

УДК 591.582+598.322

ПОВЕДЕНИЕ БОЛЬШОЙ КОНЮГИ (*AETHIA CRISTATELLA*, *CHARADRIIFORMES*, *ALCIDAE*) В ПЕРИОД РАЗМНОЖЕНИЯ: ДВИГАТЕЛЬНЫЕ И АКУСТИЧЕСКИЕ ДЕМОСТРАЦИИ

© 2010 г. В. А. Зубакин^{1,2}, И. А. Володин^{3,4}, А. В. Кленова³, Е. В. Зубакина²,
Е. В. Володина⁴, Е. Н. Лапшина³

¹Институт проблем экологии и эволюции РАН, Москва 119071, Россия

²Союз охраны птиц России, Москва 111123, Россия

³Биологический факультет Московского государственного университета, Москва 119991, Россия

⁴Московский зоопарк, Москва 123242, Россия

e-mail: vzubakin@yandex.ru

Поступила в редакцию 22.12.2008 г.

Большая конюга — высоко социальный многочисленный планктоноядный вид колониальных морских птиц Северной Пацифики. Двигательная и акустическая модальности играют важную роль в коммуникации большой конюги, однако до настоящего времени имеются только отрывочные сведения о репертуаре звуков и поз этого вида, без количественного анализа их встречаемости. В этой статье мы описываем вокальные и двигательные демонстрации особей большой конюги на поверхности колоний в период гнездования, а также приводим сведения о встречаемости некоторых форм социального поведения у самок и самцов этого вида. Материал собран на о-ве Талан в 1987–1991 и 2008 гг. Частота взаимодействий между птицами была очень высокой — самцы инициировали в среднем 1.13, самки — 0.65 контакта в минуту. Обнаружены различия в направленности демонстраций погружения клюва в оперение в зависимости от позы птицы-реципиента. Показано, что длительность триумфальной позы самцов зависит от их социального окружения, однако не выявлено зависимости длительности триумфальной позы и парной демонстрации биллинга от ситуации, в которой они издавались. В звуках большой конюги обнаружены две основные частоты, которые могли встречаться в течение звука либо последовательно, либо одновременно. Обсуждается роль различных коммуникативных модальностей в поведении большой конюги.

Большая конюга — один из планктоноядных видов морских колониальных птиц Северной Пацифики. Гнездовой ареал этого вида охватывает побережья и многочисленные острова Берингова и Охотского морей (Конюхов, 1990; Jones, 1993; Андреев и др., 2006). Общая численность составляет не менее 6 млн. размножающихся особей (Jones, 1993; Андреев и др., 2006). В период гнездования большая конюга населяет каменистые осыпи береговых склонов, гнезда размещаются в несколько “этажей” — как вблизи поверхности осыпи, так и на глубине нескольких метров. Плотность гнездования очень высока; под одним камнем может располагаться несколько гнездовых камер. Дистанция между населяющими птицами соседних пар иногда составляет лишь несколько десятков сантиметров, однако при этом птицы разных пар, по-видимому, не находятся в визуальном контакте (Зубакин, 1990).

В период размножения, как перед откладыванием яиц, так и во время насиживания, для большой конюги характерен высокий уровень социальной активности (Зубакин, 1990, 2007; Конюхов, 1990; Харитонов, 2007). Значительную часть

времени птицы проводят на поверхности скал и больших камней во взаимодействии с конспецифическими особями. Социальная структура поселений больших конюг очень сложна, так как помимо брачных партнеров, размножающиеся птицы формируют и поддерживают длительные социальные связи и с другими птицами противоположного пола. Для большой конюги характерно формирование “клубов” — скоплений холостых и свободных от насиживания особей, интенсивно взаимодействующих друг с другом. Среди размножающихся самцов может формироваться система доминантно-субординантных связей, проявляющаяся в доступе к удобным местам токования (Зубакин, 1990, 2007; Харитонов, 2007). Большинство социальных демонстраций сопровождается разнообразными акустическими сигналами (Харитонов, 1980; Jones, 1993).

Во время социальных взаимодействий большие конюги широко используют запаховую коммуникацию. Использование запаха для внутривидовой коммуникации необычно для птиц, оно доказано только для нескольких видов трубконосых (Bonadonna et al., 2003, 2007; Bonadonna, Nevitt,

2004; Jouventin et al., 2007) и большой конюги (Hagelin, 2007; Hagelin, Jones, 2007; Rajchard, 2007). В начале периода размножения взрослые самки и самцы большой конюги приобретают специфический цитрусовый запах, который исчезает к началу осенней линьки. Для конюг характерна своеобразная демонстрация, при которой птица погружает свой клюв в перья шеи другой птицы (Jones, 1993; Hagelin et al., 2003; Зубакин, 2007; Hagelin, 2007). Экспериментально было показано, что конюги способны отличать запах своего вида от других запахов (Hagelin et al., 2003; Douglas, 2008) и предпочитают пахнущие чучела самцов непахнущим (Jones et al., 2004).

Таким образом, коммуникативное поведение большой конюги очень сложно и включает комплексные визуальные, акустические и ольфакторные демонстрации. Как ни странно, в настоящее время именно ольфакторная коммуникация этого вида изучена наиболее подробно (Douglas et al., 2001, 2004; Hagelin et al., 2003; Douglas, 2006, 2008; Hagelin, 2007; Hagelin, Jones, 2007). Визуальные демонстрации описаны только в нескольких исследованиях обзорного характера (Харитонов, 1980; Конюхов, 1990; Jones, 1993), в двух из которых приведены также спектрограммы и краткие описания некоторых акустических сигналов большой конюги (Jones, 1993; Seneviratne et al., 2009). Отсутствие детальных описаний двигательных демонстраций и звуков затрудняет комплексный анализ коммуникативного поведения этого вида и сравнение его с близкими видами чистиковых. Целью нашего исследования является подробное описание вокальных и визуальных демонстраций большой конюги в период размножения.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал собран на о-ве Талан Тауйской губы Охотского моря Магаданской обл. (59°18' с.ш., 149°05' в.д.) в 1987–1991 гг. и 2008 г. в период со второй половины мая до конца июля. Дополнительные наблюдения проведены В.А. Зубакиным на островах Булдырь (1993 г.), Малый Диомид (1999 г.) и Святого Лаврентия (2000–2004 гг.) в Беринговом море. На о-ве Талан гнездовая колония больших конюг в 1980-х гг. насчитывала около 1 млн. особей (Кондратьев и др., 1992), но к 2008 г. численность вида сократилась до 260–300 тыс. особей (Andreev et al., 2009).

Наблюдения за поведением и записи звуков больших конюг проводили в течение сезона размножения на экспериментальном участке, расположенном на западном склоне острова в 15 м над ур. м. и включающем как обнаженную, так и задернованную каменные осыпи. В 1988–1991 гг. площадь участка составляла около 190 м², в 2008 г. она была уменьшена до 82 м² (из которых 40 м² со-

ставляла обнаженная осыпь) в связи с тем, что после снижения численности птицы перестали гнездиться на большей части задернованной осыпи. Птиц отлавливали петлями на камнях на поверхности колонии или сетями, закрывающими отверстия гнездовых камер. Пойманных конюг метили индивидуальными наборами цветных ножных колец и алюминиевым кольцом серии “М” (в 2008 г. также использовались стальные кольца серии PS). В 1988–1991 гг. было помечено 180 птиц, в 2008 г. — 75 птиц. Сразу после поимки птиц взвешивали на пружинных весах Pesola с точностью до 1 г, а также измеряли длину и высоту клюва для определения пола по методу, предложенному Джонсом (Jones, 1993, 1993a; Jones et al., 2000). Для птиц, пойманных в 2008 г., пол был определен также методом РСР-амплификации ДНК из очинцов перьев; для этого у каждой птицы было взято по 4–5 перьев из оперения груди и брюшка. Для молекулярного анализа были использованы специфичные для половых хромосом птиц праймеры P2 и P8 (Griffiths et al., 1998; Cerit, Avanus, 2007).

Наблюдения проводили с помощью бинокля из укрытия, расположенного в 15 м от центра экспериментального участка, во время утреннего и вечернего пиков наземной активности конюги (Зубакин, Зубакина, 1992). Использовали метод наблюдения за фокальным животным (Altmann, 1974), причем регистрировали как поведение, так и ближайшее социальное окружение фокальной птицы — всех особей в радиусе 1 м от нее. В мае-июне 1990 г. проведены наблюдения за социальной активностью индивидуально помеченных особей большой конюги в начале сезона размножения. Длительность непрерывного наблюдения за фокальной птицей составляла 5 мин, наблюдения записывали на диктофон и расшифровывали со скважностью 2.5 с. Всего собрано 1528 мин наблюдений за 24 самцами и 22 самками, продолжительность наблюдения за отдельными птицами варьировала от 5 до 58 мин. Также регистрировали длительность отдельных форм поведения с помощью секундомера с точностью 0.2 с и отмечали ситуации, в которых они встречались.

Для записи звуков конюги в 1990 г. был использован аналоговый магнитофон Репортер-5П с конденсаторным микрофоном МКЭ-100 или динамическим микрофоном МД-80; а в 2008 г. — цифровой магнитофон Marantz PMD-660 с кардиоидным электретным конденсаторным микрофоном АКГ-С1000S. Это оборудование позволяло качественно записывать звуки в диапазоне от 50 до 14000 Гц. Микрофоны МД-80 и АКГ-С1000S устанавливали в 10 см над поверхностью земли в месте активности птиц в центре экспериментальной площадки, так что при записи дистанция от птиц до микрофона не превышала 2 м. Микрофон МКЭ-100 находился вместе с наблюдателями в укрытии; при записи на него дистанция до птиц

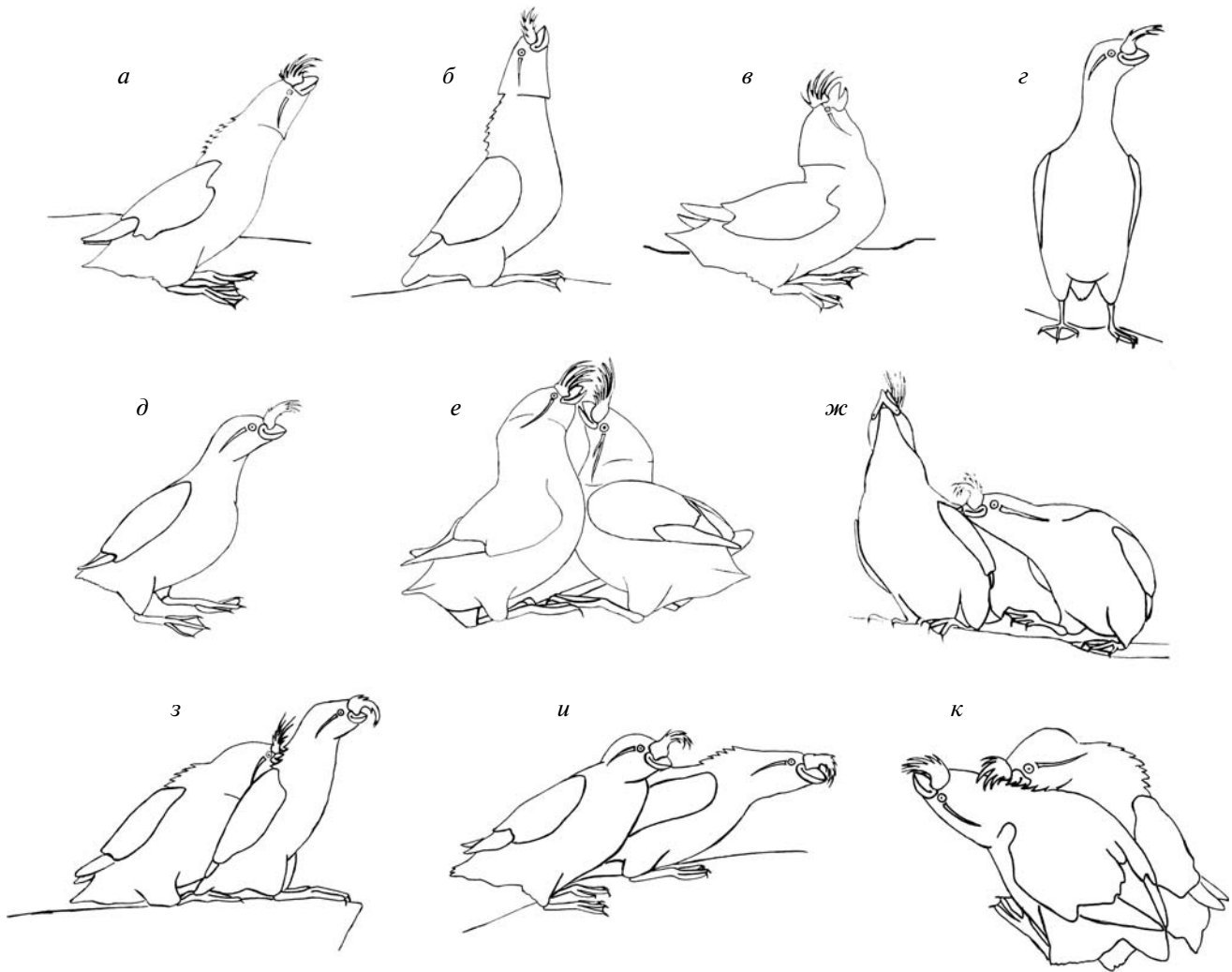


Рис. 1. Позы и двигательные демонстрации большой конюги на поверхности осыпи: *а* – наклонная угрожающая поза; *б* – вертикальная угрожающая поза; *в* – триумфальная поза; *г* – тревожная поза; *д* – гладкая поза; *е* – биллинг; *ж* – прикосновение; *з, к* – погружение клюва в оперение; *и* – изогнутая поза с подставлением горла.

составляла от 10 до 15 м. Суммарно в 1990 и 2008 гг. сделано около 40 ч аудиозаписей.

Звуки оцифрованы с помощью программы Avisoft SASLab Pro v. 4.3 с частотой дискретизации 22.05 кГц и разрешением 16 бит, затем частота дискретизации была понижена до 11.025 кГц. Значения частотных и временных параметров звуков измерены с помощью крестообразного и стандартного курсоров в окне спектрограммы. Для построения спектрограмм использовали окно Хэмминга; длину Быстрого Преобразования Фурье (FFT-length) 1024 точек; перекрытие по частотной оси (frame) 25%; перекрытие по временной оси (overlap) 98.43%; эти установки обеспечивали величину разрешения по частоте 10 Гц и по времени 1.45 мс. Все измерения автоматически заносились в базу данных Excel. Всего было проанализировано 852 звука.

Для статистического сравнения использовали непараметрические критерии: однофакторный дисперсионный анализ (Крускал-Уоллис ANOVA), тест Манн-Уитни, тест корреляции Спирмана и тест Уайта для сравнения долей. Все тесты двусторонние, различия принимались достоверными при $p < 0.05$, средние величины приведены как $x \pm SD$. Все статистические анализы выполнены в программе STATISTICA 6.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Позы и двигательные демонстрации

Большие конюги используют несколько угрожающих поз. При *наклонной угрожающей позе* (рис. 1*а*) напряженная шея птицы с предельно распушенными перьями вытянута наклонно вперед или вперед и вверх; распушены также перья на загривке и щеках. Продольная ось головы со-

ставляет с шеей прямую линию, хохол направлен вперед и нависает над клювом. Продольная ось туловища также нередко составляет с шеей прямую линию, т.е. верхний конец туловища приподнят над субстратом. Однако туловище может быть и прижатым к субстрату или даже задний конец его может быть слегка приподнят. В наклонной угрожающей позе птица периодически рывками вытягивает шею, как бы делая выпад клювом — либо в сторону противника, либо вверх и в сторону противника, либо под углом к противнику, если птица сидит к нему боком. Из наклонной угрожающей позы птица может клонуть другую конюгу либо, наоборот, принять эту позу после того, как клонула противника.

Вертикальная угрожающая поза (рис. 1б) представляет собой вариант угрожающей позы, при котором шея направлена вертикально вверх. Клюв также направлен вверх, перья щек и шеи распушены. Птица периодически рывками вытягивает шею, делая клювом выпад вверх и при этом нередко периодически встряхивает головой (возможно, удаляя встряхиванием из носовых путей мокроту или выделения солевых желез). Вертикальная угрожающая поза напоминает триумфальную позу (смотри ниже) и иногда действительно в нее переходит. Харитонов (1980) назвал эту позу “предтоковой”.

Сгорбленная угрожающая поза. Оперение шеи взъерошено, но сама шея втянута в плечи. Клюв направлен вперед, хохол нависает над клювом. Эта поза чаще других заканчивается нападением на противника. Встречается реже наклонной и вертикальной угрожающих поз.

При агрессивных взаимодействиях конюги теснят друг друга, находясь в угрожающих позах. Нередко угрожающие позы, особенно сгорбленная и вертикальная, переходят в прямые столкновения. Несмотря на явный агрессивный характер, угрожающие позы, особенно наклонная и вертикальная, привлекают самок и неагрессивных самцов, которые стремятся погрузить клюв в оперение спины или шеи птицы, демонстрирующей агрессивное поведение (смотри ниже).

Угрожающие позы чаще принимают самцы, однако они были отмечены и у самок — как по отношению к самкам, так и к самцам. Иногда в паре самец-самка происходила реверсия поведения (Зубакин, 1990): самка взъерошивала оперение головы и шеи, принимала угрожающие позы, и “задирали” всех окрестных конюг. Ее партнер при этом принимал гладкую позу (смотри ниже) с прижатым оперением и держался миролюбиво.

Тревожная поза (рис. 1г). Птица стоит, приподнявшись на пальцах, или сидит, опираясь на цевку и напряженно выпрямившись; туловище направлено почти вертикально, шея вытянута вертикально вверх и чуть изогнута в дорсо-вентральной плоскости. Оперение плотно прижато к телу, по-

этому птица выглядит гладкой и тонкошейей. Клюв направлен вперед. Эту позу принимают конюги обоего пола в тревожной ситуации, такой как появление хищника или человека или неожиданный взлет соседних птиц.

Менее напряженный вариант этой позы с менее вытянутой шеей, так называемую *гладкую позу* (“arch display”, Jones, 1993) (рис. 1д) принимают самки при контакте с самцами, находящимися в угрожающих позах. Гладкую позу могут принимать и самцы, стремящиеся снизить вероятность нападения токующих или агрессивных самцов (Зубакин, 1990, 2007).

Триумфальная поза (“поза при токовании”, Харитонов, 1980; “trumpeting”, Jones, 1993) (рис. 1в). Птица вскидывает шею и клюв вертикально вверх (иногда слегка запрокидывает шею или наклоняет ее вперед), так что шея, клюв и хохол обычно лежат на одной прямой. Грудь выпячена, оперение на шее и щеках взъерошено, так что шея выглядит толстой, а голова — “скуластой”, почти треугольной; белые полосы украшающих перьев на голове не прижаты, как обычно, а торчат в стороны. Триумфальную позу отмечали почти исключительно у самцов, самки принимали ее крайне редко (1.08% случаев, $n = 186$). В триумфальной позе конюги обычно издают специфическую вокальную последовательность, триумфальный крик (смотри ниже). При его исполнении горло и грудь вздуваются и опадают в такт звукам, а хвост слегка приподнимается и опускается. Триумфальная поза и триумфальный крик в комплексе представляют демонстрацию саморекламирования, которую самцы исполняют на протяжении всего сезона размножения как около гнездовых камер, так и на камнях на поверхности колонии. Это один из наиболее характерных элементов “клубной” активности самцов (Зубакин, 1990, 2007). Как и угрожающие позы, триумфальная поза привлекает других конюг, которые стремятся погрузить клюв как можно глубже в оперение шеи или спины демонстрирующей триумфальную позу птицы, либо хотя бы дотронуться до ее оперения.

Длительность нахождения в триумфальной позе для самцов варьировала от 2.0 до 8.8 с, составляя в среднем 4.3 ± 1.3 с ($n = 184$), и зависела от социального окружения в радиусе 1 м от них. Если рядом был биллинг-партнер (смотри ниже), то длительность позы (3.4 ± 0.9 с, $n = 18$) была достоверно короче, чем в присутствии других конюг (4.5 ± 1.5 с, $n = 66$), или при отсутствии конюг (4.3 ± 1.1 с, $n = 100$) (тест Манн-Уитни, $U = 323$, $p < 0.01$ и $U = 434$, $p < 0.001$, соответственно). Однако длительности нахождения самцов в триумфальной позе не различались в разных ситуациях: у гнездовой камеры (4.1 ± 1.0 с, $n = 41$), в агрессивной ситуации (4.1 ± 1.4 с, $n = 57$) и при пере-

кличке самцов (4.5 ± 1.2 с, $n = 50$) (Крускал-Уоллис ANOVA, $H = 5.7$, $p = 0.06$).

Биллинг (“токование парой”, Харитонов, 1980; “courtship with mutual cackling vocal display”, Jones, 1993) (рис. 1е). Одна из характерных парных демонстраций большой конюги, при которой партнеры сидят друг напротив друга, сблизив клювы часто до соприкосновения; шеи птиц кажутся толстыми из-за распушенного оперения. Птицы слегка “пощипывают” друг у друга кончиками клюва клюв и оперение подбородка и щек у основания клюва.

Биллинг – неотъемлемая часть процесса формирования пар больших конюг. Эта демонстрация обычно проходит наиболее слаженно не на самых ранних стадиях образования пары, а когда знакомство между разнополыми птицами уже состоялось. Иногда, особенно в начале сезона размножения, мы наблюдали, что партнеры при биллинге вели себя агрессивно по отношению друг к другу, так что касания клювом оперения партнера переходили в клевки. Возможно, эти пары были еще не вполне сформированы. Биллинг часто отмечался при встрече партнеров, в том числе при смене насиживающих птиц на гнезде. Помимо партнеров брачных пар, как самцы, так и самки могут исполнять биллинг также с партнерами внебрачных “клубных” пар, иногда последовательно с несколькими птицами подряд (Зубакин, 1990, 2007). В большинстве случаев биллинг исполняют две птицы противоположного пола. Изредка мы наблюдали биллинг трех птиц, когда к паре брачных партнеров присоединялся еще один самец. В одном случае присоединившийся третьим самец оттолкнул самку и закончил биллинг вдвоем с ее партнером-самцом.

Биллинг обычно сопровождался вокализациями обоих партнеров – клохтанием (смотри ниже), однако 15.4% биллингов звуками не сопровождалась ($n = 214$). Биллинги без клохтания конюги чаще исполняли, когда в радиусе 1 м других больших конюг не было (55.6% биллингов, $n = 18$), а биллинг с клохтанием чаще встречался в присутствии других больших конюг (92.2% биллингов, $n = 77$). Это свидетельствует о том, что биллинг с клохтанием может служить не только для консолидации пары, но и выполнять функцию агрессивной демонстрации по отношению к соседним птицам.

Длительность биллинга с клохтанием варьировала от 3.8 до 13.8 с, составляя в среднем 6.5 ± 1.8 с ($n = 88$). По сравнению с ними, длительность биллингов без клохтания (8.3 ± 5.2 с, $n = 17$) была достоверно больше (тест Манн-Уитни, $U = 20$, $p < 0.001$). Длительность биллингов с клохтанием не различалась в разных ситуациях (Крускал-Уоллис ANOVA, $H = 3.2$, $p = 0.36$): при встрече биллинг-партнеров (5.9 ± 1.2 с, $n = 6$), при беспокойстве у гнездовой камеры (6.6 ± 1.8 с, $n = 66$), при стиму-

ляции со стороны партнера (6.7 ± 2.1 с, $n = 20$) и в агрессивной ситуации (7.7 ± 2.6 с, $n = 11$).

Тактильные взаимодействия с использованием клюва занимают важное место в коммуникации больших конюг и широко используются в брачных демонстрациях партнеров, однако их функциональная роль не вполне ясна (Зубакин, 2007). О важности тактильных взаимодействий в брачном поведении конюг свидетельствует тот факт, что спаривание, происходящее у конюг на поверхности моря, в норме случается только после того, как самка, плывущая рядом с самцом, дотрагивается клювом до оперения его затылка (наблюдения В.А. Зубакина). Выделяют два типа тактильных взаимодействий с использованием клюва, граница между которыми достаточно условна: **прикосновения и погружение клюва в оперение**.

Прикосновения (“touch display”, Jones, 1993) (рис. 1ж). Птицы осторожно прикасаются клювом к оперению в области горла, основания клюва, загривка или спины демонстрирующей птицы. Прикосновения часто адресованы птицам, находящимся в наклонной и вертикальной угрожающих позах, триумфальной позе или исполняющим биллинг.

Демонстрирующая птица может отогнать прикасающуюся к ней конюгу или не обратить на нее внимания. Если явной агрессии не наблюдается, прикосновение может перейти в более интенсивное взаимодействие, названное нами **погружением клюва в оперение** (“ruff-sniff display”, Jones, 1993) (рис. 1з) при котором птицы могут полностью погружать полураскрытый подрагивающий клюв в оперение друг друга.

Часто демонстрирующая птица или пара птиц привлекает внимание большого числа птиц-соседей (как самок, так и самцов), которые стараются приблизиться и погрузить клюв как можно глубже в их оперение. Птицы-соседи стараются прикоснуться к голове демонстрирующих птиц, но поскольку, как правило, приближаются к ним сзади (для того, чтобы избежать клевков), вынуждены ограничиваться погружением клюва в оперение спины и задней части шеи.

В том случае, если окружающих птиц много и не все из них могут дотянуться до демонстрирующей птиц, они погружают клювы в оперение тех конюг, которые находятся между ними и демонстрирующей птицей. При этом на несколько секунд может образоваться клубок из переплетенных тел. Если демонстрирующая конюга начинает движение, остальные птицы устремляются за ней, выстраиваясь в цепочку из 2–4 птиц; при этом каждая из них погружает клюв в оперение предыдущей (Зубакин, 2007).

Прикосновения и погружения клюва в оперение играют важную роль в процессе формирова-

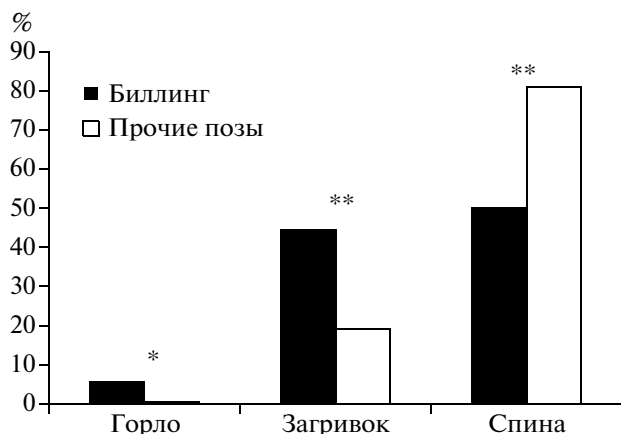


Рис. 2. Направленность демонстрации погружения клюва в оперение разных частей тела (горла, загровка или спины) в зависимости от позы реципиента: биллинг – реципиент находится в позе биллинга; прочие позы – реципиент в триумфальной, наклонной или вертикальной угрожающих позах или сидит спокойно. Во всех случаях реципиент не являлся брачным (или “клубным”) партнером птицы, осуществлявшей данную демонстрацию. * – $p < 0.01$, ** – $p < 0.001$, тест Уайта.

ния пар у больших конюг. У птиц в начале брачного сезона в ответ на прикосновения часто можно наблюдать *изогнутую позу с подставлением горла* (“neck-twisting”, Jones, 1993) (рис. 1а). В этой позе шея вытянута параллельно земле или слегка наклонно вверх и немного изогнута, оперение шеи, особенно ее задней части, распушено. Конюга в этой позе (чаще это самец, но может быть и самка или оба члена пары) идет рядом с партнером, периодически поворачивая голову и шею таким образом, что к партнеру обращены горло и нижняя часть шеи. Часто такая демонстрация заканчивается сближением, после которого птица, следующая за конюгой, принявшей эту позу, погружает свой клюв в ее оперение (рис. 1к). В начале формирования пары прикосновения могут носить характер клевков или захвата клювом оперения партнера. В изогнутой позе птица может издавать бормотание (смотри ниже).

Функции погружения клюва в оперение неизвестны. Предположение, что погружение клюва в оперение может снижать агрессивность у птицы, которой оно адресовано, не подтвердилось (Зубакин, 2007). Наоборот, конюги часто нападали на птиц, погружающих клюв в их оперение, что могло вызывать также ответную агрессию. Возможно, окружающих птиц привлекает цитрусовый запах, который характерен для больших конюг в первой половине сезона размножения (Hagelin et al., 2003; Jones et al., 2004; Hagelin, 2007; Douglas, 2008).

Мы проанализировали направленность демонстрации погружения клюва в оперение раз-

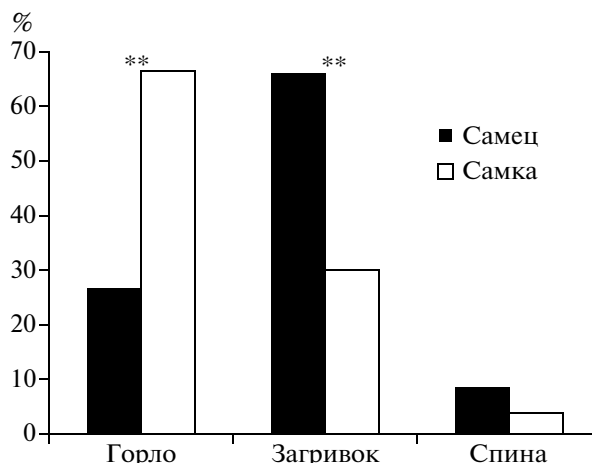


Рис. 3. Направленность демонстрации погружения клюва в оперение разных частей тела (горла, загровка или спины) в зависимости от пола брачного или “клубного” партнера: самец – погружение клюва самцом в оперение самки-партнера; самка – погружение клюва самкой в оперение самца-партнера. ** – $p < 0.001$, тест Уайта.

ных частей тела (горла, загровка или спины) в зависимости от нескольких факторов. Не было обнаружено влияния ни сезона года (весна до начала яйцекладки либо лето в период насиживания) (Крускал-Уоллис ANOVA, $H = 0.03$, $p = 0.86$), ни пола инициатора погружения клюва (Крускал-Уоллис ANOVA, $H = 0.4$, $p = 0.53$), ни пола птицы, которой была адресована эта демонстрация (Крускал-Уоллис ANOVA, $H = 0.2$, $p = 0.66$). Только поза реципиента достоверно влияла на направленность демонстрации погружения клюва (Крускал-Уоллис ANOVA, $H = 45.4$, $p < 0.001$). Если погружение клюва осуществлялось по отношению к партнерам пары, исполняющим биллинг ($n = 214$ регистраций), то соседние птицы стремились погрузить клюв в оперение загровка и спины или, реже, горла (рис. 2). Если птица-реципиент находилась в триумфальной, наклонной или вертикальной угрожающих позах либо сидела спокойно ($n = 196$ регистраций), то инициатор гораздо чаще инспектировал оперение спины, реже – загровка, и практически никогда – горла (все различия достоверны, тест Уайта) (рис. 2).

Мы также обнаружили различия в адресации демонстрации погружения клюва в оперение в зависимости от пола в паре брачных или клубных партнеров (рис. 3). Самцы ($n = 100$ регистраций) гораздо чаще погружали клюв в оперение загровка самок-партнеров, а самки ($n = 80$ регистраций) – в оперение горла самцов-партнеров (различия достоверны, тест Уайта, $p < 0.001$ в обоих случаях); оперение спины было наименее привлекательным для обоих полов.

Значения ($\bar{x} \pm SD$) измеряемых параметров отдельных звуков и последовательностей звуков больших конюг

| Тип звука | Низкочастотные звуки | | | Высокочастотные звуки | | |
|--|-----------------------|-----------------------|-------------------|-----------------------|-----------------------|-----------------|
| | Длительность звука, с | Основная частота, кГц | | Длительность звука, с | Основная частота, кГц | |
| | | максимальная | минимальная | | максимальная | минимальная |
| Низкочастотное бормотание, $n = 75$ | 0.07 ± 0.02 | 0.49 ± 0.07 | 0.36 ± 0.05 | — | — | — |
| Высокочастотное бормотание, $n = 12$ | — | — | — | 0.05 ± 0.02 | 1.26 ± 0.14 | 1.13 ± 0.16 |
| Бифоническое бормотание, $n = 63$ | 0.04 ± 0.01 | 0.50 ± 0.07 | 0.39 ± 0.05 | 0.05 ± 0.02 | 1.35 ± 0.09 | 1.14 ± 0.10 |
| Лай, $n = 225$ | 0.16 ± 0.03 | 0.79 ± 0.04 | 0.42 ± 0.09 | — | — | — |
| Сериальный лай, $n = 30$ | 0.20 ± 0.03 | 0.72 ± 0.04 | 0.40 ± 0.05 | — | — | — |
| Триумфальный крик (вступление, последний звук), $n = 97$ | — | — | — | 0.15 ± 0.04 | 1.24 ± 0.12 | 0.96 ± 0.13 |
| Триумфальный крик (вступление, предпоследний звук), $n = 97$ | — | — | — | 0.56 ± 0.2 | 1.23 ± 0.34 | 0.96 ± 0.25 |
| Триумфальный крик (основная часть), $n = 97$ | 0.27 ± 0.05 | 0.70 ± 0.02 | 0.46 ± 0.06 | 0.10 ± 0.03 | 1.22 ± 0.18 | 0.98 ± 0.13 |
| Клохтание (вступление), $n = 119$ | 0.08 ± 0.01 | 0.76 ± 0.07 | 0.44 ± 0.09 | — | — | — |
| Клохтание (основная часть, первый звук), $n = 80$ | $0.23 \pm 0.04^*$ | $0.76 \pm 0.06^*$ | $0.46 \pm 0.08^*$ | — | — | — |
| Клохтание (основная часть, второй звук), $n = 80$ | — | — | — | 0.10 ± 0.04 | 1.17 ± 0.10 | 0.99 ± 0.08 |
| Клохтание (основная часть, третий звук), $n = 80$ | 0.08 ± 0.02 | 0.73 ± 0.06 | 0.47 ± 0.09 | — | — | — |

Звуки и акустические демонстрации

В звуках больших конюг встречаются две основных частоты, из которых более низкая лежит в диапазоне 0.35–0.80 кГц, а более высокая в диапазоне 0.96–1.15 кГц (таблица). Низкая и высокая основные частоты встречались как независимо в виде отдельных звуков, так и в одном звуке. В последнем случае наблюдался либо скачок с высокой на низкую частоту, либо бифонация (Wilden et al., 1998; Володин и др., 2005; Zollinger et al., 2008). Частотные скачки встречались также по низкой частоте в пределах одного звука. В пределах одного звука высокая и низкая частоты никогда не перекрывались.

У большой конюги одиночные крики относительно редки; чаще они объединены в последовательности либо из разных, либо из одинаковых по структуре звуков. Мы выделили 5 структурных классов акустических сигналов больших конюг.

Бормотание (рис. 4а–4д; таблица). Короткие тихие звуки, разные по форме контура частотной модуляции, часто следуют сериями с нерегулярными интервалами между ними. В 52.4% бормотаний ($n = 250$) присутствовала только низкая основная частота (рис. 4а), в 8.4% — только высокая основная частота (рис. 4д), а в 39.2% — обе основные частоты, которые могли встречаться на протяжении звуков либо последовательно (рис. 4б), либо одновременно (рис. 4в, 4г). Бормотание встречается у обоих полов в относительно спокойной ситуации, при отсутствии взаимодействий с другими птицами. Часто эти звуки издавали также партнеры по биллингу в промежутках между низкоинтенсивным клохтанием, особенно часто между короткими клохтаниями без основной части (смотри ниже). Самцы могут включать бормотание в триумфальный крик (см. ниже).

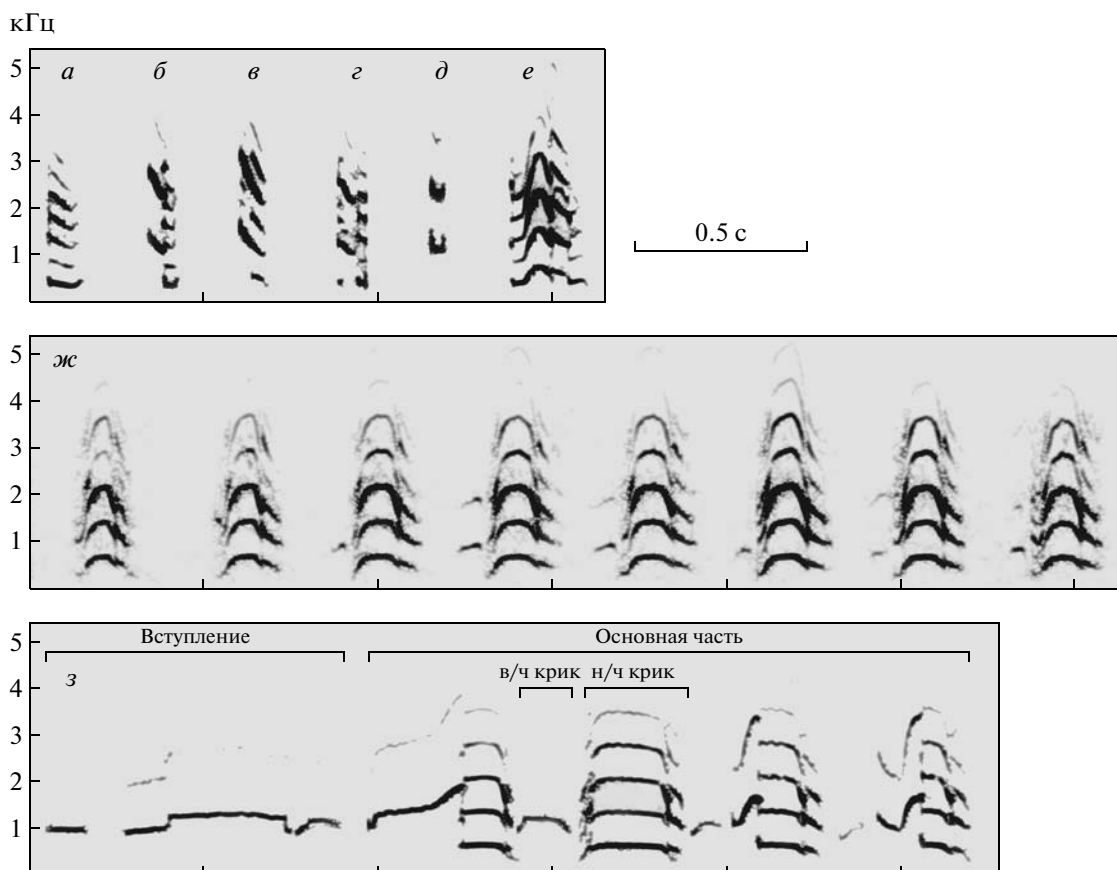


Рис. 4. Спектрограммы бормотания (а–д), лая (е), сериального лая (жс) и триумфального крика (з) самца большой коюги. В триумфальном крике вступление (до 1.0 с) состоит из трех высокочастотных звуков, основная часть (от 1.0 с до конца спектрограммы), состоит из четырех низкочастотных (н/ч) и трех высокочастотных (в/ч) звуков.

Лай (“bark”, Jones, 1993; Seneviratne et al., 2009) (рис. 4е, таблица). Короткие громкие крики с аркообразной формой частотной модуляции, издаваемые коюгами как поодиночке, так и в виде последовательностей с нерегулярными интервалами. В лае, как правило, встречалась только низкая основная частота, высокая отмечена лишь в 3.1% звуков ($n = 225$). Характерная особенность лая – частотные скачки по низкой частоте, которых может быть до двух на один звук. Лай встречался как у самцов, так и у самок. Лай был характерен для птиц в состоянии возбуждения и часто издавался большими коюгами при тревоге или опасности, а также в полете.

Сериальный лай (вероятно, соответствует “hooting”, Jones, 1993) (рис. 4жс, таблица). Последовательность криков, напоминающих по структуре лай, но с относительно регулярными интервалами между звуками (236 ± 80 мс). Длительность сериального лая варьировала от 2.98 до 16.96 с, в среднем 7.44 ± 3.44 с; число лаев в сериях могло меняться от 7 до 48, в среднем 17.6 ± 9.42 ($n = 30$). В промежутках между низкочастотными лаями

иногда могли встречаться высокочастотные звуки (не более 10% сериальных лаев). Отдельные крики в последовательностях сериального лая были достоверно длиннее (тест Манн-Уитни, $U = 1169$, $p < 0.001$) и ниже по максимальной основной частоте (тест Манн-Уитни, $U = 623$, $p < 0.001$), чем одиночные лаи (таблица).

Сериальный лай издавали почти исключительно самцы, которые часто чередовали его с триумфальным криком. Можно предположить, что, как и триумфальный крик, сериальный лай служит для саморекламирования самцов.

Триумфальный крик (“trumpeting”, Jones, 1993; “токовая песня” Зубакин, 2007; “trumpet”, Seneviratne et al., 2009) (рис. 4з, таблица). Организованная строго определенным образом вокальная последовательность, которая издается коюгами в триумфальной позе. Триумфальный крик состоит из вступления и основной части. Звуки вступления сильно различаются между собой по длительности и контуру частотной модуляции, в то время как звуки основной части гораздо более стереотипны. После основной части иногда следуют не-

сколько коротких и более тихих криков, напоминающих по структуре бормотание. Вступление содержит от 2 до 4 высокочастотных звуков (42.3% триумфальных криков содержит по два высокочастотных звука, 57.7% — по три звука, 3.1% — по четыре звука; $n = 97$). Основная часть содержит от 2 до 7 низкочастотных звуков (16.5% триумфальных криков содержит по два низкочастотных звука, 36.1% — по три звука, 28.9% — по четыре звука, 14.4% — по пять звуков, 3.1% — по шесть звуков, 1% — по 7 звуков; $n = 97$). Низкочастотные звуки основной части чередовались с высокочастотными звуками, которых могло быть от 1 до 4 (47.4% триумфальных криков содержали по одному высокочастотному звуку в основной части, 42.3% криков — по два звука, 9.3% криков — по три звука, 1% криков — по четыре звука; $n = 97$). Число высокочастотных звуков в основной части триумфального крика, как правило, было меньше, чем низкочастотных, поэтому в конце последовательности низкочастотные звуки не чередовались с высокочастотными. На расстоянии, как правило, слышны только низкочастотные звуки триумфального крика, поскольку по интенсивности они гораздо выше высокочастотных.

Низкочастотные звуки основной части триумфального крика по структуре были похожи на обычные лаи, но достоверно длиннее их (тест Манн-Уитни, $U = 193$, $p < 0.001$) и ниже по максимальной (тест Манн-Уитни, $U = 934$, $p < 0.001$) и минимальной основным частотам (тест Манн-Уитни, $U = 6932$, $p < 0.001$; таблица). Общая длительность триумфального крика составляла 2.17 ± 0.44 с, длительность вступления 0.89 ± 0.23 с, длительность основной части 1.28 ± 0.41 с ($n = 97$).

Триумфальный крик в триумфальной позе встречался почти исключительно у самцов. Эта демонстрация выполняет функцию саморекламирования самцов больших конюг, отпугивая потенциальных самцов-противников и привлекая самок.

Клохтание (“cackling”, Jones, 1993) (рис. 5а–5ж, таблица). Сложная звуковая последовательность, исполняемая двумя птицами противоположного пола при биллинге. Очень редко клохтание может издавать одна птица без акустической поддержки другой. Полные клохтания включали три последовательные части: вступление, основную часть, заключение (рис. 5а).

Вступление включало последовательность звуков, похожих на бормотание; оно часто начиналось с высокочастотных криков, которые затем сменялись низкочастотными. Темп следования криков от начала к концу вступления постепенно нарастал. Обычно начинала кричать одна птица, а вторая присоединялась позже. Когда кричали две

птицы, то их крики обычно чередовались (рис. 5б). Основная часть включала стереотипное повторение слогов, состоящих из трех различных по структуре звуков, следующих друг за другом в определенном порядке. Каждый слог начинался с продолжительного низкочастотного звука, за которым следовал короткий высокочастотный, а затем короткий низкочастотный звук (рис. 5в). В первом звуке слога частотная модуляция могла быть от очень слабой до волнообразной, к концу основной части при сильном возбуждении эти крики могли разрываться на отдельные быстро следующие друг за другом колоколообразно модулированные пульсы. Заключение, аналогично вступлению, включало последовательность звуков, похожих на бормотание. Темп следования криков заключения и их громкость постепенно уменьшались (рис. 5г).

В каждом третьем случае (34%, $n = 250$) конюги не заканчивают клохтание и ограничиваются лишь вступлением (рис. 5ж). Каждый из биллинг-партнеров может издавать свою последовательность криков клохтания независимо от другого, поэтому в 44.4% клохтаний ($n = 250$) одна из птиц переходит к основной части и даже к заключению, тогда как вторая все это время издает только крики вступления (рис. 5д). Обе птицы кричат основную часть клохтаний совместно (рис. 5е) только в 21.6% случаев ($n = 250$). Общая длительность клохтаний составляла 5.71 ± 2.0 с ($n = 119$) и варьировала от 1.87 до 13.5 с, длительность вступления 3.05 ± 1.67 с ($n = 119$), длительность основной части вместе с заключением 3.96 ± 1.33 с ($n = 80$).

Межполовые различия в коммуникативном поведении больших конюг

Коммуникативное поведение самцов и самок больших конюг во многом сходно. Оба пола тратят на социальную активность равное количество времени: самцы 22.8% времени, $n = 819$ мин наблюдений; самки — 19.9%, $n = 709$ мин наблюдений (различия недостоверны, тест Уайта, $p = 0.17$). Мы не обнаружили ни одной двигательной или акустической демонстрации, которая была бы характерна только для одного пола и не исполнялась противоположным. Однако самцы гораздо чаще самок проявляли угрожающее поведение и принимали триумфальную позу и в результате демонстрировали коммуникативное поведение в два раза чаще самок, соответственно 1.13 и 0.65 демонстраций в минуту (рис. 6). Участие в биллинге было несколько выше у самок, чем у самцов, что, вероятно, можно объяснить использованным методом сбора данных, при котором

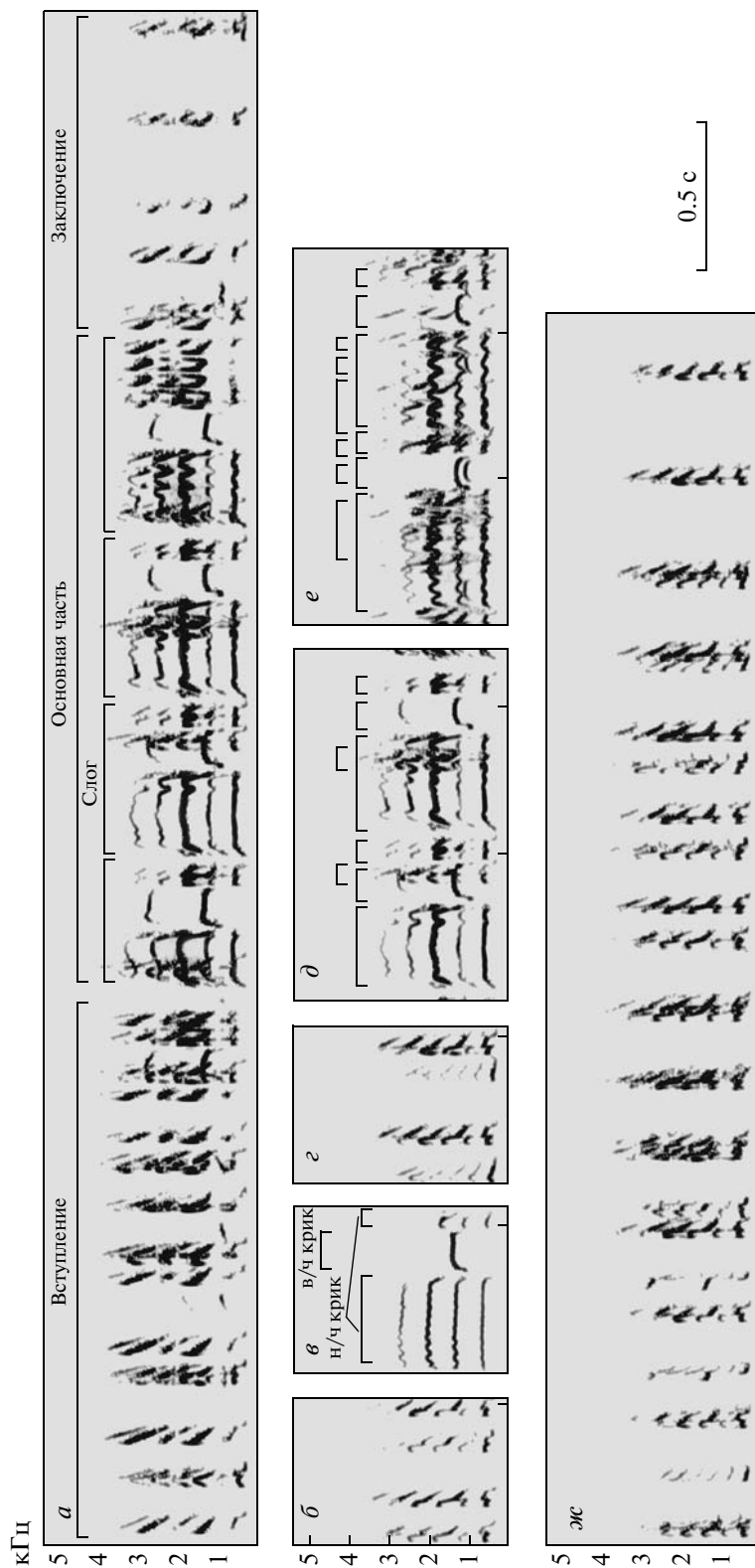


Рис. 5. Спектрограммы звуков клохтания большой конюги: *а* — полное клохтание самца и самки, отмечено вступление, основная часть, состоящая из четырех слогов, и заключение; *б* — четыре звука вступления; *в* — один слог основной части, состоящий из двух низкочастотных (н/ч) и одного высокочастотного (в/ч) звуков; *г* — четыре звука заключения; *д* — два слога основной части клохтания, один из партнеров кричит основную часть, а второй — крики вступления; *е* — два слога основной части клохтания, оба партнера кричат основную часть, горизонтальные линии представляют чередование звуков партнеров; *ж* — неполное клохтание двух птиц без центральной основной части.

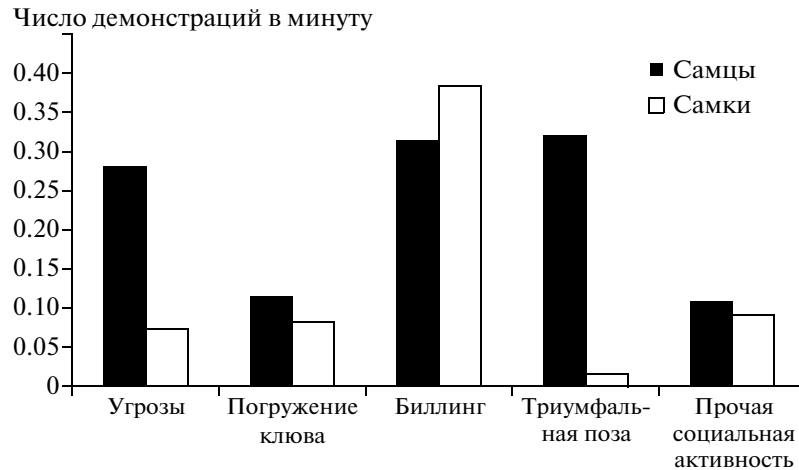


Рис. 6. Встречаемость разных форм коммуникативного поведения у самцов и самок большой конюги.

оценивали поведение только фокальной птицы, не учитывая поведения ее партнера.

Триумфальная поза была отмечена только у двух из 22 самок в 1990 г. и у одной из 21 в 2008 г. В одном из этих трех случаев триумфальная поза и крик у самок были отмечены после гибели брачного партнера, в другом случае брачный партнер самки исчез с участка и не появлялся там до окончания наблюдений. Потерявшие брачных партнеров самки демонстрировали триумфальные позы очень часто, попутно агрессивно нападая на находящегося рядом конюг обоих полов — при том, что до этого они регулярно участвовали в демонстрации биллинга со своим брачным партнером и никогда не принимали триумфальной позы. Возможно, резкое изменение поведения было вызвано потерей партнера и связанной с этим утратой потомства, поскольку оба родителя необходимы для успешного насиживания и выкармливания птенца (Gaston, Jones, 1998; Fraser et al., 2002). Такое резкое изменение социальных условий могло приводить к изменению гормонального фона самки и вызывать исполнение характерных для самцов демонстраций.

ОБСУЖДЕНИЕ

В сезон размножения в поведении больших конюг на поверхности колонии мы выделили 10 двигательных поз и демонстраций и 5 классов звуков и звуковых последовательностей. Все формы двигательных и акустических демонстраций наблюдались как у самцов, так и у самок; различия между полами отмечались в основном в частоте проявления различных форм демонстративного поведения.

Наши данные документально подтверждают отмеченную ранее в других исследованиях чрез-

вычайно высокую социальную активность больших конюг как до, так и после образования пар (Зубакин, 1990; Jones, 1993; Gaston, Jones, 1998; Харитонов, 2007). Высокая социальная активность большой конюги представляет одну из наиболее интригующих загадок в социальном поведении этого вида. Функциональное значение интенсивного и энергетически затратного демонстративного поведения большой конюги в течение всего периода размножения остается не до конца выясненным (Зубакин, 2007). Можно предположить, что исполнение внепарных консолидирующих демонстраций (формирование “клубных” пар) до начала насиживания может способствовать выбору партнеров для внебрачных копуляций, описанных для больших конюг (Gaston, Jones, 1998; Hunter, Jones, 1999). Насильственные копуляции у конюги невозможны и выбор партнера для спаривания всегда остается за самкой, поскольку спаривание происходит на воде, а у самцов конюг нет копулятивного органа, и им приходится взлетать над самками (Hunter, Jones, 1999).

Для большой конюги характерна моногамия, и после откладки единственного яйца оба партнера принимают одинаковое участие в его насиживании, а потом и в выкармливании птенца (Gaston, Jones, 1998; Fraser et al., 2002). Тем не менее, в свободное от насиживания время партнерши продолжают исполнять демонстрации саморекламирования и консолидации с птицами, не являющимися их брачными партнерами. Возможно, продолжение этой активности после начала откладки яиц позволяет этим птицам формировать парные связи “на будущее” — на следующий сезон размножения (Jones, 1993). Отчасти это предположение поддерживают данные о том, что только в 45.5% пар большой конюги состав партнеров сохраняется неизменным на следующий

сезон размножения, тогда как и самцы, и самки 25% пар возвращаются на ту же колонию на следующий год, но формируют пару с другим брачным партнером (Зубакин, Зубакина, 1993). Однако достоверные данные о связи между формированием “клубных” пар и образованием брачных пар в последующие годы до сих пор отсутствуют.

В коммуникативном поведении большой конюги в сезон размножения элементом визуальных демонстраций служит такая деталь брачного наряда, как хохол, который играет важную роль в оценке качества полового партнера (Jones, Hunter, 1999). И самцы, и самки оказывают предпочтение моделям птиц с более длинными хохлами (Jones, Hunter, 1999). Интересно, что похожее предпочтение было отмечено в ходе эксперимента с особями конюги-крошки (*Aethia pusilla*), которым приклеивали искусственный хохол (конюга-крошка хохла не имеет) (Jones, Hunter, 1998). Происхождение подобного предпочтения неясно, однако его наличие у вида, не имеющего хохла, свидетельствует о важной роли межполового отбора в эволюции этого элемента брачного наряда больших конюг (Jones, Hunter, 1999).

Поведение большой конюги имеет определенное сходство с поведением других представителей конюг трибы Aethini. Заметная социальная активность в период размножения на поверхности колонии отмечалась у всех видов конюг (Харитонов, 1980; Byrd, Williams, 1993; Jones, 1993, 1993b; Gaston, Jones, 1998; Jones et al., 2001). Исключение составляет только малая конюга (*Aethia pygmaea*), у которой значительная часть взаимодействий происходит в гнездовых камерах и под камнями, и на большей части ареала птицы активны в ночное время (Зубакин, Конюхов, 1999). У всех видов конюг в акустическом репертуаре присутствуют совместные демонстрации самца и самки, сопровождаемые последовательностями криков обоих партнеров, которые аналогичны клохтанию большой конюги. Это так называемые “duet-whinneying” белобрюшки (*Cyclorhynchus psittacula*) (Jones et al., 2001; Seneviratne et al., 2009), “duet-chatter” конюги-крошки (Jones, 1993b; Seneviratne et al., 2009) и “duet-beedoo” малой конюги (Byrd, Williams, 1993; Seneviratne et al., 2009). У всех видов конюг также отмечены крики саморекламирания — так называемые “whinneying” белобрюшки (Jones et al., 2001; Seneviratne et al., 2009), “chatter” конюги-крошки (Jones, 1993b; Seneviratne et al., 2009), и “beedoo” малой конюги (Byrd, Williams, 1993; Seneviratne et al., 2009). Однако только у большой конюги структура вокализации саморекламирания (триумфального крика) сильно отличается от таковой партий, исполняемых самцом и самкой во время биллинга, тогда как у малой конюги, конюги-крошки и бело-

брюшки структура вокализаций саморекламирания очень похожа на партии партнеров в дуэтоподобных вокализациях (Byrd, Williams, 1993; Jones, 1993b; Jones et al., 2001; Seneviratne et al., 2009). Кроме того, у белобрюшки и конюги-крошки нет специальной триумфальной позы, а демонстрация биллинга выглядит гораздо проще по сравнению с аналогичной демонстрацией больших конюг (Jones, 1993b; Jones et al., 2001; В.А. Зубакин, личное наблюдение).

У малой конюги, как и у большой, основная частота звуков не превышает 1.35 кГц (Byrd, Williams, 1993; Seneviratne et al., 2009), а у белобрюшки и конюги-крошки она составляет около 3–4 кГц (Jones, 1993b; Jones et al., 2001; Seneviratne et al., 2009). Также у малой конюги, как и у большой, основным структурным элементом вокализаций служит лай (Byrd, Williams, 1993; Зубакин, Конюхов, 1999; Seneviratne et al., 2009), а у белобрюшки и конюги-крошки — трель, сигнал с регулярной ритмической пульсацией (Харитонов, 1980; Jones, 1993b; Jones et al., 2001; Seneviratne et al., 2009). Однако у всех видов конюг вокализация саморекламирания (триумфальный крик) представляет собой последовательность из нескольких криков, соответствующих основным структурным элементам — лаев или трелей в зависимости от вида. У большой конюги вокализация саморекламирания состоит из лаев, чередующихся с промежуточными высокочастотными криками, а у белобрюшки эта вокализация включает чередование трелей с более тихими низкочастотными звуками (наши неопубликованные данные).

Таким образом, несмотря на некоторое сходство, репертуар коммуникативного поведения большой конюги более сложен и разнообразен по сравнению с репертуаром близких видов. Но еще одно отличие заключается в присутствии у большой конюги элементов ольфакторного поведения и связанных с ним поз и двигательных демонстраций — прикосновений и погружений клюва в оперение. Большая конюга — единственный вид из трибы конюг и даже из семейства чистиковых, для которого доказана важная роль обоняния в социальных взаимоотношениях (Hagelin, 2007; Hagelin, Jones, 2007; Rajchard, 2007). Особенности запаха больших конюг, по-видимому, имеют не меньшее значение для установления социального статуса, чем особенности их брачного оперения (Jones, Hunter, 1999; Hagelin et al., 2003; Jones et al., 2004). Малая конюга также имеет своеобразный запах во время сезона размножения, однако пока не получено никаких данных о его использовании во внутривидовой коммуникации (Gaston, Jones, 1998; Douglas et al., 2004).

Источником специфического запаха большой конюги, по всей видимости, являются крошеч-

ные видоизмененные “фитильковые” перья, расположенные на небольшом участке кожи между лопаток — именно в них обнаружена наибольшая концентрация характерных для конюг альдегидов (Douglas, 2008). По-видимому, распушение оперения загривка и верхней части спины конюгами в угрожающих позах, триумфальной позе и при биллинге способствует формированию вокруг конюги запахового облака. В свою очередь, это привлекает к демонстрирующей птице соседних конюг и провоцирует у них тактильные взаимодействия — прикосновения и погружения клюва в оперение. Возможно, таким образом может происходить перенос запаха с птицы на птицу, в первую очередь партнерам по биллингу и соседям, гнездящимся поблизости (Douglas, 2008), аналогично переносу запаха у высокосоциальных видов млекопитающих — например, у большой песчанки (*Rhombomys opimus*) (Гольцман и др., 1977). Можно предположить, что передача запаха в пределах локальной группы большой конюги может снижать агрессию между хозяевами соседних участков, позволяя отличать чужаков от соседей не только по акустическим и визуальным признакам, но и по запаху, как это происходит у млекопитающих. Это особенно важно, если взаимодействия происходят не на поверхности земли, а в темноте, в глубине каменных осыпей, в которых расположены гнездовые камеры. По всей вероятности, запаховая коммуникация вскоре будет обнаружена также и у малой конюги, поскольку птицы этого вида также имеют специфический запах во время сезона размножения (Douglas et al., 2004), а большая часть социальной активности проходит под поверхностью земли и в темное время суток (Зубакин, Конюхов, 1999).

Таким образом, эволюция коммуникативного поведения большой конюги пошла по пути усложнения как за счет увеличения разнообразия акустических и двигательных демонстраций, так и использования дополнительной модальности — хемокоммуникации.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность А.В. Андрееву и А.Я. Кондратьеву за любезно предоставленную возможность сбора материала на стационаре ИБПС ДВО РАН на о-ве Талан. Авторы также благодарны Е.Ю. Голубовой и С.П. Харитонову за помощь при сборе материала, а М.В. Холодовой и П.А. Сорокину — за помощь при проведении молекулярно-генетического анализа.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ (09-04-00416 и 10-04-00545) и Программы фундаментальных исследований От-

деления биологических наук РАН “Биологические ресурсы России: фундаментальные основы рационального использования” (проект “Изучение колониального гнездования морских и околоводных птиц как основа оценки их ресурсов и управления популяциями колониальных видов”).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреев А.В., Докучаев Н.Е., Кречмар А.В., Чернявский Ф.Б., 2006. Наземные позвоночные северо-востока России: аннотированный каталог. Магадан: Северо-Восточный Научный Центр ДВО РАН. 315 с.
- Володин И.А., Володина Е.В., Филатова О.А., 2005. Структурные особенности, встречаемость и функциональное значение нелинейных феноменов в звуках наземных млекопитающих // Журн. общей биол. Т. 66. № 4. С. 346–362.
- Гольцман М.Е., Наумов Н.П., Никольский А.А., Овсяников Н.Г., Пасхина Н.М., Смирин В.М., 1977. Социальное поведение большой песчанки (*Rhombomys opimus* Licht.) // Поведение млекопитающих. М.: Наука. С. 5–69.
- Зубакин В.А., 1990. Некоторые аспекты гнездовой биологии и социального поведения большой конюги // Изучение морских колониальных птиц в СССР. Информационные материалы. Магадан: Институт Биологических Проблем Севера ДВО АН СССР. С. 9–13. — 2007. О социальной организации морских птиц // Методы и теоретические аспекты исследования морских птиц: Материалы V Всероссийской школы по морской биологии. Ростов-на-Дону: Южный Научный Центр РАН. С. 180–202.
- Зубакин В.А., Зубакина Е.В., 1992. Ритмика активности большой конюги (*Aethia cristatella*) // Прибрежные экосистемы Северного Охотоморья. Остров Талан. Магадан: Институт Биологических Проблем Севера ДВО РАН. С. 165–181. — 1993. Наблюдения за мечеными чистиковыми птицами на острове Талан, Охотское море // Морские птицы Берингии, информационный бюллетень. Вып. 1. Магадан: Институт Биологических Проблем Севера ДВО АН СССР. С. 48–49.
- Зубакин В.А., Конюхов Н.Б., 1999. Биология размножения малой конюги (*Aethia pygmaea*). Характер гнездования, активность в колонии и социальное поведение // Известия РАН, сер. биол. № 5. С. 562–571.
- Кондратьев А.Я., Зубакин В.А., Голубова Е.Ю., Кондратьева Л.Ф., Харитонов С.П., Китайский А.С., 1992. Фауна наземных позвоночных животных острова Талан // Прибрежные экосистемы Северного Охотоморья. Остров Талан. Магадан: Институт Биологических Проблем Севера ДВО РАН. С. 72–108.
- Конюхов Н.Б., 1990. Большая конюга // Птицы СССР. Чистиковые. М.: Наука. С. 112–121.
- Харитонов С.П., 1980. Материалы по птицам острова Ионы // Орнитология. Вып. 15. С. 10–15. — 2007. Изучение структуры колоний околоводных птиц //

- Методы и теоретические аспекты исследования морских птиц: Материалы V Всероссийской школы по морской биологии. Ростов-на-Дону: Южный Научный Центр РАН. С. 122–147.
- Altmann J., 1974. Observational study of behaviour: sampling methods // *Behaviour*. V. 49. № 3–4. P. 227–265.
- Andreev A.V., Golubova E.Y., Kharitonov S.P., Zubakin V.A., 2009. Number of seabirds on the Talan island: twenty-year trends // *Proc. of 36th Annual Meeting Pacific Seabird Group 2009*. Japan: Hakodate. P. 29.
- Bonadonna F., Cunningham G.B., Jouventin P., Hesters F., Nevitt G.A., 2003. Evidence for nest-odour recognition in two species of diving petrel // *J. Exp. Biol.* V. 206. P. 3719–3722.
- Bonadonna F., Miguel E., Grosbois V., Jouventin P., Besnier J.-M., 2007. Individual odor recognition in birds: an endogenous olfactory signature on petrels' feathers? // *J. Chemical Ecology*. V. 33. № 9. P. 1819–1829.
- Bonadonna F., Nevitt G.A., 2004. Partner-specific odor recognition in an antarctic seabird // *Science*. V. 306. P. 835.
- Byrd C.V., Williams J.C., 1993. Whiskered auklet (*Aethia pygmaea*) // *The Birds of North America*, № 76. Philadelphia: The Academy of Natural Sciences; Washington: The American Ornithologists' Union. 12 p.
- Cerit H., Avanus K., 2007. Sex identification in avian species using DNA typing methods // *World's Poultry Science Journal*. V. 63. P. 91–99.
- Douglas H.D., 2006. Measuring chemical emissions in crested auklets (*Aethia cristatella*) // *J. Chem. Ecol.* V. 32. P. 2559–2567. — 2008. Prenuptial perfume: Allooinating in the social rituals of crested auklet (*Aethia cristatella*) and the transfer of arthropod deterrents // *Naturwissenschaften*. V. 95. P. 45–53.
- Douglas H.D., Co J.E., Jones T.H., Conner W.E., 2001. Heteropteran chemical repellents identified in the citrus odor of a seabird (crested auklet: *Aethia cristatella*): evolutionary convergence in chemical ecology // *Naturwissenschaften*. V. 88. P. 330–332. — 2004. Interspecific differences in *Aethia* spp. auklet odorants and evidence for chemical defense against ectoparasites // *J. Chem. Ecol.* V. 30. P. 1921–1935.
- Fraser G.S., Jones I.L., Hunter F.M., 2002. Male-female differences in parental care in monogamous crested auklets // *Condor*. V. 104. № 2. P. 413–423.
- Gaston A.J., Jones I.L., 1998. *The Auks*. Oxford: Oxford Univ. Press. 349 p.
- Griffiths R., Double M.C., Orr K., Dawson R., 1998. A DNA test to sex most birds // *Molec. Ecology*. V. 7. P. 1071–1075.
- Hagelin J.C., 2007. The citrus-like scent of crested auklets: reviewing the evidence for an avian olfactory ornament // *J. Ornithol.* V. 148. № 2. P. 195–201.
- Hagelin J.C., Jones I.L., 2007. Bird odors and other chemical substances: a defense mechanism or overlooked mode of intraspecific communication? // *Auk*. V. 124. № 3. P. 741–761.
- Hagelin J.C., Jones I.L., Rasmussen L.E.L., 2003. A tangerine-scented social odour in a monogamous seabird // *Proc. R. Soc. Lond. B*. V. 270. P. 1323–1329.
- Hunter F.M., Jones I.L., 1999. The frequency and function of aquatic courtship and copulation in least, crested, whiskered, and parakeet auklets // *Condor*. V. 101. P. 518–528.
- Jones I.L., 1993. Crested auklet (*Aethia cristatella*) // *The Birds of North America*, № 70. Philadelphia: The Academy of Natural Sciences; Washington: The American Ornithologists' Union. 16 p. — 1993a. Sexual differences in bill shape and external measurements of crested auklets // *Wilson Bull.* V. 105. № 3. P. 525–529. — 1993b. Least auklet (*Aethia pusilla*) // *The Birds of North America*, № 69. Philadelphia: The Academy of Natural Sciences; Washington: The American Ornithologists' Union. 16 p.
- Jones I.L., Hagelin J.C., Major H.L., Rasmussen L.E.L., 2004. An experimental field study of the function of crested auklet feather odor // *Condor*. V. 106. P. 71–78.
- Jones I.L., Hunter F.M., 1998. Heterospecific mating preferences for a feather ornaments in least auklets // *Behav. Ecol.* V. 9. № 2. P. 187–192. — 1999. Experimental evidence for mutual inter- and intra-sexual selection favouring a crested auklet ornament // *Anim. Behav.* V. 57. P. 521–528.
- Jones I.L., Hunter F.M., Fraser G., 2000. Patterns of variation in ornaments of crested auklets *Aethia cristatella* // *J. Avian Biol.* V. 31. P. 119–127.
- Jones I.L., Konyukhov N.B., Williams J.C., Byrd G.V., 2001. Parakeet auklet (*Aethia psittacula*) // *The Birds of North America*, № 594. Philadelphia: The Academy of Natural Sciences; Washington: The American Ornithologists' Union. 20 p.
- Jouventin P., Mouret V., Bonadonna F., 2007. Wilson's storm petrels *Oceanites oceanicus* recognise the olfactory signature of their mate // *Ethology*. V. 113. № 12. P. 1228–1232.
- Rajchard J., 2007. Intraspecific and interspecific chemosignals in birds: a review // *Veterinari Medicina*. V. 52. № 9. P. 385–391.
- Seneviratne S.S., Jones I.L., Miller E.H., 2009. Vocal repertoires of auklets (Alcidae: Aethini): structural organization and categorization // *Wilson J. Ornithol.* V. 121. № 3. P. 568–584.
- Wilden I., Herzel H., Peters G., Tembrock G., 1998. Subharmonics, biphonation, and deterministic chaos in mammal vocalization // *Bioacoustics*. V. 9. P. 171–196.
- Zollinger S.A., Riede T., Suthers R.A., 2008. Two-voice complexity from a single side of the syrinx in northern mockingbird *Mimus polyglottos* vocalizations // *J. Exp. Biol.* V. 211. № 12. P. 1978–1991.

**BEHAVIOR OF THE CRESTED AUKLET (*AETHIA CRISTATELLA*,
CHARADRIIFORMES, ALCIDAE) IN BREEDING SEASON:
VISUAL AND ACOUSTIC DISPLAYS**

V. A. Zubakin^{1,2}, I. A. Volodin^{3,4}, A. V. Klenova³, E. V. Zubakina², E. V. Volodina⁴, E. N. Lapshina³

¹*Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow 119071, Russia*

²*Russian Bird Conservation Union, Moscow 111123, Russia*

³*Faculty of Biology, Moscow State University, Moscow 119991, Russia*

⁴*Moscow Zoo, Moscow 123242, Russia*

e-mail: vzubakin@yandex.ru

Crested auklet is a highly social species of planctonivorous birds of the Northern Pacific, representing an important component of marine ecosystems. Although visual and acoustic channels of communication are very important for the crested auklet, the data on its visual and vocal displays are scarce. Postures, as well as visual and acoustic displays of crested auklets on their surface breeding grounds, are described; the quantitative data on the vocal traits and on the occurrence of different communication performances in males and females of this species are provided. Acoustic and behavior data were collected in 1987–1991 and 2008 on Talan Island (the Okhotsk Sea, Russia). The rate of contacts between birds was very high and sex-specific: on average, males initiated 1.13 contacts/min, whereas females only 0.65 contacts/min. Directionality of ruff-sniff displays differed depending on a posture of a recipient bird. The duration of the male trumpeting display was related to their social surrounding. However, no relations between the duration of the trumpeting display or of the courtship mutual cackling vocal display and behavioral context were revealed. Vocalizations of crested auklets contained two independent fundamental frequencies, occurring within a call either one after another or simultaneously. The role of different communicative modalities in behavior of the crested auklet is discussed.