowan B., Collins K.C., Hooper S.L., Rogovin K., 2005. Alarm signals of the great gerbil: Acoustic variation by predator context, sex, age, individual, and family group // *J. Acoust. Soc. Am.* V. 118. P. 2706–2714.
- Saino N., Galeotti P., Sacchi R., Boncoraglio G., Martinelli R., Molle A., 2003. Sex differences in begging vocalizations of nestling barn swallows, *Hirundo rustica* // *Anim. Behav.* V. 66. P. 1003–1010.
- Solow A.R., 1990. A randomization test for misclassification probability in discriminant analysis // *Ecology* V. 71. P. 2379–2382.
- ten Thoren B., Bergmann H., 1986. Veränderung und Konstanz von Merkmalen in der Jugendlichen Stimmentwicklung der Nonnengans (*Branta leucopsis*) // *Behaviour.* V. 100. P. 61–91. – 1987. Die Entwicklung der Lautäußerungen bei der Graugans (*Anser anser*) // *J. Ornithol.* V. 128. P. 181–207.
- Terry A.M.R., Peake T.M., McGregor P.K., 2005. The role of vocal individuality in conservation // *Frontiers in Zool.* V. 2. P. 1–16.
- Viniter S., 1981. Nesting of the red-crowned crane in the central Amur region // Crane research around the world. ICF: Baraboo. P. 74–80.
- 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 Ornithol.* V. 40. P. 43–52.

THE RELATIONS BETWEEN INDIVIDUAL, SEXUAL, AND KIN-RELATED DIFFERENCES IN CHIRP CALLS OF THE RED-CROWNED CRANE CHICK (*GRUS JAPONENSIS*)

A. V. Klenova¹, I. A. Volodin^{1,2}, E. V. Volodina², T. A. Kashentseva³

¹Faculty of Biology, Moscow State University, Moscow 119992, Russia

²Moscow Zoo, Moscow 123242, Russia

³Oka Biosphere State Nature Reserve, Oka Crane Breeding Center, Ryazan oblast 391072, Russia

e-mail: klenova2002@mail.ru

Individual, sexual, and related differences in chirp calls of 14 red-crowned crane chicks were analyzed for each of three age periods covering both family-territorial and flock stages of the development of chicks. The calls were recorded at the Oka Crane Breeding Center of the Oka Biosphere State Nature Reserve in the summer-autumn periods of 2003–2006. 19–30 calls per individual during each age period were analyzed (totally 1230 calls). The discriminant analysis based on 8 parameters of chirp calls in chicks showed that in each period, the individual differences were significantly higher than sexual and related ones. Chirp calls became more specific to the age of 3.5–5.5 months of birds when cranes formed flocks in nature, and the risk to confuse own and alien chicks increased to a greater extent. The priority of individual features of calls in red-crowned crane chicks may testify to their importance to support personalized social relations between parents and chicks, probably, due to the necessity of long-term parental care for a chick survival. The development of sexual and related differences in the calls appears to occur later, after the formation of low-frequency voice characteristic of adult birds.