

УДК 591.582:598.322

## ПОЛОВЫЕ И ИНДИВИДУАЛЬНЫЕ РАЗЛИЧИЯ В ВОКАЛЬНОМ РЕПЕРТУАРЕ ВЗРОСЛЫХ СТЕРХОВ (*GRUS LEUCOGERANUS*, GRUIDAE)

© 2007 г. Е. В. Брагина, И. Р. Бёме

119991, Биологический факультет Московского государственного университета, Москва, Россия

e-mail: janeb@yandex.ru

Поступила в редакцию 02.11.2006 г.

В вокальном репертуаре взрослых стерхов выделено 4 типа одиночных сигналов (два свистовых и два трелевых) и 4 типа последовательностей, 3 из которых образованы тональными сигналами, одна – трелевыми. В трех типах звуков обнаружены ярко выраженные половые различия. Индивидуальные различия сигналов выражены слабо. Показано, что основная частота звуков стерха не превышает 1.4 кГц, что, по данным литературы, соответствует частотам, наилучшим образом распространяющимся в болотистой местности, где обитают стерхи.

Стерх, или сибирский журавль (*Grus leucogeranus*) – один из мономорфных видов птиц. Самка и самец окрашены абсолютно одинаково. Различия полов по размерам не определимы на расстоянии. Ответ на вопрос, каким образом птицы определяют пол партнера, может затрагивать особенности акустической коммуникации: если визуальные различия между самками и самцами отсутствуют, их роль могут выполнять вокальные половые особенности.

Нужно отметить, что стерх – один из самых редких видов журавлей мира. Численность диких птиц 2900–3000 особей (Meine, Archibald, 1996), поэтому вопрос о восстановлении популяции стоит крайне остро. Если в репертуаре вида присутствуют крики с ярко выраженными половыми или индивидуальными особенностями, такие звуки можно использовать для акустического бесконтактного мониторинга стерхов в природе.

Цель работы -- описать репертуар вокальных сигналов взрослых стерхов, а также проследить индивидуальную и половую изменчивость криков.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Мы записывали звуки стерхов в Питомнике редких видов журавлей Окского государственного биосферного заповедника (ОГБЗ), расположенном в 300 км к юго-востоку от Москвы в Мещерской низменности. В исследовании участвовало 10 пар взрослых птиц: 10 самок и 10 самцов. В Питомнике половозрелые птицы живут семейными парами. У каждой пары есть открытая вольера и небольшое крытое помещение. Птицы имеют возможность слышать друг друга, но не живут в смежных вольерах, т.е. единственная особь своего вида, которую видит журавль, как правило, его партнер по брачной паре.

Записи проводили с мая по август в 2003 и 2004 гг., а также 9–11 ноября 2003, 22–24 сентября 2004, 21–23 января, 8–11 апреля и 23–25 октября 2005 г. Возраст птиц на момент исследования составлял от 2 до 25 лет (табл. 1). Большая часть записей относится к репродуктивному сезону, когда журавли воспитывали птенцов; осенние записи сделаны в период миграционного беспокойства; весенние охватывают брачный период, в который происходило спаривание. Мы записывали звуки на профессиональный касетный магнитофон Marantz PMD 222 с помощью конденсаторного микрофона Sennheiser МКН 67 с предусилителем К6. Записи делали на улице, расстояние до птиц варьировало от 2 до 30 м. Наблюдатель держал микрофон в руках либо микрофон стоял на микрофонной стойке, а наблюдатель находился рядом и комментировал. Запись вели в разное время суток, однако чаще это были утренние часы, 8.00–11.00; наблюдения проводили в различную погоду, однако черезчур ветреной и дождливой погоды старались избегать. Большая часть записей сделана тогда, когда птицы спокойно перемещались по вольере, кормились и отдыхали, т.е. в процессе их ежедневной активности, однако некоторые типы звуков, издаваемые журавлями при опасности (см. ниже), записаны в результате появления людей вблизи вольеры, отлова птенцов для зоотехнических процедур и т.п.

Спектрографический анализ звуков проводили с помощью программы Avisoft-SASLab Pro, v. 4.38 (© R. Specht). Звуки были оцифрованы с частотой дискретизации 22 кГц. Для построения спектрограмм использовали следующие параметры: окно Хэмминга, длина быстрого преобразования Фурье (FFT-length) 1024 точки, перекрывание по частотной оси (frame) 100%, перекрывание по временной оси (overlap) 96.87%. При этом ча-

Таблица 1. Объем материала

| Номер пары | Номер особи | Год рождения птицы | Количество записанных звуков |                           |                  |                 |                   |   |               |
|------------|-------------|--------------------|------------------------------|---------------------------|------------------|-----------------|-------------------|---|---------------|
|            |             |                    | Вяканье (n = 401)            | Гнусавое вяканье (n = 96) | Гудение (n = 58) | Трель (n = 365) | Блеяние (n = 210) | Предкопуляционная последовательность (n = 12) | Дуэт (n = 93) |
| 1          | Самец 1     | 1986               | 7                            |                           | 20               | 20              | 1                 |   | 10            |
|            | Самка 2     | 1994               | 25                           | 16                        |                  | 20              | 3                 | 10  |               |
| 2          | Самец 3     | 1996               | 25                           | 24                        | 1                | 21              | 25                | 2   | 10            |
|            | Самка 4     | 1996               | 11                           |                           |                  | 20              | 9                 |   |               |
| 3          | Самец 5     | 2001               | 26                           |                           |                  | 20              | 9                 |   | 10            |
|            | Самка 6     | 1997               | 25                           | 7                         |                  | 20              | 13                |   |               |
| 4          | Самец 7     | 1986               | 20                           |                           | 4                |                 | 25                |   | 10            |
|            | Самка 8     | 1986               | 25                           |                           | 3                | 19              | 25                |   |               |
| 5          | Самец 9     | 7                  | 25                           | 15                        |                  | 20              | 20                |   | 10            |
|            | Самка 10    | 1992               | 18                           |                           |                  | 20              | 14                |   |               |
| 6          | Самец 11    | 1987               | 25                           |                           | 7                | 20              |                   |   | 10            |
|            | Самка 12    | 1991               | 24                           | 20                        | 1                | 21              |                   |   |               |
| 7          | Самец 13    | 1980               | 12                           |                           | 3                | 8               | 15                |   | 10            |
|            | Самка 14    | 1981               | 18                           |                           |                  | 20              | 25                |   |               |
| 8          | Самец 15    | 1989               | 2                            |                           | 7                | 17              | 2                 |   | 3             |
|            | Самка 16    | 1988               | 23                           |                           |                  | 20              | 11                |   |               |
| 9          | Самец 17    | 1980               | 18                           |                           | 12               | 18              |                   |   | 10            |
|            | Самка 18    | 1986               | 22                           |                           |                  | 20              |                   |   |               |
| 10         | Самец 19    | 1978               | 25                           | 13                        |                  | 21              | 9                 |   | 10            |
|            | Самка 20    | 1996               | 25                           | 1                         |                  | 20              | 4                 |   |               |

Примечание: n – объем выборки.

стотное разрешение составляло 21 Гц, временное – 1.45 мс.

От каждой птицы старались записать 20 сигналов всех типов. При записи более 20 криков звуки для анализа выбирали случайным образом; если меньше 20, в анализ включали все крики. Всего было проанализировано 1130 звуков и 105 звуковых последовательностей (табл. 1). Чтобы избежать эффекта псевдорепликации, мы в равных долях включали в выборку звуки, записанные в разные года, сезоны и дни. При небольшом количестве записей для одной птицы отбирали звуки из разных временных отрезков записи, чтобы в анализ не попали следующие друг за другом, предположительно более похожие звуки.

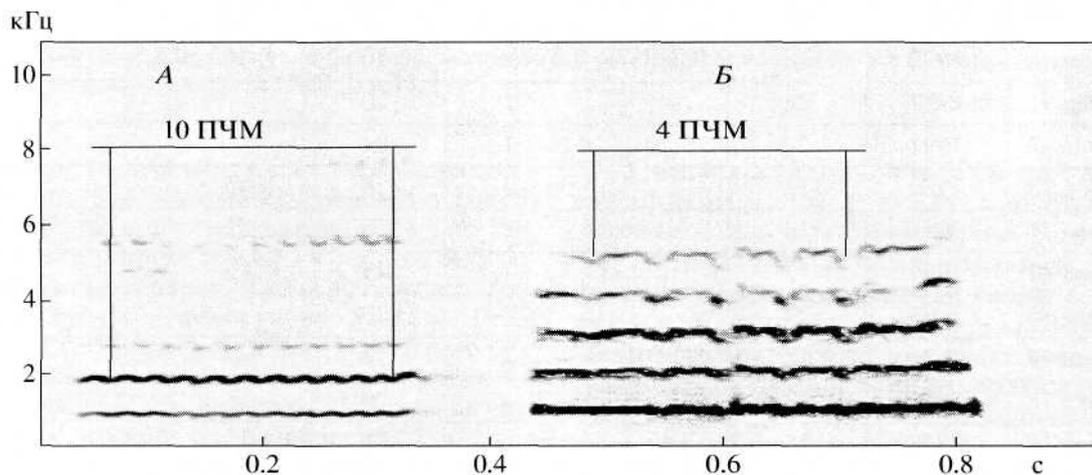
На сонограмме звука измеряли следующие характеристики. У тональных звуков: доминантное, начальное, максимальное (у модулированных звуков) и конечное значения основной частоты ( $F_0$ ) а

также длительность звука (рис. 1). При измерении трелевых звуков помимо перечисленных параметров регистрировали средний период частотной модуляции. Последний определяли как длительность нескольких отчетливо видных на сонограмме периодов частотной модуляции, деленную на их количество (рис. 1, 2). У всех звуков отмечали номер гармоники доминирующей интенсивности.

К полученным данным применили методы описательной статистики и критерий Вилкоксона для попарного сравнения средних значений параметров сигналов самок и самцов. Выборки анализируемых параметров не имели нормального распределения (критерий Шапиро-Уилка), поэтому для анализа индивидуальных и половых различий мы применили метод классификационных деревьев как альтернативу дискриминантному анализу (Feldesman, 2002).



**Рис. 1.** Тональные звуки стерха (вверху – осциллограмма звука, слева – энергетический спектр, в центре – сонограмма): *A* – вяканье самца. *B* – вяканье самки, *B* – гудение, *Г* – гнусавое вяканье.  $F_0$  дом – доминантная,  $F_0$  нач – начальная,  $F_0$  кон – конечная частота основной частоты;  $F_0$  ниж – нижняя основная частота гнусавого вяканья, ПЧМ – период частотной модуляции (в случае вяканья самца доминантной интенсивностью обладает первая гармоника, а не основная частота; на осциллограмме гнусавого вяканья видно, что нижняя частота модулирует верхнюю).



**Рис. 2.** Сонограмма трелевых звуков стерха: *A* – трель, *B* – бляение, ПЧМ – период частотной модуляции (в случае трели доминантной интенсивностью обладает первая гармоника, а не основная частота).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### Описание репертуара

В репертуаре взрослых стерхов мы выделили 4 типа одиночных сигналов (2 тональных и 2 трелевых) и 4 последовательности, образованные одиночными сигналами. При описании одиночных сигналов мы используем звукоподражательные названия, названия последовательностям даны в зависимости от ситуации, к которой они приурочены. Причиной является то, что 3 из 4 последовательностей образованы одним и тем же тональным сигналом, и в противном случае пришлось бы все три последовательности назвать одинаково ("последовательность вяканий").

### Тональные сигналы

**Вяканье** (рис. 1*A*, 1*B*). Тональный сигнал очень простой структуры. Как правило,

хорошо выражено несколько гармоник, частотная модуляция отсутствует. Средняя доминантная частота основной частоты (показатель, который мы используем, поскольку звук в подавляющем большинстве случаев немодулирован) составила  $0.77 \pm 0.07$  кГц для самцов ( $N = 185$ ) и  $1.02 \pm 0.09$  для самок ( $N = 216$ ) (табл. 2). Очень часто максимальную энергию несет не основная частота, а 1, 2, 3 или 4-я гармоника (см. табл. 6), которая, таким образом, и является доминантной частотой. Тем не менее, далее в тексте для простоты изложения мы используем термин "доминантная частота" вместо выражения "доминантная частота основной частоты".

Разновидность этого звука – гнусавое вяканье (рис. 1*Г*, табл. 3). Это бифонический звук, в котором сочетаются две частоты: верхняя, присутствующая в описанном выше звуке, и очень низкая, 0.07–0.08 кГц. Их взаимодействие приводит к появлению

Таблица 2. Параметры вьяканья

| Параметр            | Среднее,<br>$X \pm SD$ | Минимальное<br>и максимальное<br>значения |
|---------------------|------------------------|---|
| Самцы ( $n = 185$ ) |                        |   |
| $F_0$ нач           | $0.76 \pm 0.07$        | 0.67–1.08                                 |
| $F_0$ кон           | $0.77 \pm 0.08$        | 0.62–1.03                                 |
| $F_0$ дом           | $0.77 \pm 0.07$        | 0.66–1.07                                 |
| Длительность        | $167.0 \pm 97.2$       | 51–494                                    |
| Самки ( $n = 216$ ) |                        |   |
| $F_0$ нач           | $1.00 \pm 0.08$        | 0.82–1.25                                 |
| $F_0$ кон           | $1.02 \pm 0.09$        | 0.86–1.31                                 |
| $F_0$ дом           | $1.02 \pm 0.09$        | 0.90–1.31                                 |
| Длительность        | $154.0 \pm 93.6$       | 38–467                                    |

Примечание. Здесь и в последующих таблицах значения  $F_0$  даны в килогерцах, значения длительности и периода пульсации – в миллисекундах.

Таблица 3. Параметры гнусавого вьяканья

| Параметр           | Среднее,<br>$X \pm SD$ | Минимальное<br>и максимальное<br>значения |
|--------------------|------------------------|---|
| Самцы ( $n = 52$ ) |                        |   |
| $F_0$ нач          | $0.78 \pm 0.08$        | 0.69–1.01                                 |
| $F_0$ кон          | $0.77 \pm 0.07$        | 0.67–0.95                                 |
| $F_0$ дом верх     | $0.78 \pm 0.08$        | 0.68–0.96                                 |
| $F_0$ ниж*         | $0.07 \pm 0.02$        | 0.04–0.10                                 |
| Длительность       | $237.0 \pm 80.0$       | 128–495                                   |
| Самки ( $n = 44$ ) |                        |   |
| $F_0$ нач          | $0.96 \pm 0.07$        | 0.86–1.10                                 |
| $F_0$ кон          | $0.98 \pm 0.08$        | 0.84–1.12                                 |
| $F_0$ дом верх     | $0.98 \pm 0.08$        | 0.83–1.11                                 |
| $F_0$ ниж*         | $0.08 \pm 0.01$        | 0.06–0.11                                 |
| Длительность       | $150.2 \pm 43.6$       | 84–334                                    |

\* Измерена как частота модуляции верхней, "обычной" частоты сигналов.

боковых частот (сайдебандов), значения которых равны сумме верхней частоты и величин, кратных нижней частоте ( $F_0$  верх +  $F_0$  ниж,  $F_0$  верх -  $F_0$  ниж,  $F_0$  верх +  $2F_0$  ниж и т.д.) (Изюмов, Линде, 1983). Этот звук найден только у 7 птиц питомника, 4 из которых самки, а 3 – самцы.

Необходимо отметить, что сигналы, в которых присутствует только низкая частота, не встречаются. К сожалению, низкую частоту часто маскирует шум, и ее значение не всегда можно измерить, поэтому на сонограмме мы измеряли частоту модуляции верхней частоты нижней (рис. 1Г). Очевидно, что непосредственное измерение было бы точнее,

Таблица 4. Параметры трели

| Параметр            | Среднее,<br>$X \pm SD$ | Минимальное<br>и максимальное<br>значения |
|---------------------|------------------------|---|
| Самцы ( $n = 165$ ) |                        |   |
| $F_0$ нач           | $0.71 \pm 0.06$        | 0.60–0.90                                 |
| $F_0$ кон           | $0.70 \pm 0.07$        | 0.56–0.90                                 |
| $F_0$ дом           | $0.70 \pm 0.06$        | 0.60–0.86                                 |
| Длительность        | $220.0 \pm 92.6$       | 36.0–504.0                                |
| Период пульсации    | $27.2 \pm 3.9$         | 19.8–41.7                                 |
| Самки ( $n = 200$ ) |                        |   |
| $F_0$ нач           | $0.95 \pm 0.07$        | 0.82–1.14                                 |
| $F_0$ кон           | $0.95 \pm 0.07$        | 0.82–1.12                                 |
| $F_0$ дом           | $0.95 \pm 0.07$        | 0.81–1.09                                 |
| Длительность        | $198.9 \pm 71.6$       | 63.0–500.0                                |
| Период пульсации    | $29.9 \pm 30.4$        | 19.0–41.4                                 |

поэтому этим способом мы пользовались только при отсутствии другой возможности.

**Гудение.** Низкочастотный, по сравнению с остальными криками репертуара, тональный звук (рис. 15). Среднее значение доминантной частоты –  $0.14 \pm 0.09$  кГц, начальная частота равна  $0.14 \pm 0.02$  кГц, конечная частота –  $0.13 \pm 0.01$  кГц, длительность –  $1227.1 \pm 519.0$  мс ( $N = 58$ ). Это самый длительный сигнал стерха (может продолжаться более 2 с) и самый тихий, слышимый лишь на расстоянии нескольких метров.

#### Трелевые сигналы

Собственно *трель* (рис. 2А, табл. 4) – ритмический, крайне редко модулированный звук. Доминантная частота самцов (значения усреднены для всех самцовых звуков) –  $0.70 \pm 0.06$  кГц ( $N=165$ ), самок –  $0.95 \pm 0.07$  кГц ( $N = 200$ ). Очень часто максимальную энергию несет не основная частота, а 1, 2, 3 или 4-я гармоники (см. табл. 6).

**Блеяние** (рис. 2Б). Этот сигнал больше известен как сторожевой крик стерха, однако мы, придерживаясь звукоподражательных названий, назвали его блеянием. Этот звук также относится к трелевым, однако период частотной модуляции в 2 раза больше, чем у описанной выше трели (табл. 5).

#### Последовательности

Одиночными звуками, акустическими элементами первого уровня (Панов, 1978) в репертуаре стерха образованы последовательности, элементы второго уровня: устойчивые совокупности сигналов, характеризующиеся определенными особенностями.

Таблица 5. Параметры блеяния

| Параметр            | Среднее, $X \pm SD$ | Минимальное и максимальное значения |
|---------------------|---------------------|-------------------------------------|
| Самцы ( $n = 106$ ) |                     |                                     |
| $F_0$ нач           | $0.85 \pm 0.13$     | 0.67–1.46                           |
| $F_0$ кон           | $0.87 \pm 0.14$     | 0.65–1.46                           |
| $F_0$ дом           | $0.87 \pm 0.10$     | 0.66–1.11                           |
| Длительность        | $431.8 \pm 173.5$   | 185.0–936.0                         |
| Период пульсации    | $48.8 \pm 3.6$      | 41.0–57.0                           |
| Самки ( $n = 101$ ) |                     |                                     |
| $F_0$ нач           | $1.08 \pm 0.09$     | 0.90–1.27                           |
| $F_0$ кон           | $1.13 \pm 0.10$     | 0.88–1.34                           |
| $F_0$ дом           | $1.11 \pm 0.09$     | 0.90–1.29                           |
| Длительность        | $296.0 \pm 100.8$   | 116.0–633.0                         |
| Период пульсации    | $47.0 \pm 4.98$     | 32.0–58.0                           |

*Предкопуляционная последовательность* (рис. 3Б, табл. 7). Название обусловлено строгой приуроченностью сигналов к ситуации, предшествующей спариванию. Состоит из повторяющихся немодулированных вяканий, длительность которых, равно как и длительность пауз между ними, очень стабильна на протяжении всей последовательности. Сигнал могут издавать как самки, так и самцы.

*Унисональный крик* (дуэт). Унисональный

крик стерха представляет собой последовательность тональных криков самца, чередующихся с одним или двумя криками самки. Как правило, дуэт начинается с тонального сигнала большей, чем остальные звуки, длительности. Этот звук может принадлежать как самцу, так и самке (рис. 4). За ним в ряде случаев следует пауза, после которой звуки партнеров начинают чередоваться (табл. 8). Как правило, крики и самца, и самки модулированы по частоте. Подробное описание дуэтных криков – тема отдельного исследования.

*Предполетная последовательность.* Представляет собой последовательность вяканий возрастающей интенсивности (рис. 3А). Вяканья либо немодулированы, либо частота возрастает по ходу сигнала. Стерхи издают эти звуки в то время года, которое в природе соответствует миграции. Птица начинает кричать негромко, постепенно увеличивая амплитуду сигнала, и после ряда сигналов взлетает. Количественно описать эту последовательность сложно, поскольку у нее не всегда есть четкое начало и четкий конец. Стерхи могут довольно долго издавать одиночные вяканья, постепенно переходящие либо не переходящие в последовательность; после нарастающих по интенсивности звуков птица не всегда взлетает, иногда продолжая издавать сигналы, интенсивность которых снижается, а паузы между ними увеличиваются,

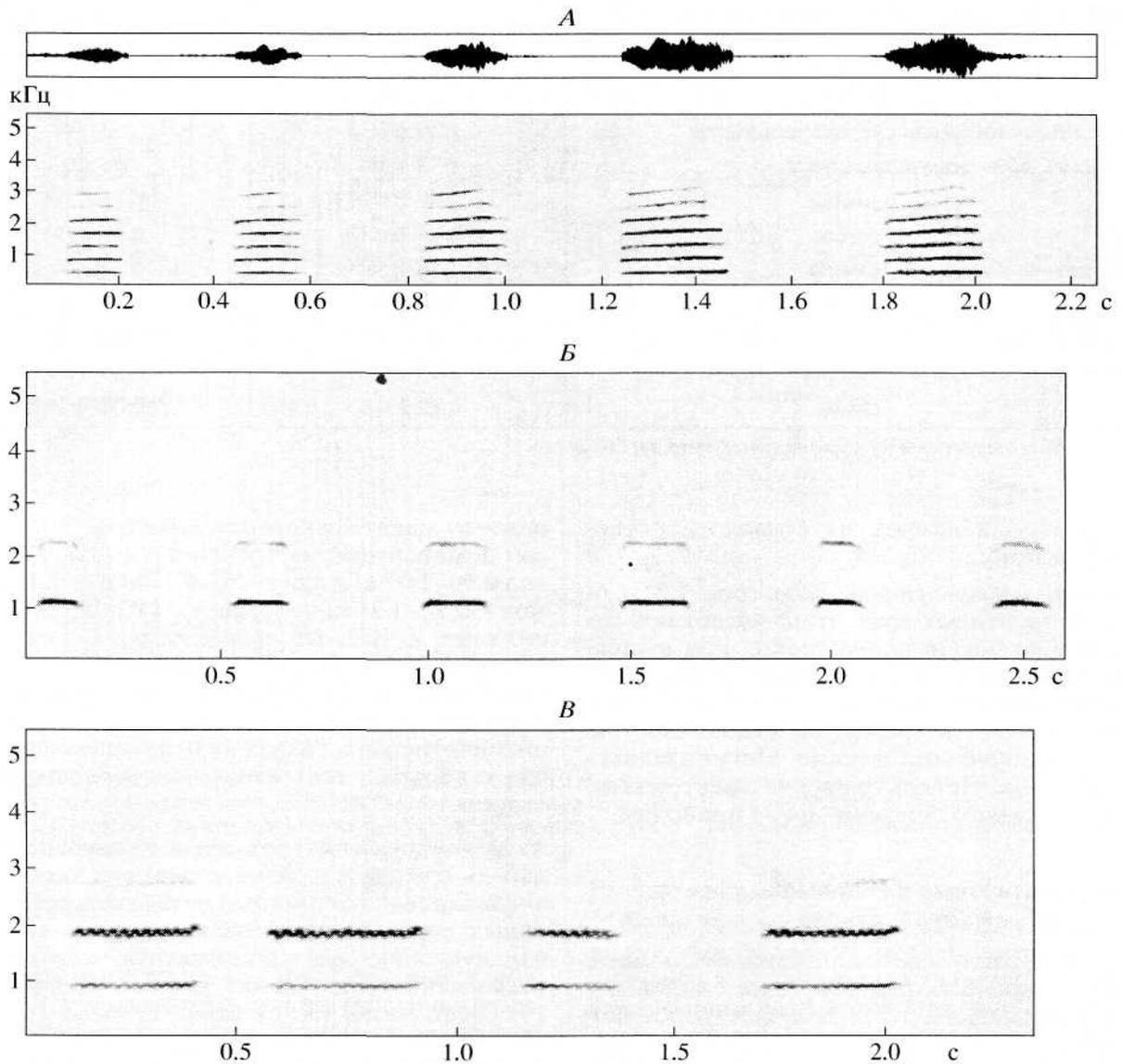
Таблица 6. Распределение энергии в звуках разного типа

| Тип сигнала      | Гармоники доминантной интенсивности, % от общего числа звуков |       |       |       |       | Общее количество звуков |
|------------------|---|-------|-------|-------|-------|-------------------------|
|                  | $F_0$   | $F_1$ | $F_2$ | $F_3$ | $F_4$ |                         |
| Вяканье          | 61.9  | 26.9  | 8.8   | 2.0   | 0.005 | 401                     |
| Гнусавое вяканье | 58.3  | 35.4  | 5.3   | 1.0   | 0     | 96                      |
| Трель            | 52.9  | 26.3  | 11.8  | 6.0   | 3.0   | 365                     |
| Блеяние          | 92.9  | 2.9   | 1.4   | 2.9   | 0     | 210                     |
| Гудение          | 98.3  | 17.2  | 0     | 0     | 0     | 58                      |

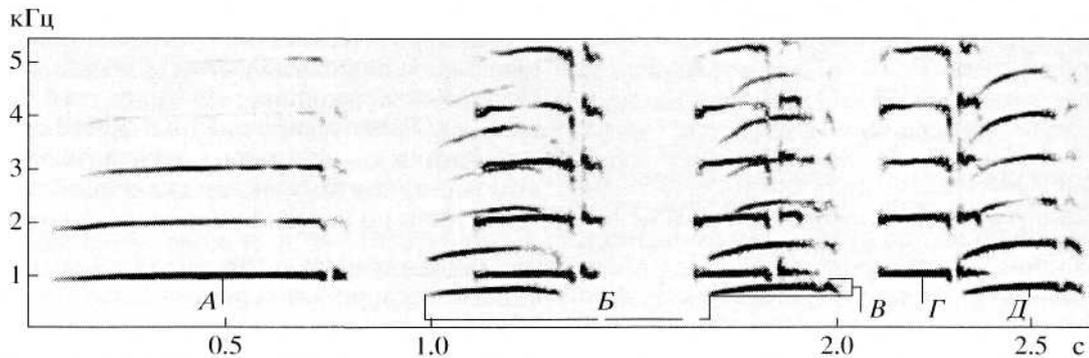
Таблица 7. Параметры предкопуляционной последовательности

| Параметр  | Среднее, $X \pm SD$ | Минимальное и максимальное значения |            |
|---|---------------------|-------------------------------------|------------|
| Количество вяканий в последовательности* ( $n = 12$ ) | $32.5 \pm 13.3$     | 15.0–55.0                           |            |
| Длительность последовательности*, с ( $n = 12$ )      | $16.7 \pm 7.2$      | 7.0–29.6                            |            |
| $F_0$ дом вяканий                                     | самцы ( $n = 55$ )  | $0.67 \pm 0.01$                     | 0.60–0.70  |
|   | самки ( $n = 296$ ) | $1.03 \pm 0.05$                     | 0.94–1.11  |
| Длительность вяканий                                  | самцы ( $n = 55$ )  | $155.9 \pm 54.7$                    | 48.0–376.0 |
|   | самки ( $n = 296$ ) | $105.8 \pm 23.5$                    | 40.0–153.0 |

\*Из 12 последовательностей 8 записаны полностью, от начала до конца, у 4 пропущено начало.



**Рис. 3.** Предполетная (*A*), предкопуляционная (*B*) и гнездовая (*B*) последовательности звуков стерха. Для *A* сверху – осциллограмма и внизу – сонограмма звука как иллюстрация его возрастающей интенсивности.



**Рис. 4.** Сонограмма унисонального крика стерха. Показан первый звук дуэта и 3 первых слога (в данном дуэте первый звук принадлежит самке; каждый крик самки состоит из двух частей). Видно, что частота криков самки выше, чем частота криков самца. *A* – первый звук дуэта, *B* – длительность слога, *B* – глубина модуляции, *Г* – крик самки, *Д* – крик самца.

Таблица 8. Параметры унисонального крика

| Параметр                                  | Среднее, $X \pm SD$ | Минимальное и максимальное значения |
|---|---------------------|-------------------------------------|
| Колич. полных слогов в последовательности | $15.9 \pm 10.5$     | 2–34                                |
| Длительность последовательности, с        | $10.8 \pm 5.4$      | 5.6–20.3                            |
| $F_0$ дом                                 | самцы               | 0.89 ± 0.07                         |
|   | самки               | 1.07 ± 0.10                         |
| Длительность вяканий                      | самцы               | 216 ± 55                            |
|   | самки               | 198 ± 33                            |
| Длительность слога                        | $488 \pm 58$        | 390–750                             |
| Глубина модуляции криков                  | самцов              | $0.10 \pm 0.07$                     |
|   | самок               | $0.12 \pm 0.05$                     |

Примечание. Всего измерены 93 унисональных крика и 262 слога.

и назвать их последовательностью уже сложно.

*Гнездовая последовательность* (рис. 3В). Со-вокупность трелей, которые птица издает при переворачивании материала на гнезде, при вылуплении птенца и т.д. От обычных серий трелей, которые издают родители при общении с маленьким птенцом, отличается временной стабильностью пауз между одиночными звуками. Могут издавать и самки, и самцы. Четких границ не имеет, поэтому количественного описания мы не приводим.

#### Индивидуальные и половые различия в криках стерха

Мы обнаружили ярко выраженные половые особенности вяканья, трели, гнусавого вяканья и бляения. Проанализировать половые особенности гудения нам не удалось, так как данный звук жестко связан с агрессивной территориальной демонстрацией (см. ниже). У стерхов территорию охраняет, как правило, самец, и именно он издает этот тип сигнала, поэтому записать нужное количество звуков от самок и проследить половую изменчивость мы не смогли: от самок записано только 4 сигнала этого типа.

#### Вяканье

**Половые различия.** При сравнении индивидуальных и половых различий мы не использовали вяканья, входящие в состав дуэтов. Для описания половых различий анализировали длительность звука и доминантную частоту ( $F_0$  дом), поскольку частотная модуляция у сигнала отсутствует (начальная и конечная частоты равняются доминантной). Оказалось, что длительность звуков самцов и самок в парах достоверно не различается (критерий Вилкоксона для сопряжённых пар), в то время как доминантная частота служит надежным идентификатором пола (рис. 5). Диапазон доминантных частот

самцов (табл. 2) составил 0.66–1.07 кГц (среднее – 0.77 кГц,  $N = 185$ ), самок – 0.90–1.31 кГц (среднее – 1.02 кГц,  $N = 216$ ), см. табл. 2. Частота криков самки в среднем на 0.25 кГц (32.5%) выше, чем частота криков самца. Сравнение частот криков внутри каждой пары показано на рис. 5А. Диапазоны доминантных частот партнеров в 7 парах из 10 не перекрываются, для остальных трёх пар закономерность отсутствует.

**Индивидуальные различия.** Различия тональных и трелевых криков отдельных особей мы анализировали с помощью метода классификационных деревьев. Для анализа использовали начальную, конечную и доминантную частоты, длительность звука. Анализ вяканий провели для 19 особей из 20, т.к. от самца 15 было записано всего 2 звука. 215 звуков из 399, т.е. 53.9%, было классифицировано правильно, т.е. отнесено к той особи, которая издала звук.

#### Гнусавое вяканье

**Половые различия.** Метод классификационных деревьев показал, что вероятность причисления крика к "правильному" полу для 6 птиц составила 97.9% (гнусавое вяканье записано от 7 птиц питомника, однако для одной птицы звуков слишком мало, поэтому мы не включили ее в анализ). Неправильно классифицировано 2 звука.

**Индивидуальные различия.** Для построения классификационного дерева были использованы 5 параметров: начальная, конечная и доминантная частоты, длительность звука и период пульсации. Точность классификации для шестерых птиц составила 87.4%: неправильно классифицированы 7 звуков самки 12, 1 звук самца 9 и по 2 звука самки 6 и самца 19.

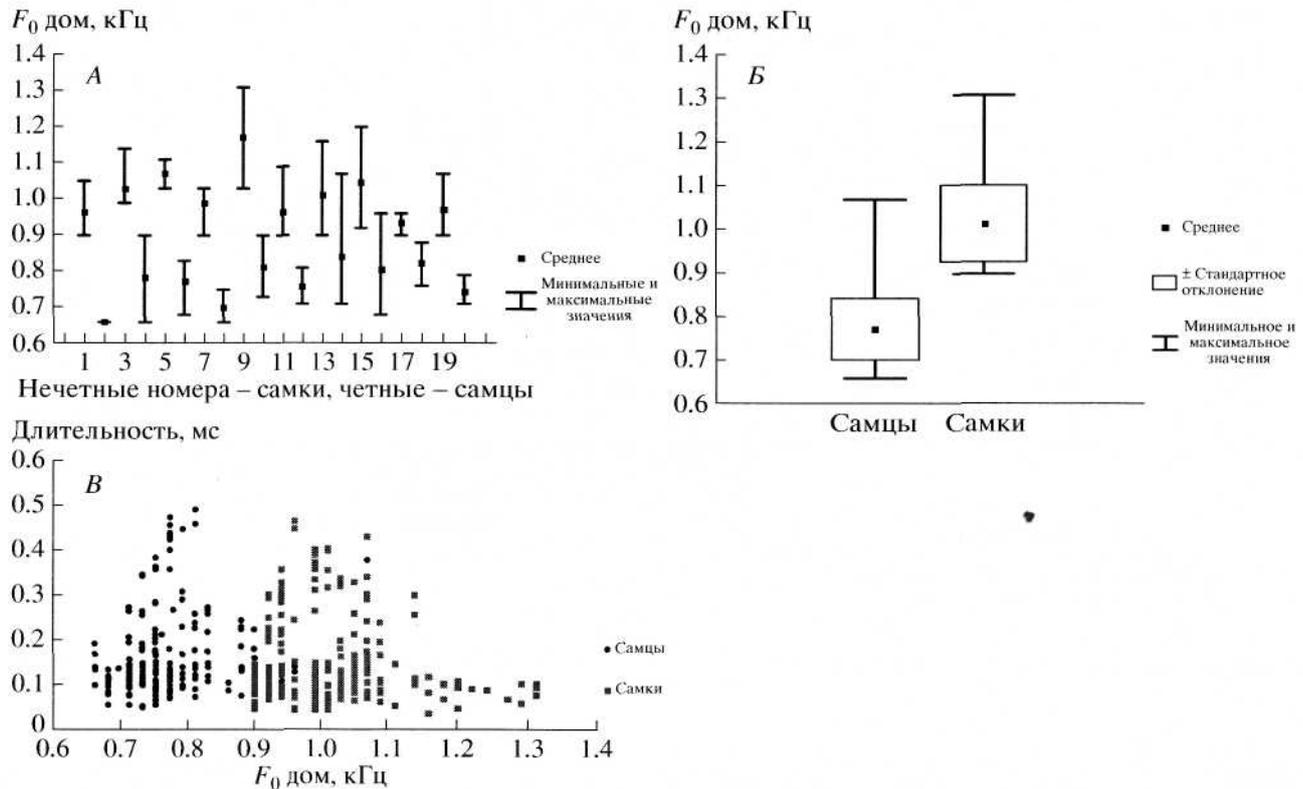


Рис. 5. Частотные различия вканий в зависимости от пола: А – диапазоны значений доминантных частот для каждой особи (значения частот партнеров из каждой пары расположены рядом – самец № 2 является партнером самки № 1 и т.д.), Б – средние значения доминантных частот для каждого пола, В – диаграмма рассеяния доминантных частот самцов и самок (каждая точка соответствует одному звуку).

### Трель

**Половые различия.** Как и для вканий, наиболее удобным показателем половых различий оказалась доминантная частота: частотная модуляция, как правило, отсутствует, начальная и конечная частоты равняются доминантной; длительность звука и период частотной модуляции у самцов и самок достоверно не различаются (критерий Вилкоксона для сопряженных пар). Средняя доминантная частота самцов – 0.70 кГц, самок – 0.95 кГц, т.е. частота криков самки в среднем на 0.25 кГц (35.7%) выше частоты криков самца (рис. 6, табл. 4). В интервал перекрытия между полами попадает 21 звук из 365, или 5.7% всей выборки (рис. 6В), причем это количество распределено между тремя самками и тремя самцами из пяти пар.

Если сравнивать половые различия трелевых криков партнеров (рис. 6Б), голос самки всегда оказывается выше голоса самца (это не подтверждено только для самца № 1, который в начале наших исследований сломал клюв, поэтому мы не записали от него трелевых криков). На рисунке видно, что самцы, обладающие "высоким голосом", живут с самками, чей голос еще выше, и наоборот.

**Индивидуальные различия.** Для анализа индивидуальных различий использовали начальную, конечную и доминантную частоты, длительность звука, период частотной модуляции. Для 19 особей вероятность правильного причисления крика к издавшей его особи составила 58.1%.

### Блеяние

**Половые различия.** Половые различия в бляниях выражены хуже, чем в предыдущих двух типах сигналов (табл. 5). Частота криков самки в среднем на 0.24 кГц (27.6%) выше частот криков самца (рис. 7). Мы записали бляния от самцов и самок 7 пар журавлей (8-я самка и 8-й самец были из разных пар) и выяснили, что доминантные частоты бляний партнеров перекрываются у двух пар, не перекрываются – у пяти.

**Индивидуальные различия.** В анализ индивидуальных особенностей бляний мы включили звуки от 12 птиц, от которых было записано более 5 звуков (табл. 1) в соответствии с условиями применения метода классификационных деревьев. Точность индивидуальной идентификации для 12 птиц составила 76%.

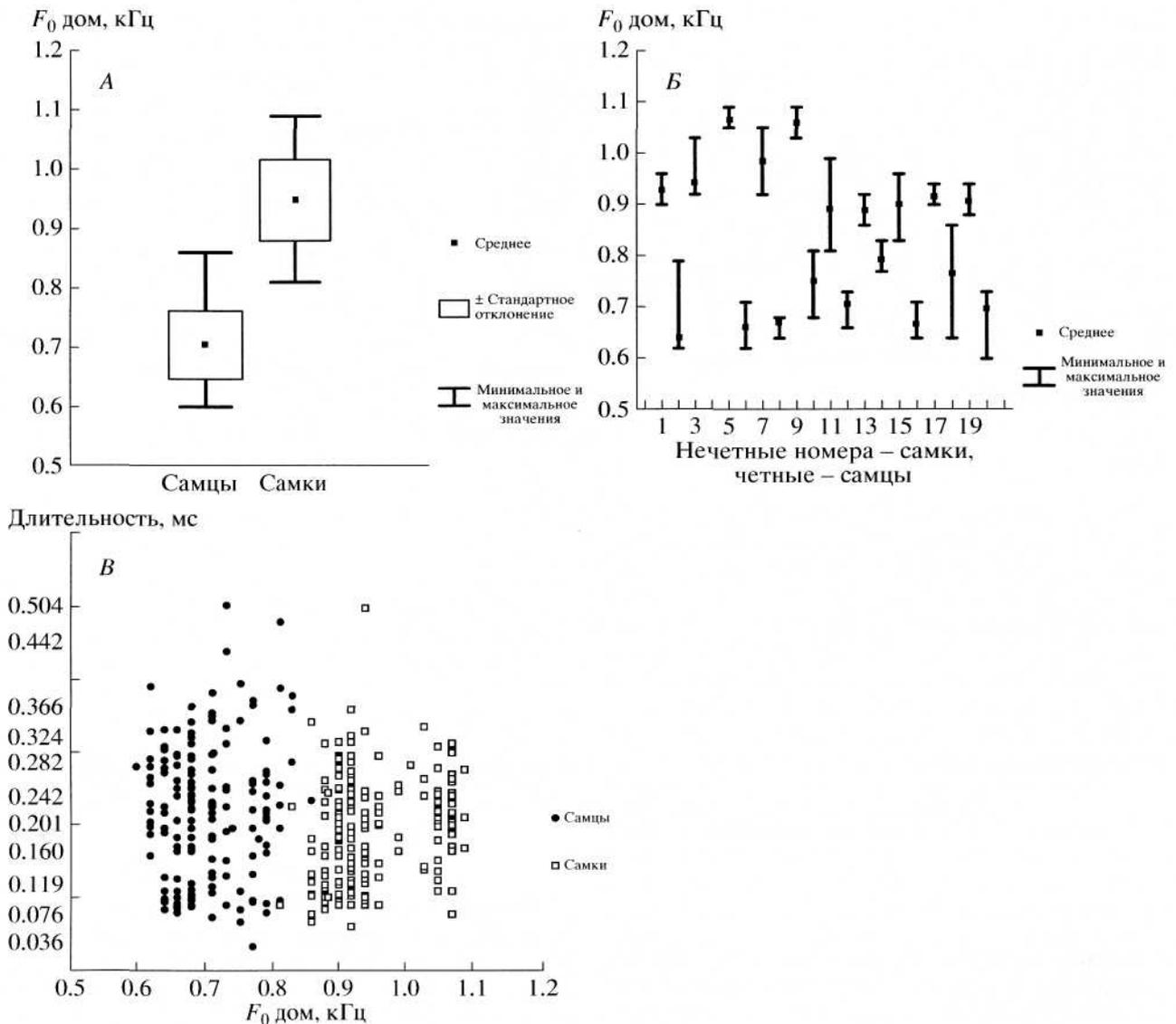


Рис. 6. Частотные различия трелей в зависимости от пола: *A* – значения доминантных частот для каждого пола, *B* – диапазоны значений доминантных частот для каждой особи (значения частот партнеров из каждой пары расположены рядом, видно, что они не перекрываются; для самца № 4 звуки отсутствуют), *C* – диаграмма рассеяния доминантных частот самцов и самок.

## ОБСУЖДЕНИЕ

### Репертуар

Стерх представляет собой пример вида с дискретным вокальным репертуаром: каждый тип звука хорошо отличается от остальных, переходные звуки встречаются редко. Мы выделяем 4 типа звуков (2 тональных и 2 трелевых) и 4 последовательности. Данные литературы, касающиеся вокальных сигналов стерха, крайне скудны. Словесное описание репертуара стерха приводит Соуи (Sauey, 1985); некоторые сведения есть в работе Флинта (1987).

Наши наблюдения показывают, что *вяканье* стерхи используют в различных ситуациях: ком-

муникация в паре при отсутствии видимых раздражителей, неожиданное появление хищника (например, человека) вблизи вольеры, обучение птенца полету и т.д. Из звуков этого типа состоят предполетная, предкопуляционная и унисональная последовательности. Соуи (Sauey, 1985) сообщает о пищании (beeping), свистах (tooting) и стогах (moan) стерха, которые, судя по словесному описанию, соответствуют вяканью. Пищание – звук, который птицы многократно издают перед тем, как взлететь и покинуть места кормежки; его функция, видимо, состоит в синхронизации отлета стаи. Свист – тот же звук, однако его стерхи издают в полете, крики немного длиннее и громче; вероятная функция – поддержание кон-

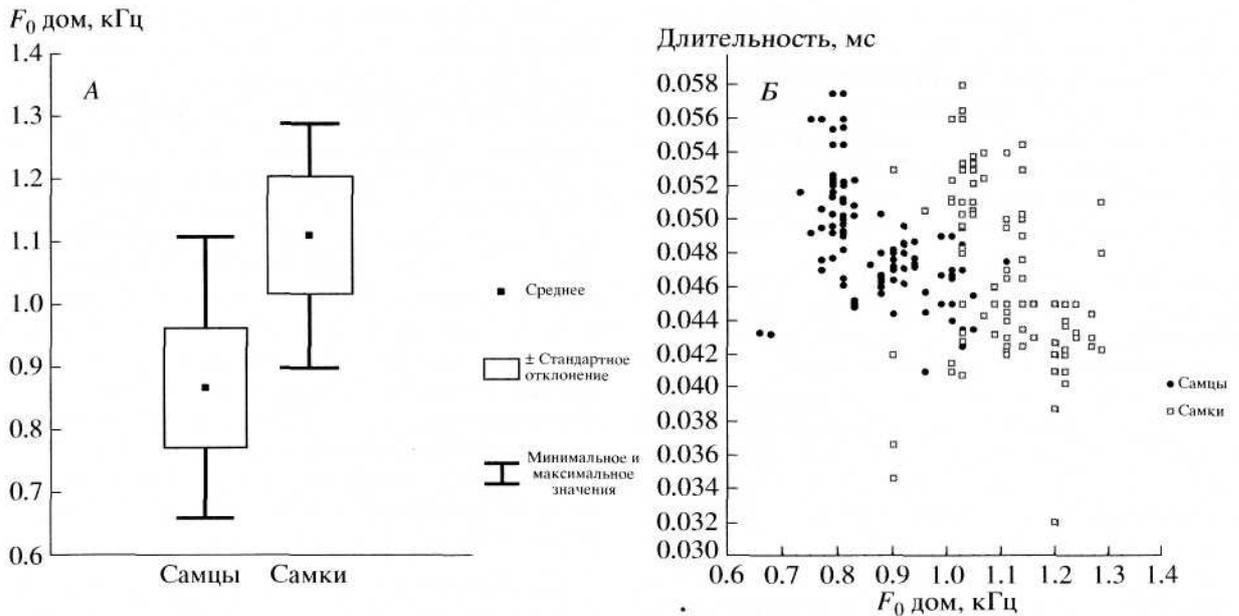


Рис. 7. Частотные различия блеяний в зависимости от пола: А – значения доминантных частот для каждого пола, Б – диаграмма рассеяния доминантных частот самцов и самок.

такта внутри группы летящих птиц. Стон – звук, напоминающий по тембру первый крик дуэта; используется птицей, раздраженной внешними факторами, а также при ссорах между супругами.

Функции и контекст *гнусового вяканья* от обычного вяканья не отличаются. Птицы, которые способны издавать гнусовое вяканье, также могут продуцировать "чистый" тональный звук. Один сигнал может переходить в другой в течение одной и той же серии криков.

**Гудение** – звук, наиболее строго приуроченный к определенному типу поведения. Журавли издают его в момент ритуализованной агрессивной демонстрации, при закладывании головы за крыло после "парадного" или "гусиного" шага по терминологии Флинта (1987). Поскольку в паре журавлей территорию охраняет, как правило, самец, именно он выполняет комплекс действий, которым сопутствует данный звук. Этот же сигнал и ритуализованное поведение описывает Флинт (1987, с. 318): «При большей степени агрессии птица делает те же движения, что при начале унисонального дуэта, но вместо крика опускает конец клюва на спину, развертывая одно из крыльев и издавая рокочущее "рычание", слышимое только на расстоянии нескольких метров.» Р. Соуи (Sauey, 1985) также указывает на жесткую взаимосвязь этого звука с комплексом поклонов и поворачивания головы на спину. Цитируемый автор предполагает, что эта взаимосвязь может свидетельствовать о нестандартном по сравнению с другими звуками механизме продуцирования гудения, например, использовании

воздушных мешков, которые в других криках не используются. Именно с помощью таких мешков издают свое низкое гудение эму (Sauey, 1985).

В репертуаре других журавлей рода *Grus* также присутствуют тональные звуки, однако их функции различны и не всегда совпадают с функциями тональных сигналов стерха. Гаунт с соавторами (Gaunt et al., 1987) сообщает о тональной структуре сторожевого крика черного журавля (*G. monacha*) (сонограмма звука в работе отсутствует). Стерх (см. выше) обладает трелевой структурой сторожевого крика. Карлсон и Трост (Carlson, Trost, 1992) приводят сонограмму сторожевого крика американского журавля (*G. americana*), которая свидетельствует о тональной немодулированной по частоте структуре этого крика, и очень похожа на вяканье стерха по своей структуре. Авторы сообщают, что среднее значение основной частоты криков самца – 946 Гц, самка – 1115 Гц, что несколько больше соответствующих цифр для стерха. Функции сторожевого крика в работе не описаны.

В работе Будде (Budde, 1999, 1999a) сделано полное описание репертуара восточного венценосного журавля (*Balearica regulorum gibbericeps*) – вида, принадлежащего к другому роду, нежели стерх. Тональные звуки венценосного журавля состоят из 4 частей (Intro I, Intro 2, mainpart, end-note) различной частоты (от 312 до 590 Гц) и длительности (0.09-0.33 с). Эта общая схема, по словам автора, характерна для сторожевого (guard), контактного (contact) и полетного (flight) криков. Однако данные типы криков достоверно различаются между

собой значением основной частоты либо длительностью тех или иных частей сигнала. Основные частоты вяканья стерхов всегда выше, а гудения – существенно ниже, чем таковые характеристики венценосного журавля. Более того, в отличие от четырехсложных звуков венценосных журавлей вяканье стерха представляет собой довольно просто организованный звук.

Наши наблюдения показывают, что *трель* стерха приурочена к ряду ситуаций, связанных прежде всего с комфортным поведением: коммуникация партнеров, родителей и птенца на близком расстоянии, спокойное перемещение семейной группы по вольере. Общий уровень возбуждения низок. Крайне редко мы регистрировали этот звук как реакцию на опасность. Частота, с которой птицы издают сигнал, очень высока в первые дни жизни птенца (в частности, в момент проклева яйца от самки можно более минуты слышать непрерывные трели) и снижается по мере его взросления. Эти наблюдения согласуются с наблюдениями сотрудников Международного журавлиного фонда (International Crane Foundation) (Mirande, личное сообщение) и Питомника редких видов журавлей (Кашенцева, личное сообщение). Соуи (Sauey, 1985) пишет о мурлыканьи (purring) и стаккато (staccato) стерха, которые, судя по описанию, соответствуют трели. Мурлыканье – тихий звук, издаваемый при опасности: появлении человека или животного, например индийского журавля (*G. antigone*). Услышав этот звук, стерхи принимали позу готовности к действию. Сигнал стаккато издают чистящиеся или отдыхающие стерхи, и его функция не вполне ясна.

Присутствие трелевых звуков, как и тональных, характерно для репертуара многих видов журавлей. У канадского журавля (*G. canadensis*) ритмические звуки (purr-calls) образуют целую группу сигналов, используемых для близкодистантной коммуникации (Nesbitt, Bradley, 1996). В эту группу входит звук кормления, предполетный, предкопуляционный, гнездовой звуки и агрессивное рычание (feeding purr, flight intention purr, pre-copulation purr, nesting call, growl purr соответственно). Их ритмика варьирует от 12 до 20 пульсов, или, в зависимости от типа звука, периодов частотной модуляции в секунду, т.е. период пульсации составляет 50–83 мс, что больше, чем период частотной модуляции обоих трелевых звуков стерха. Наши наблюдения показывают, что предполетному и предкопуляционному возбуждению, а также агрессии у стерхов соответствуют тональные звуки, однако звуки кормления и гнездовые – трелевые, так же как и у канадских журавлей.

В репертуаре американского журавля присутствуют ритмические широкополосные звуки, на-

пример контактный крик (contact call) (Fitch, Kelley, 2000)

**Блеяние.** Считается, что блеяние, или сторожевой крик, стерхи издают при виде наземного хищника (Кашенцева, личное сообщение), а также угрожая особям своего вида (Meine, Archibald, 1996). Флинт (1987, с. 317) описывает «предупреждающий сигнал, который звучит как негромкое "кrrрум..." и издается чаще всего в полете», что, видимо, соответствует блеянию. Птицы Питомника реагируют этим же звуком на собак и коров, воспринимая их как хищников, оказавшихся вблизи вольеры. Соуи пишет, что сторожевой крик начинается с нескольких коротких нот, мурлыканый по терминологии автора, а заканчивается более длительным звуком. Используется преимущественно при внутривидовых конфликтах (Sauey, 1985).

Сторожевой крик – особенность, присущая всем видам журавлей (Archibald, 1977). Африканская красавка (*Anthropoides paradisea*), обыкновенная красавка (*A. virgo*), канадский журавль обладают ритмическим сторожевым криком. У венценосных журавлей – восточного (*Balearica regulorum*) и западного (*B. pavonina*), сережчатого журавля (*Bugeranus carunculatus*) и остальных видов рода *Grus* сторожевой крик либо полностью тональный либо содержит тональную и ритмическую части. Основные частоты сторожевого крика для видов рода *Grus* находятся в диапазоне 0.44–1.03 кГц (самцы) и 0.71–1.28 кГц (самки). Частоты блеяний стерхов также попадают в этот диапазон. Длительность сторожевых криков представителей рода *Grus* (общая выборка для самцов и самок): 300–1020 мс; в этот интервал попадают и наши данные. Сторожевой крик птица издает тогда, когда боится, но не настолько сильно, чтобы взлететь, а также при проявлении полового поведения (Archibald, 1977).

Несбитт и Бредли (Nesbitt, Bradley, 1996) сообщают, что ритмика сторожевых криков канадских журавлей составляет 15 пульсов в секунду, что соответствует периоду пульсации 66.7 мс. Это несколько превышает период частотной модуляции блеяний стерха. По данным цитируемых авторов, птицы издают сторожевой крик при обнаружении хищного млекопитающего, например рыжей рыси (*Lynx rufus*) или собаки, после чего стараются прогнать хищника; кроме того, этот крик можно слышать от журавлей, пролетающих над местами гнездования. Карлсон и Трост (Carlson, Trost, 1992), как упоминается выше, пишут о тональном смодулированном сторожевом крике американского журавля (*G. americana*). Авторы сообщают, что среднее значение основной частоты криков самца – 946 Гц, самок – 1115 Гц. Гаунт с соавторами (Gaunt et al., 1987) пишут о сторожевом крике журавля-красавки (*Anthropoides virgo*), состоящем из двух частей – ритмической и тональной (параметры звука, к сожалению, не приведены). Эти же авторы

пишут о тональной структуре сторожевого крика черного журавля (*G. monacha*).

Будде (Budde, 1999), как уже упоминалось, приводит структуру сторожевого крика восточного венценосного журавля. Сигнал состоит из 4 частей (Intro I, Intro 2, mainpart, endnote) различной частоты (от 312 до 590 Гц) и длительности (0.09–0.33 с).

Если попытаться разделить все звуки стерха на сигналы близко- и дальнедистантной коммуникации, взяв за основу предположение о разных функциях двух групп, приходится вступить на путь спекулятивных рассуждений, доказательства которых невозможны в рамках исследования вольерных птиц. Тем не менее стоит отметить, что трели, сравнительно тихие звуки, служат для общения партнеров, птенца и родителей, когда птицы находятся рядом. Вяканья по своим функциям очень разнообразны (см. выше), и их интенсивность зависит от контекста. Блеяние – звук средней громкости, он предупреждает о появлении хищника вблизи семьи птиц. Наиболее громкий звук – унисональный крик, который птицы используют в "наиболее неприятной" ситуации: вторжение хищника, превосходящего их по размеру (человека) на их территорию, поимка птенца или партнера человеком и т.д. В связи с этим интересно сравнить средние значения доминантных частот, соответствующих типам звуков. Для самцов этот ряд выглядит так (средние значения доминантных частот в кГц):

0.70 (трели) – 0.77 (вяканья) – 0.87 (блеяния) – 0.89 (вяканья в составе дуэтов);

для самок: 0.95 (трели) – 1.02 (вяканья) – 1.12 (блеяния) – 1.07 (вяканья в составе дуэтов).

Создается впечатление, что нарастание возбуждения/тревоги сопровождается повышением частоты звука. Этой схеме не соответствует гудение: звук, после которого птица переходит в нападение, и при этом – наиболее низкий звук стерха.

Основная частота звуков стерха не превышает 1.4 кГц. Места гнездования вида в Якутии – тундровые равнины со впадинами, на дне которых образуются озера (Флинт, 1987; Potapov, 1992). В подобных местообитаниях низкие частоты (до 2 кГц) затухают медленнее, т.е. лучше передаются, чем высокие. Это обусловлено отсутствием эффекта влияния земли (ground-effect) на болотистых биотопах (Cosens, Falls, 1984). Таким образом, звуки стерха приспособлены для наилучшей передачи через окружающую среду.

В то же время обращает на себя внимание то, что стерхи часто переносят энергию так, что доминантной интенсивностью обладает 1, 2, 3 и 4-я гармоника, а не основная частота (табл. 6). Не совсем понятно, имеет ли это адаптивное значение.

Возможно, перенос энергии в область высоких частот помогает точнее определить местоположение кричащего: высокие частоты затухают быстрее, чем низкие, т.е. сильнее деградируют, поэтому они служат более надежным средством локализации животного (Morton, 1975).

### Объем репертуара

Оценка размера репертуара, как правило, субъективна, поскольку зависит от многих факторов: способа обработки звуков (на слух или с использованием спектрографического анализа); метода выделения типов звуков (по ситуации, в которой они были изданы, либо по структуре сигнала) и т.д. Тем не менее, мы считаем, что репертуар стерха – 4 типа одиночных сигналов и 4 последовательности – сравнительно мал. Надо отметить, что Соуи (Sauey, 1985) выделяет 8 типов криков диких стерхов, включая унисональный крик. Однако выделяемые этим автором пищание, свисты и стоны соответствуют вяканью, поскольку принципиально по структуре не различаются; стаккато и мурлыканье мы объединяем в класс трелей; рычание, сторожевой и унисональный крики совпадают с выделенными нами гудением, блеянием и унисональным криком соответственно.

У венценосного журавля Будде выделяет 12 типов криков (включая унисональный крик) (Budde, 1999, 1999a), Несбитт – 20 (включая 6–8 ювенильных криков и унисональный крик) типов криков у канадского журавля (Nesbitt, Bradley, 1996), т.е. оба вида, по данным спектрографического анализа, обладают большим набором сигналов, чем стерх.

Репертуар представителей других групп неворобьиных птиц также обычно богаче, чем набор сигналов стерха. Например, репертуар белой куропатки (*Lagopus lagopus*) составляют 11 типов звуков (Martin et al., 1995), репертуар горного краксы (*Oreophasis derbiana*) – 8 (Gonzalez-Garcia, 1995), обыкновенных глухих крачек (*Anous stolidus*) (Riska, 1986) – 9, пятнистых неясытей (*Strix occidentalis*) – 14 типов криков (Forsman et al., 1984, цит. по: Ganey, 1990), синелобого амазона (*Amazona aestiva*) – 9 (Fernandez-Juricic et al., 1998), краснотелых казарок (*Rufibrenta ruficollis*) – 7 типов криков (Володин, 1990). Надо отметить, что в некоторых работах авторы не приводят сонограмм и описывают звуки на слух исходя из сопутствующей сигналу ситуации ("location call", "flight call" и т.д.). Учитывая полифункциональность сигналов животных, можно предположить, что такая методика увеличивает количество описываемых типов звуков, однако даже с учетом этого обстоятельства разнообразие сигналов стерха в сравнении с другими видами птиц невелико.

### Половые и индивидуальные различия

И самки, и самцы используют одни и те же сигналы, т.е. звуки, специфичные для какого-либо из полов, отсутствуют. Возможно, это связано с тем, что оба родителя и заботятся о потомстве, и проявляют территориальное поведение, поэтому оба используют весь доступный набор сигналов: агрессивные, родительские и т.д. Гудение – единственный сигнал, встречаемость которого у самцов гораздо выше, чем у самок, в связи с тем, что сигнал сопутствует агрессивной демонстрации.

#### Половые различия

Стерх относится к видам, у которых резко выражены половые различия в голосе. Разница между средними значениями основных частот самца и самки составляет 0.24–0.25 кГц в зависимости от типа звука: после некоторой тренировки пол птицы можно с высокой достоверностью определять на слух. Интересно, что интервал перекрывания частотных диапазонов между полами все же существует: в частности, в интервал перекрывания попадают 5.7% трелевых звуков из общей выборки трелей, принадлежащие трем самкам и трем самцам из пяти пар. В то же время, в паре журавлей, живущих в одной вольере, основная частота звуков самца, как правило, ниже, чем частота звуков самки. Частота трелей самца всегда ниже частоты трелей самки (рис. 6Б); частота вяканий самца в семи парах всегда ниже, чем самки, а в трех парах частоты перекрываются (рис. 5А); частоты бляений перекрываются лишь у двух пар из семи.

Существует два предположения для объяснения этого факта. Во-первых, птицы после образования пары могут подстраивать голоса друг под друга. Выраженный половой диморфизм может иметь определенные преимущества: низкие звуки самца лучше распространяются, т.е. медленнее затухают, а высокие звуки самки точнее указывают местоположение птицы, в силу более быстрого затухания высоких частот (Wiley, Richardson, 1982; цит. по: Nesbitt, Bradley, 1996). Для проверки этого предположения следует выяснить, возможны ли какие-либо изменения голоса у журавлей после ломки голоса, которая имеет место в течение 1-2-го года жизни журавленка (Archibald, 1977; Брагина, 2004).

Другая гипотеза состоит в том, что в момент формирования пары птицы, в числе прочих признаков, ориентируются на голос потенциальных партнеров, и самки рассматривают как потенциальных супругов только тех птиц, чей голос ниже их собственных, а самцы, соответственно, наоборот.

В пользу первой гипотезы говорит тот факт, что наши данные были получены в питомнике, на живущих в неволе птицах, партнеров для которых

выбирал персонал питомника, а не они сами. В пользу второго объяснения свидетельствуют случаи однополых пар журавлей. Однополые пары (обе птицы – самки) известны для японского журавля (*Grus japonensis*) (Mirande, личное сообщение), даурского (*G. vipio*) (Кашенцева, 2005), стерха (личное наблюдение; пара, состоящая из двух самок, живет в Питомнике ОГБЗ, птицы кричат в унисон, одна из самок демонстрирует агрессивное поведение, имитируя роль самца, другая более спокойна).

У других видов журавлей половые различия звуков тоже выражены достаточно хорошо, причем голос самки, как правило, выше голоса самца (Nesbitt, Bradley, 1996; Carlson, Trost, 1992; Archibald, 1977; Budde, 1999, 1999a).

С практической точки зрения полученные данные позволяют рассуждать о перспективах половой идентификации взрослых стерхов в природе по голосу.

#### Индивидуальные различия

Ни по вяканьям, ни по трелям невозможно точно определить кричащую птицу. По гнусавым вяканьям и сторожевым крикам определить птицу можно с точностью 87.4 и 76% соответственно, но если учесть, что выборка по этим звукам менее репрезентативна, а число птиц менее 20 (6 и 12 соответственно), эти показатели также нельзя считать надежными. Можно сделать вывод о том, что индивидуальность отдельных криков выражена слабо и не является надежным идентификатором особи.

В заключение подчеркнем, что в репертуаре взрослых стерхов, состоящем из четырех одиночных звуков и четырех последовательностей, ярко выражены половые особенности, однако индивидуальность отдельных криков выражена, наоборот, слабо. В связи с этим дальнейшие исследования мы планируем посвятить индивидуальным особенностям последовательностей, а именно унисональных криков.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность И.А. Володину; сотрудникам Питомника редких видов журавлей ОГБЗ Т.А. Кашенцевой, К.А. Постельных, Т.В. Постельных, Э.В. Антонюк, С. Бобковой, В.Б. Борисову за предоставленную возможность работы в Питомнике и помощь при выполнении работы. Мы признательны также А. Кленовой, С. Горянцеву и Т. Касировой за всестороннюю поддержку. Авторы благодарны Н.А. Формозову и С.В. Огурцову, а также рецензенту, замечания которых помогли существенно улучшить рукопись.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (04-04-49276) и гранта Whitley Laing Foundation.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Брагина Е.В.*, 2004. Преждевременная ломка голоса у птенца стерха // Орнитология. Вып. 31. С. 245-247.
- Володин И.А.*, 1990. Поведенческий репертуар краснозобой казарки (*Rufibrenta ruficollis*). 2. Акустическое поведение // Зоол. журн. Т. 69. Вып. 10. С. 98-106.
- Изюмов Н.М., Лунде Д.П.*, 1983. Основы радиотехники. М.: Радио и связь. С. 275-276.
- Кашенцева Т.А.*, 2005. Питомник редких видов журавлей: прошлое и настоящее // Окский заповедник: история, люди, природа. Рязань. С. 138-168.
- Панов Е.Н.*, 1978. Механизмы коммуникации у птиц. М.: Наука. С. 5-39.
- Сорокин А.Г., Ермаков А.М., Маркин Ю.М.*, 2005. Авиабследования мест обитания стерха в Западной Сибири // Бюл. Рабочей группы по журавлям Евразии. № 9. С. 31-32.
- Флинт В.Е.*, 1987. Птицы СССР. Л.: Наука. С. 313-326.
- Archibald G.W.*, 1911. The unison call of cranes as a useful taxonomic tool. Ph. D. thesis. Ithaca. N. Y.: Cornell Univ. 167 p.
- Budde C.*, 1999. The vocal repertoire of the grey crowned crane *Balearica regulorum gibbericeps*. I. The tonal and the non-garmonic calls // Bioacoustics. V. 10. P. 161-173. - 1999a. Idem. II. The unison call // Ibid. P. 191-201.
- Carlson G., Trost C.H.*, 1992. Sex determination of the whooping crane by analysis of vocalizations // Condor. V. 94. P. 532-536.
- Cosens S.E., Falls J.B.*, 1984. A comparison of sound propagation and song frequency in temperate marsh and grassland habitats // Behav. Ecol. Sociobiol. V. 15. P. 161-170.
- Feldesman M.*, 2002. Classification trees as an alternative to linear discriminant analysis // Amer. J. of Phys. Anthropol. V. 119. P. 257-275.
- Fernandez-Luricic E., Martella M.B., Alvarez E.V.*, 1998. Vocalizations of the blue-fronted amazon *Amazona aestiva* in the Chancani reserve, Cordoba, Argentina // Wilson Bul. V. 110(3). P. 352-361.
- Fitch W.T., Kelly J.P.*, 2000. Perception of vocal tract resonances by whooping cranes *Grus americana* // Ethology. V. 106. P. 559-574.
- Ganey J.E.*, 1990. Calling behavior of spotted owls in Northern Arizona // Condor. V. 92. P. 485-490.
- 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. V. 161. P. 43-58.
- Gonzalez-Garcia F.*, 1995. Reproductive biology and vocalizations of the horned guan *Oreophasis derbianus* in Mexico // Condor. V. 97. P. 415-426.
- Martin K., Horn A.G., Harmon S.J.*, 1995. The calls and associated behavior of breeding willow ptarmigan in Canada // Wilson Bul. V. 107(3). P. 496-509.
- Meine C.D., Archibald G.W.*, 1996. The cranes: status survey and conservation action plan // IUCN, Gland, Switzerland, Cambridge, U.K. Northern Prairie Wildlife Research Center. P. 377-385.
- Morton E.S.*, 1975. Ecological sources of selection on avian sounds // Amer. Natur. V. 109. № 965. P. 17-34.
- Nesbitt S.A., Bradley R.A.*, 1996. Vocalizations of Sandhill Cranes // Proc. North Am. Crane Workshop. V. 7. P. 29-35.
- Potapov E.*, 1992. Some breeding observations on the Siberian White Crane *Grus leucogeranus* in the Kolyma lowlands // Bird Conserv. Internatn. V. 2. P. 149-156.
- Riska D.E.*, 1986. An analysis of vocal communication in the adult brown noddy *Anous stolidus* // Auk. V. 103. P. 359-369.
- Sauey R.T.*, 1985. The range, status, and winter ecology of the Siberian crane *Grus leucogeranus*. Ph. D. thesis. Ithaca. N. Y.: Cornell University. P. 317-331.

## THE SEXUAL AND INDIVIDUAL DIFFERENCES IN THE VOCAL REPERTOIRE OF ADULT SIBERIAN CRANES (*GRUS LEUCOGERANUS*, GRUIDAE)

**E. V. Bragina, I. R. Beme**

*Faculty of Biology, Moscow State University, Moscow 119991, Russia e-mail: janeb@yandex.ru*

Four call types were described: two signals are tonal, the other two are rhythmical. Among four sequences of calls, three ones are tonal and one is rhythmical. The strongly pronounced sexual differences were found in three of four call types. Individual differences of the signals were weakly expressed. The main frequency of sounds in Siberian crane did not exceed 1.4 kHz. This frequency of sounds is the best for transmission in bogged habitats, the main areas, where Siberian cranes live.