

Рабочая группа по журавлям Евразии
Crane Working Group of Eurasia

Naturschutzbund Deutschland (NABU)

Евроазиатская Региональная Ассоциация Зоопарков и Аквариумов
Euro-Asian Regional Association Zoos & Aquariums

Правительство Москвы
Moscow Government

Московский зоологический парк
Moscow Zoo

ЖУРАВЛИ ЕВРАЗИИ
(БИОЛОГИЯ, РАСПРОСТРАНЕНИЕ, МИГРАЦИИ)
Выпуск 3

**СБОРНИК ТРУДОВ МЕЖДУНАРОДНОЙ КОНФЕРЕНЦИИ
“ЖУРАВЛИ ПАЛЕАРКТИКИ: БИОЛОГИЯ И ОХРАНА”
РОССИЯ, РОСТОВСКАЯ ОБЛАСТЬ, 1-4 ОКТЯБРЯ 2007**



CRANES OF EURASIA
(BIOLOGY, DISTRIBUTION, MIGRATIONS)
Issue 3

**PROCEEDINGS OF THE INTERNATIONAL CONFERENCE
“CRANES OF PALEARCTIC: BIOLOGY AND CONSERVATION”
RUSSIA, ROSTOV REGION, 1-4 OCTOBER, 2007**

Москва
Moscow
2008

Журавли Евразии (биология, распространение, миграции). 2008. Вып. 3. М., 428 стр.

Сборник трудов Международной конференции Рабочей группы по журавлям Евразии “Журавли Палеарктики: биология и охрана“ включает статьи по биологии, систематике, распространению, численности, миграциям, местам скоплений, разведению, реинтродукции, экологическому образованию, фольклору и методам изучения журавлей.

Редакторы: Е.И. Ильяшенко, А.Ф. Ковшарь, С.В. Винтер

Издано при поддержке NABU, Московского зоологического парка и Евроазиатской Региональной Ассоциации Зоопарков и Аквариумов (ЕАРАЗА)

Адрес Рабочей группы по журавлям Евразии: **Россия, 123232, Москва, ул. Б. Грузинская, 1**
Тел.: +7 (495) 605-90-01
E-mail: eilyashenko@savingcranes.org

Cranes of Eurasia (biology, distribution, migrations). 2008. Issue 3. Moscow, 428 p.

Proceedings of the CWGE International Conference of “Cranes of Palearctic: Biology and Conservation“ include scientific articles on biology, systematic, distribution, number, migrations, staging areas, breeding in captivity, reintroduction, ecological education, folklore and study methods of cranes.

Editors: E. Ilyashenko, A. Kovshar, S. Winter

The production of this publication has been supported by NABU, Moscow Zoo and Euro-Asian Regional Association of Zoos & Aquariums (EARAZA)

Crane Working Group of Eurasia address: **1, B. Gruzinskaya St., Moscow, 123242, Russia**
Tel.: +7 (495) 605-90-01
E-mail: eilyashenko@savingcranes.org

АКУСТИЧЕСКАЯ СИГНАЛИЗАЦИЯ НАСТОЯЩИХ ЖУРАВЛЕЙ (GRUINAE): СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ

А.С. ОПАЕВ¹, Е.Н. ПАНОВ¹, Е.Ю. ПАВЛОВА²

¹Институт проблем экологии и эволюции РАН
Россия, 119071, Москва, Ленинский пр-т, 33. E-mail: opaev@sevin.ru

²Московский зоопарк
Россия, 123242, Москва, ул. Б. Грузинская, 1

Введение

Семейство журавлей (Gruidae) включает два подсемейства. Первое, более примитивное, подсемейство венценосных журавлей (Balearicinae) представлено ныне всего двумя близкими видами из одного рода – это западный (*Balearica pavonina*) и восточный (*B. regulorum*) венценосные журавли. Подсемейство настоящих журавлей (Gruinae) включает 13 рецентных видов, объединяемые в три рода: *Buggeranus*, *Anthropoides* и *Grus*. Первые два рода, очевидно, представляют собой естественные группировки: род *Buggeranus* включает единственный вид – сережчатый журавль (*B. carunculatus*), род *Anthropoides* – два весьма близких вида: красавка (*A. virgo*) и райская красавка (*A. paradisea*).

На этом фоне резко выделяется род *Grus*, объединяющий 10 видов, степень филогенетической близости между которыми варьирует в широких пределах. Согласно данным молекулярно-генетических исследований, в составе рода можно выделить 4 кластера видов, два из которых содержат всего по одному виду, а два других – 3 и 5: 1) «grus» (японский (*G. japonensis*), серый (*G. grus*), черный (*G. monacha*), черношейный (*G. nigricollis*) и американский (*G. americana*) журавли); 2) «vipio» (даурский (*G. vipio*), индийский (*G. antigone*) и австралийский (*G. rubicunda*) журавли); 3) «canadensis» (канадский журавль (*G. canadensis*)); 4) «leucogeranus» (стерх (*G. leucogeranus*)). Генеалогические отношения между этими кластерами, равно как и их связи с *Buggeranus* и *Anthropoides*, до сих пор не до конца ясны (Krajewski, Fetzner, 1994). В особенности это касается стерха, которого одни исследователи сближают с сережчатым журавлем (Archibald, 1976; Wood, 1979), а другие – противопоставляют всем прочим видам подсемейства (Krajewski, Fetzner, 1994).

Анализ акустической сигнализации служит важным инструментом уточнения генеалогических отношений между видами (Панов, Павлова, 2007). Между тем, комплексный сравнительный анализ систем акустической сигнализации журавлей до сих пор проведен не был. Единственная работа такого плана посвящена дуэтам журавлей (Archibald, 1976). Имеются описания вокализации отдельных видов, некоторые отрывочные сведения содержатся в очерках, посвященных описанию образа жизни журавлей (например, Budde, 1999a, b; Johnsgard, 1983; Masatomi, 1983; Nesbitt, Bradley, 1997).

Нами предпринята попытка комплексного сравнительного изучения акустической сигнализации журавлей. При этом мы преследовали две взаимосвязанные задачи. Во-первых, уточнить степень филогенетической близости между разными группировками в составе подсемейства. Во-вторых, выявить основные направления дивергенции структуры акустических репертуаров журавлей. В качестве объектов исследования выбраны представители всех обозначенных выше таксономических групп в составе подсемейства Gruinae (исключая род *Buggeranus*).

Материал и методики

В течение весенних сезонов (март–апрель) 2005–2007 гг. наблюдали за журавлями, содержащимися в Питомнике редких видов журавлей Окского государственного природного био-

сферного заповедника (Питомник ОГЗ), Московском зоопарке и зоопитомнике Московского зоопарка близ пос. Сычево Московской области. Дополнительные наблюдения проведены в апреле – мае 2007 г. на Станции реинтродукции редких видов птиц Хинганского государственного природного заповедника (Амурская область). Каждая пара содержащихся в неволе журавлей занимала отдельный вольер, что дало нам возможность фиксации фонограмм от индивидуально опознаваемых особей. В большинстве случаев использованы данные более, чем по трем парам. Исключение составляют канадский журавль (единственная пара в доступных нам коллекциях) и красавка (две пары). С использованием видеокамер Sony CCD-TR570E, Sony CCD-TR340E и Panasonic NV-GS11 фиксировали все формы социальной активности, уделяя особое внимание брачному поведению. Звуки с видео извлекали при помощи программы Adobe

Таблица 1. Базовые элементы вокализации журавлей (в скобках указаны крайние значения длительности звука, зона максимальной концентрации энергии и число измерений (n))

Table 1. Basic elements of crane vocalizations (extremes of call length, maximum energy concentration zone and number of measurements (n) are shown in brackets)

Класс базовых элементов вокализации/ Class of base vocalization elements	Стерх/ Siberian Crane	Канадский журавль/ Sandhill Crane	Даурский журавль/ White-naped Crane	Японский журавль/ Red-crowned Crane	Красавка/ Demoiselle Crane
1.1a. Низкочастотные тональные звуки («гудение»)/ 1.1a. Low-frequency tonal sounds (“buzzing”)	+	+	+	+	+
	(700-1000 мс, n = 5)				
1.1б. «Шипение»/ 1.1b. “Hissing”	+	+(?)	+(?)	+	+(?)
1.1в. Низкочастотные короткие тональные звуки («сурчание»)/ 1.1c. Low-frequency short tonal sounds (“rumbling”)	-	+	?	+	+
		(5-10 мс, 0.5-1.0 кГц, n = 45)		(5-9 мс, 0.4-0.9 кГц, n = 49)	
1.1z. Короткие широкополосные звуки/ 1.1d. Short broadband sounds	+	+	+	+	+
	(20-40 мс, 0.4-9.5 кГц, n = 23)	(10-70 мс, 0.5-6.0 кГц, n = 76)	(10-40 мс, 0.4-9.5 кГц, n = 23)	(8-80 мс, 0.6-9.0 кГц, n = 23)	(10-60 мс, 0.6-9.0 кГц, n = 69)
1.1д. Удлиненные звуки с шумоподобным спектром/ 1.1e. Lengthened sounds with noise-liked spectrum	-	+	-	+	+
		240 мс, 0.6-1.5 кГц, n = 1)		(30-650 мс, 0.4-1.8 кГц, n = 188)	(40-200 мс, 0.6-2.5 кГц, n = 24)
1.1e. Удлиненные тоновые звуки с широким гармоническим спектром (самцы)/ 1.1f. Lengthened tonal sounds with harmonic spectrum (males)	+	+	+	+	+
	(80-490 мс, 0.4-9.5 кГц, n = 40)	(110-210 мс, 0.5-11.0 кГц, n = 42)	(110-400 мс, 0.5-11.5 кГц, n = 37)	(220-450 мс, 0.4-13.0 кГц, n = 26)	(60-190 мс, 0.4-6.0 кГц, n = 29)

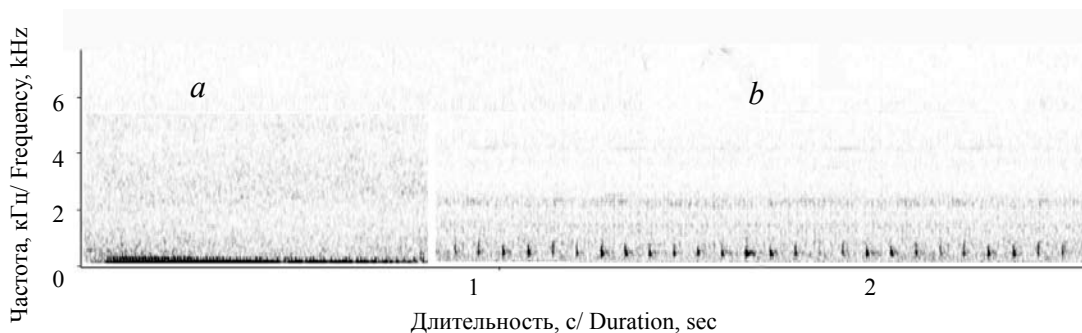


Рис. 1. Базовые элементы вокализации журавлей: *a* – «гудение» 1.1*a* (стерх); *b* – «урчание» 1.1*c* (японский журавль)

Fig. 1. Basic elements of crane vocalizations: *a* – «moan» 1.1*a* (Siberian Crane); *b* – «precopulatory call» 1.1*c* (Red-crowned Crane)

Audition 1.5. Их анализ проведен в программе Syrinx. Всего обработано около 250 минут записей звуков журавлей. К полученным данным применены методы описательной статистики.

Результаты

В имеющихся работах, посвященных вокализации журавлей, применена классификация звуков, основанная на их ситуационной приуроченности (Ellis et al., 1998). Эти авторы выделили 17 категорий акустических сигналов, включая вокализацию птенцов. Типологизацию они проводили, опираясь на суждения о функциональной значимости звуков. Такой подход имеет два существенных дефекта. Во-первых, он чреват субъективной произвольностью, поскольку специальные исследования по выявлению функционального значения сигналов журавлей никем проведены не были. Во-вторых, как было подчеркнуто ранее (Панов, 1978; Панов, Павлова, 2007), плодотворное изучение структуры видоспецифических вокальных репертуаров вообще и в сравнительных целях в частности, требует их рассмотрения не в виде простого перечня сигналов, но в качестве некоего системного образования. Этому принципу авторы следовали и в настоящей работе.

Типологизация звуков и их последовательностей

В соответствии с очерченным выше подходом применительно к полученному эмпирическому материалу выделены следующие категории акустических структур.

1. Базовые элементы вокализации. Сюда относятся короткие «слитные» звуки. Они подразделяются на две категории: простые (1.1), сохраняющие от начала до конца единство спектральной структуры, и составные (1.2), представляющие собой объединение элементов с разными акустическими параметрами.

Все разнообразие простых звуков категории 1.1 может быть сведено к шести классам (табл. 1). Первые три из них характеризуются отсутствием резких (по сравнению с другими звуками) межвидовых различий.

1.1*a*. Сюда относятся низкочастотные (0.1–0.4 кГц) тональные звуки («гудение»), которые выглядят как пачка плотно упакованных коротких (0.004–0.006 с) импульсов со слабой частотной модуляцией. От начала к концу пачки идет прогрессивное уменьшение интенсивности звучания слагающих ее элементов (рис. 1*a*).

1.1*b*. К этому классу относятся звуки, обозначаемые как «шипение». Характерно отсутствие четкой структуры: спектр заполнения шумовой, в котором распределение энергии варьирует случайным образом в области около 2–6 кГц.

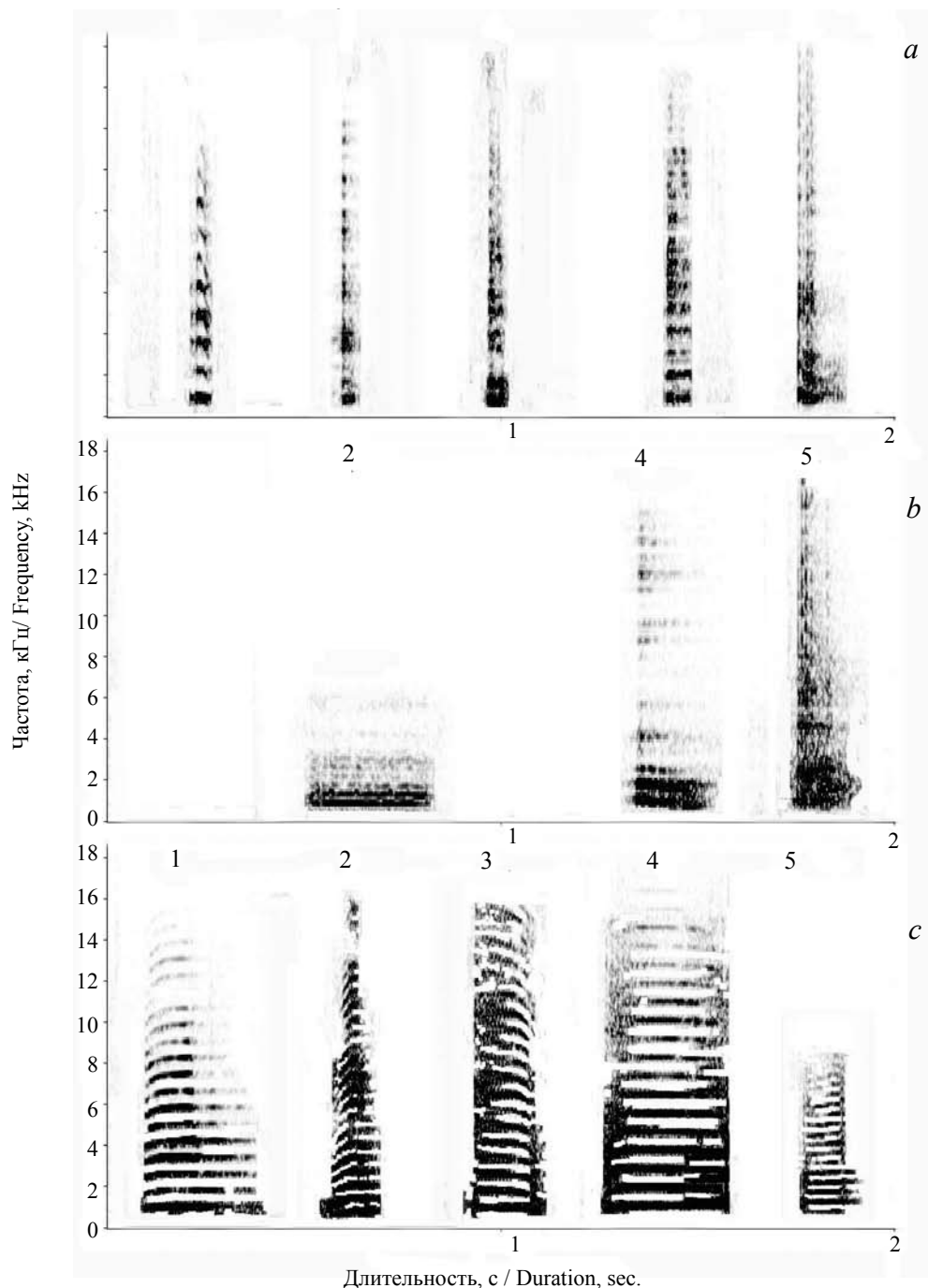


Рис. 2. Базовые элементы вокализации журавлей: *a* – короткие широкополосные звуки (1.1*d*), *b* – удлиненные звуки с шумоподобным спектром (1.1*e*), *c* – удлиненные тоновые звуки с широким гармоническим спектром (1.1*f*). 1 – стерх, 2 – канадский журавль, 3 – даурский журавль, 4 – японский журавль, 5 – красавка

Fig. 2. Basic elements of crane vocalizations: *a* – short broadband calls with noise spectrum (1.1*d*), *b* – elongate broadband calls with noise spectrum (1.1*e*), *c* – elongate broadband calls with harmonic spectrum (1.1*f*). 1 – Siberian Crane, 2 – Sandhill Crane, 3 – White-naped Crane, 4 – Red-crowned Crane, 5 – Demoiselle Crane

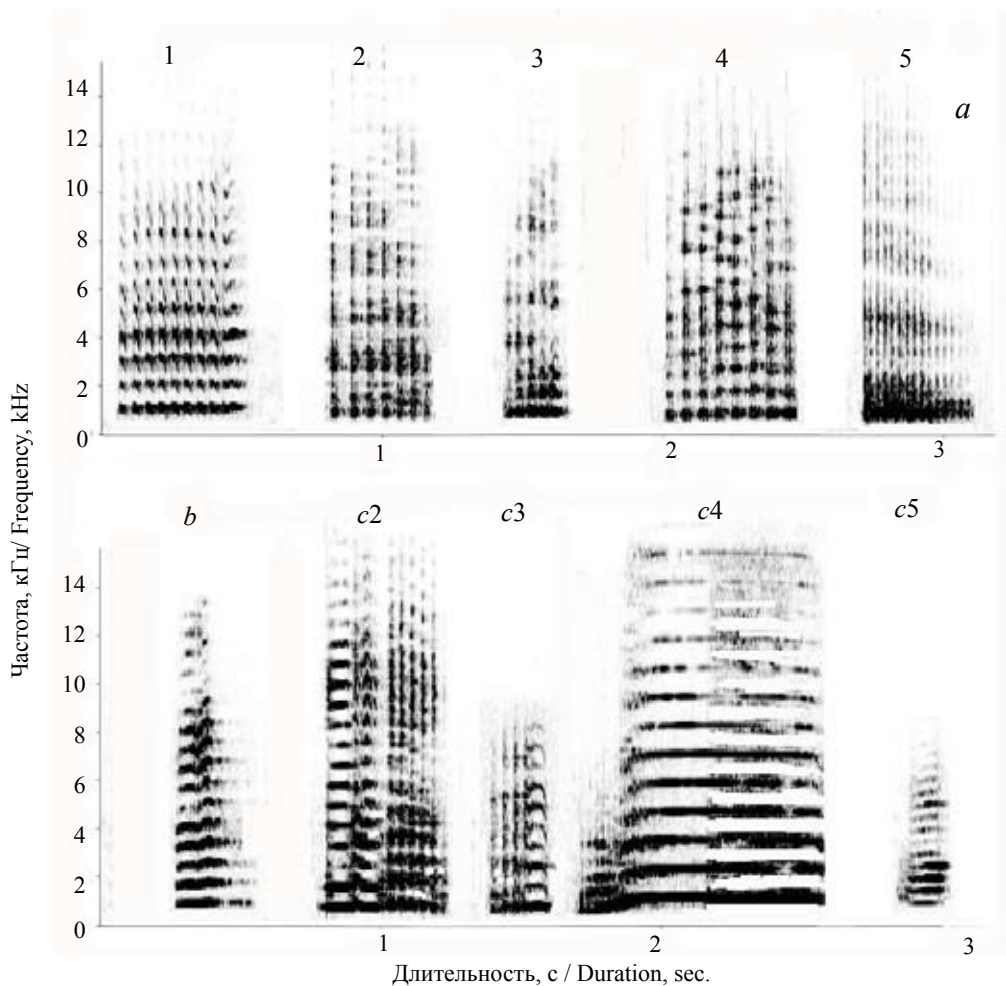


Рис. 3. Составные звуки и компактные комбинации в вокализации журавлей: *a* – плотная гомотипическая серия коротких нот (2.1), *b* – составной звук (1.2), *c* – комбинация 2.2, образованная плотной гомотипической серией 2.1 и удлиненной тоновой посылкой. 1 – стерх, 2 – канадский журавль, 3 – даурский журавль, 4 – японский журавль, 5 – красавка

Fig. 3. Composite calls and compact combination of crane vocalizations: *a* – homotypic series of short calls (2.1), *b* – composite call (1.2), *c* – compact combination (2.2) of homotypic series (2.1) and elongate broadband calls with harmonic spectrum. 1 – Siberian Crane, 2 – Sandhill Crane, 3 – White-naped Crane, 4 – Red-crowned Crane, 5 – Demoiselle Crane

1.1с. Низкочастотные короткие тональные звуки, расположенные в области 0.4–1.0 кГц («чурчание»: рис. 1*b*). Они в норме воспроизводятся в составе гомотипических серий, внутри которых длина пауз между посылками превышает длину самих звуков в несколько (4–7) раз. У некоторых видов журавлей такие серии оказываются характерным компонентом предкопуляционного поведения.

1.1*d*. Короткие широкополосные звуки в частотном диапазоне 0.5–9.0 кГц. Спектр заполнения может варьировать от преимущественно гармонического к более шумоподобному (рис. 2*a*).

1.1*e*. Звуки продолжительностью 100–300 мс, в которых при шумоподобном, в целом, спектре заполнения, все же просматриваются 2–3 гармоники. Максимум концентрации энергии в области 1–2 кГц (рис. 2*b*).

1.1*f*. Продолжительные тональные посылки с широким гармоническим спектром заполнения, свойственные всем без исключения видам (рис. 2*c*).

В составных звуках категории 1.2 две (редко – три) посылки типа 1.1f соединены встык без паузы между ними (рис. 3b). В составе звука эти посылки обычно различаются по значениям несущей частоты, но лишь незначительно. Подобный способ комбинирования простых звуков обеспечивает удлинение сигнала. Такая операция оказывается наиболее свойственна тем видам, у которых ритмично организованные выкрики в дуэтных партиях самцов существенно превышают таковые в партиях самок (японский и даурский журавли). Такого же рода составные звуки отмечены и у стерха. Однако у этого вида они наблюдаются исключительно редко и не используются в дуэтной вокализации.

2. Второй уровень интеграции базовых элементов. Компактные посылки, разделенные сопоставимыми с ними по длине паузами (рис. 3a, b). Внутри этой категории выделяется два класса конструкций.

2.1. Комбинации, построенные на повторении одинаковых, либо почти однотипных звуков, образующих плотные гомотипические серии. Они сильно варьируют по длительности за счет изменения числа посылок (от 2 до 70, чаще всего их 2–10). Изменчивость самих звуков внутри серии невелика. Наиболее часто встречается градуальное уменьшение (реже увеличение) интенсивности звучания посылок (рис. 3a).

2.2. Более сложные акустические конструкции. В качестве одного из составных элементов выступает комбинация типа 2.1. Речь идет о структурах, где плотная гомотипическая серия дополнена одним (реже двумя) звуками класса 1.1f (удлинённый тональный звук с гармоническим спектром заполнения) – рис. 3c.

3. К третьему уровню интеграции мы относим, во-первых, рыхлые серии и, во-вторых, ритмично организованную, согласованную вокализацию половых партнеров в церемонии антифональных дуэтов.

3.1. Рыхлыми сериями мы называем последовательности, которые могут включать в себя звуки любой из перечисленных выше категорий. Внутри последовательности они разделены паузами, длительность которых превышает (чаще всего, в несколько раз) длительность самих звуков. Акустическая продукция у журавлей много чаще представлена именно рыхлыми сериями, чем одиночными звуковыми посылками, либо их компактными комбинациями.

Рыхлые серии журавлей могут быть организованы двумя принципиально разными способами, для наименования которых удобно использовать терминологию, широко применяемую в классификации для описания песенных циклов воробьиных птиц (см., например, Riebel, Slater, 1999). Это, во-первых, принцип периодической вариативности. Суть его в том, что особь раз за разом многократно воспроизводит данную акустическую конструкцию, прежде чем перейти к повторению звуков иного характера. Такого рода последовательность типа АААБББВВВ можно назвать ансамблем (Панов, Павлова, 2007).

Второй принцип организации акустических рядов – это непрерывная вариативность. Здесь внутри последовательности чередуются друг с другом (в более или менее случайном порядке) звуки разной акустической природы. Возможны также всевозможные варианты сочетаний фрагментов, построенных по принципу периодической и непрерывной вариативности. При этом можно наблюдать высокую изменчивость звуков, обусловленную как разнонаправленными отклонениями их параметров от некоего среднего значения, так и градуальными преобразованиями их частотно-временных показателей («стохастическая» вариативность, см. ниже). По этой причине разделение периодической и непрерывной вариативности применительно к рыхлым сериям журавлей зачастую весьма условно.

С функциональной точки зрения разные приемы комбинирования звуков можно рассматривать как инструмент максимизации разнообразия за счет увеличения числа разнородности вокальных элементов в единицу времени (Панов и др., 2004; Панов и др., 2006а, б). В качестве

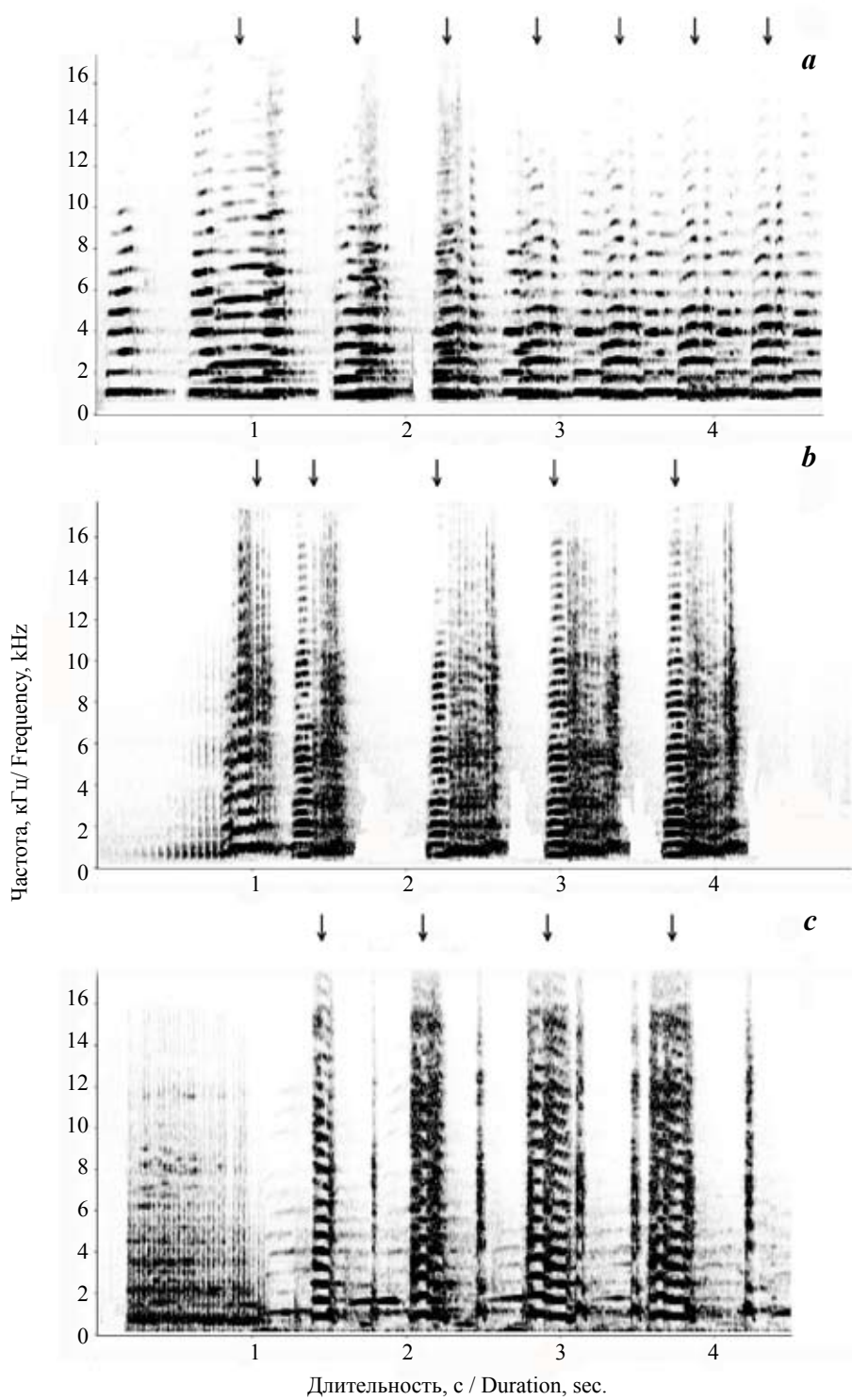


Рис. 4. Дуэты журавлей: стерха (а), канадского (b) и даурского (с). Стрелками указаны партии самца
Fig. 4. Duets of cranes: Siberian Crane (a), Sandhill crane (b), White-naped Crane (c). Calls of male are marked with arrow

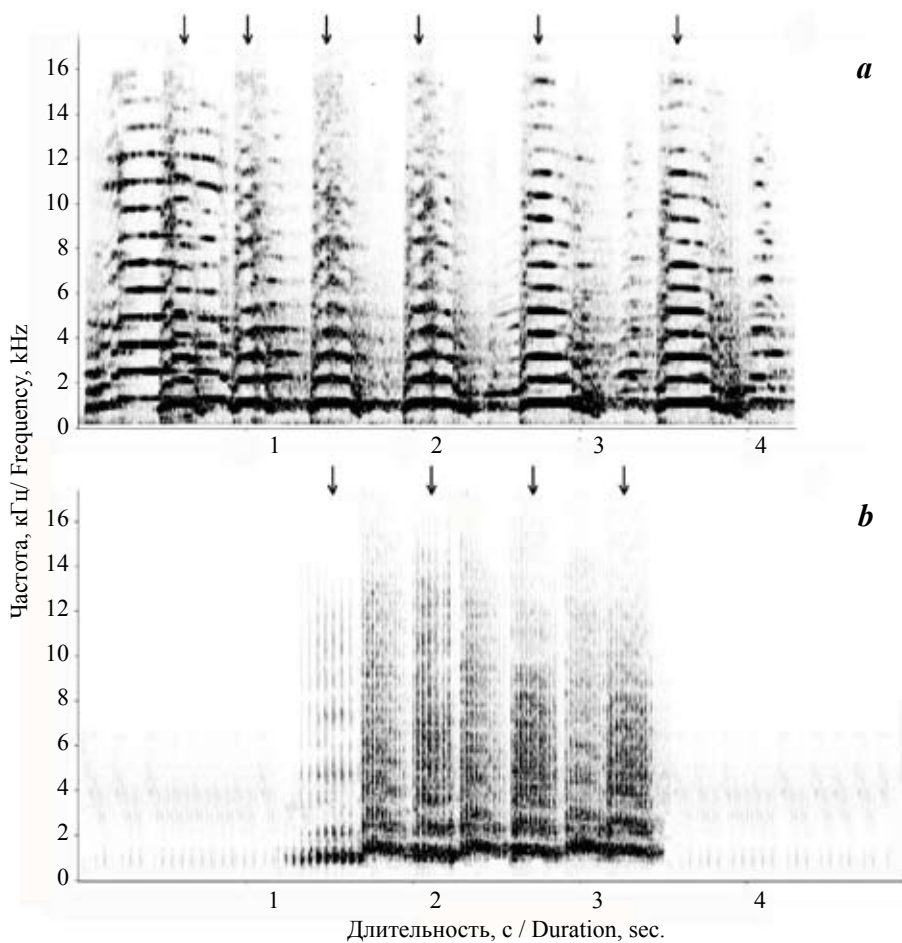


Рис. 5. Дуэты журавлей: японского (а) и красавки (b). Стрелками указаны партии самца
Fig. 5. Duets of cranes: Red-crowned Crane (a), Demoiselle Crane (b). Calls of male are marked with arrow

количественной оценки такого разнообразия мы использовали коэффициент вариации длительности звуков в серии.

3.2. Дуэты (рис. 4, 5) представляют собой особую форму вокальной активности журавлей. Во время дуэта половые партнеры согласованно исполняют свои вокальные партии (нередко различные у самца и самки по характеру звуков) в антифональном режиме. Детальнейший сравнительный анализ этой категории поведения у большинства видов журавлей выполнен Арчибалдом (Archibald, 1976).

Особенности систем вокализации изученных видов

Стерх

Среди базовых элементов вокализации стерха присутствуют как простые, так и составные звуки. В отличие от того, что мы видим у других изученных видов, все эти звуки имеют гармоническую природу и одинаковую широкую полосу частотного заполнения (табл. 1). Уже это единообразие характеризует вокализацию стерха как наиболее бедную среди видов рода *Grus*.

Среди простых звуков выделяются два класса: короткие *1.1d* (рис. 2a1) и продолжительные *1.1f* (рис. 2c1). Продолжительные тоновые послышки могут быть частотно-модулированными, либо (чаще) частотная модуляция отсутствует. Характер модуляции несущей частоты может

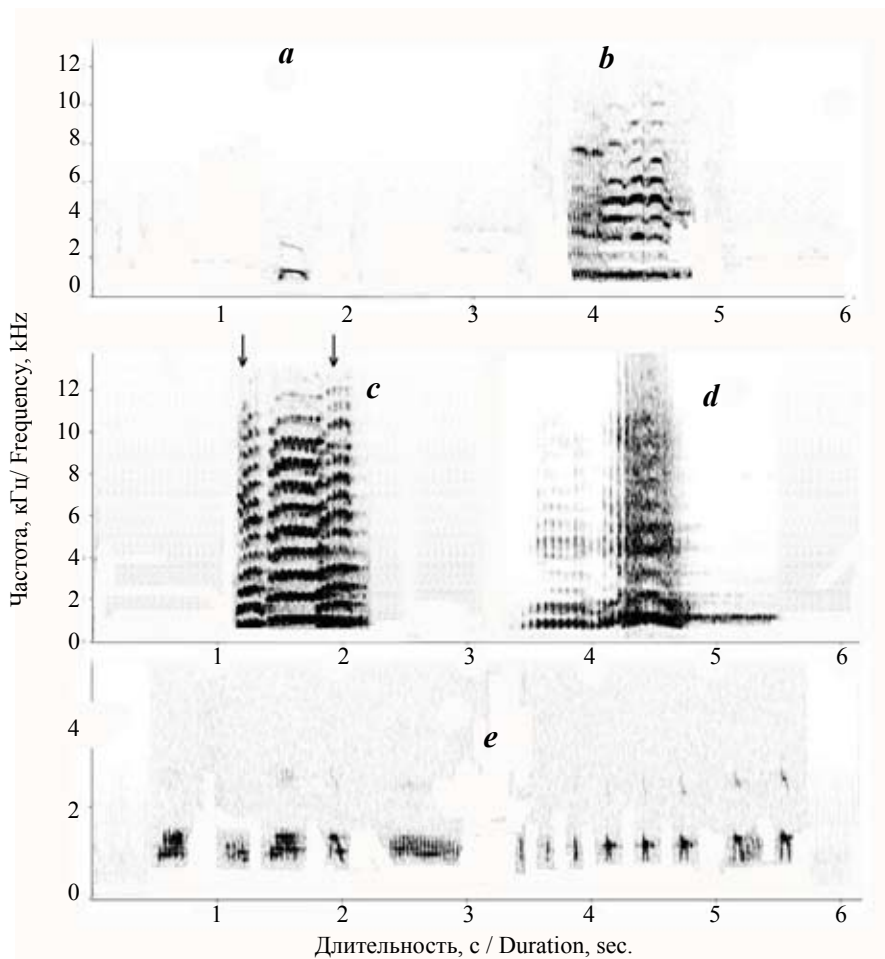


Рис. 6. Элементы вокализации журавлей: *a* – тональная посылка даурского журавля, в которой максимум энергии приходится на несущую частоту; *b* – звук стерха, представляющий собой промежуточный вариант между плотной гомотипической серией (тип 2.1) и секвенцией, сформированной короткими плотно упакованными импульсами; *c* – «сторожевой крик» стерха (стрелками указаны партии самца); *d* – «сторожевой крик» японского журавля; *e* – стереотипная секвенция даурского журавля

Fig. 6. Some elements of crane vocalizations: *a* – the tonal call of White-naped Crane; *b* – the call of Siberian Crane; *c* – guard call of Siberian Crane (calls of male are marked with arrow); *d* – guard call of Red-crowned Crane (calls of male are marked with arrow); *e* – stereotypic sequence of White-naped Crane

быть как ритмическим (трелеподобные звуки), так и ступенчатым. Любопытно, что даже в одном звуке могут встречаться модулированный и немодулированный фрагменты. Некоторые из звуков, обладающие ступенчатой модуляцией несущей частоты, можно рассматривать как составные (рис. 3*b1*).

Простые короткие звуки используются исключительно в составе компактных гомотипических серий (тип 2.1) трелевого характера (рис. 3*a1*), в которых число элементов варьирует от 3 до 14 при значительном единообразии структуры самих этих звуков даже у разных особей. В вокализации стерха также встречаются звуки, представляющие собой как бы промежуточный вариант между типичной плотной гомотипической серией (тип 2.1) и секвенцией, сформированной короткими (длительностью порядка 6–8 мс) плотно упакованными широкополосными импульсами (рис. 6*b*). Такие звуки наиболее характерны для молодых птиц, однако, изредка их можно услышать и от взрослых размножающихся особей.

Таблица 2. Коэффициент вариации длительности звуков в рыхлых сериях
Table 2. Coefficient of variation (CV) of call length in crane call sequences

Вид	Коэффициент вариации, среднее, %/ Coefficient of variation, mean, %	Коэффициент вариации, крайние значения, %/ Coefficient of variation, extreme values, %	Число проанализированных серий/ Number of analyzed series	Общее число проанализированных звуков/ Number of analyzed sounds
Стерх/ Siberian Crane	17.5	8.9–30.3	7	66
Канадский журавль/ Sandhill Crane	24.4	21.6–27.2	2	21
Даурский журавль/ White-naped Crane	21.4	6.9–35.5	2	84
Японский журавль/ Red-crowned Crane	33.9	13.5–70.9	22	172
Красавка/ Demoiselle Crane	50.4	11.9–91.4	20	257

Описанные звуки воспроизводятся обычно в составе рыхлых серий. Внутри них длительность пауз между звуками широко варьирует (стандартное отклонение 0.78, $n = 32$), но, как правило, в несколько раз превосходят длительность самих посылок. Обращает на себя внимание существенно единообразие структуры звуков внутри серий. Коэффициент вариации длин звуков в среднем составляет 17.5% (табл. 2). В некоторых случаях встречаются ансамбли, образованные двумя следующими друг за другом сериями разных элементов, например, удлинённых звуков и трелей. Такие ансамбли можно рассматривать как пример реализации особями данного вида принципа периодической вариативности.

Еще одно свойство базовых элементов в вокализации стерха состоит в следующем. Все эти звуки отличаются громким звучанием, слышны на больших расстояниях и могут использоваться при совместной вокализации членов пары.

При такой совместной вокализации паузы между последовательными звуками зачастую короче по сравнению с криками одной особи. Они могут в этих случаях сокращаться настолько, что становятся сопоставимыми с паузами минимальной длительности, характерными для временной организации дуэтных партий. Как правило, оба журавля воспроизводят рыхлые гомотипические серии, причем отдельные послылки разных особей могут частично перекрываться. При переключке характер звуков каждого из партнеров может быть различным (у одного – трели, у другого – удлинённые послылки), или же они обмениваются одинаковыми сигналами (чаще всего – трелями).

Некоторые секвенции, имеющие несколько сложную внутреннюю структуру, могут быть отнесены к вокализации, описанной в литературе под термином «сторожевой крик» (guard call). Хотя это понятие используется довольно часто, нам не удалось найти четкой дефиниции того, что же имеется в виду. Можно думать, что речь идет о совместной вокализации чле-

нов пары (вообще двух или нескольких журавлей, обычно относящихся к данной семейной группе). При этом вокальные партии птиц не разделены паузами, а следуют вплотную одна за другой, перекрываясь в той или иной степени (см., например, Ellis et al., 1998; Nesbitt, Bradley, 1997). В таком понимании этот термин в дальнейшем будет использован в применении к другим видам журавлей. Что касается стерха, то среди наших фонограмм есть лишь одна, содержащая четыре «сторожевых крика». Каждый из них включал в себя по две трели самца и по одной или по две более длинных трелей самки. Во всех случаях первая трель самки попадала строго между двумя последовательными криками самца, частично перекрываясь с последним из них (рис. 6с).

При дуэтной вокализации каждый из партнеров воспроизводит в жестком ритме удлиненные тоновые звуки с широким спектром заполнения (рис. 4а). Интересно, что эти звуки не отличаются по своим частотно-временным характеристикам от тех, что воспроизводятся птицами в иных ситуациях (речь идет о звуках типа 1.1f). Медиана длины дуэта составляет 10 с (разброс значений 4.3–44, n = 77). Инициировать дуэт могут как самцы, так и самки. В нашей выборке (n = 59) инициатива в 44% случаев принадлежала самцам.

В составе дуэта можно выделить вступление и основную часть, основанную на повторении однотипных блоков. Посылки, используемые во вступлении, не обнаруживают сколько-нибудь существенных отличий от прочих нот, если не считать показателя длительности. Вступительная нота в среднем более, чем в 2 раза длиннее последующих: для самцов, соответственно, 0.49 сек (n = 8) и 0.2 сек (n = 40). Удлиненное вступление характерно для особей обоих полов. В типичном случае, в начале два быстро следующих друг за другом удлиненных звука издает самец и один – самка.

Если кричать начинает самец, то его первый звук своей концевой частью незначительно перекрывается с вступительной нотой самки. Далее следует второй длинный крик самца, предшествующий последующей, основной, части дуэта. Если начинает самка, то ее вступительный крик предшествует (либо перекрывается) удлиненному крику самца (который в этом случае один: рис. 4а). Наконец, самка может не издавать удлиненной ноты, начиная свою партию сразу с более коротких однотипных посылок, характерных для ее дальнейшей вокализации. В этом случае начинает всегда самец.

Блоки основной части содержат по две посылки: одной в исполнении самца и одной, состоящей из двух элементов, – самки (Брагина, Бёме, 2007). При этом плотность упаковки таких блоков подчас настолько велика, что крик самки практически точно заполняет собой паузу между последовательными криками самца, либо наоборот. В ряде случаев крики партнеров могут частично перекрываться. Возможно также увеличение длительности паузы между последовательными звуками партнеров. Наконец, одна из птиц может «пропускать» свою партию. Подобные варианты «рассогласований» наиболее часто встречаются ближе к концу дуэта, а также в его начале, непосредственно после вступления (рис. 4а).

Канадский журавль

Базовые элементы вокализации канадского журавля представлены всеми 6 типами звуков, обозначенными в нашей классификации. Своеобразная структура удлиненного низкочастотного звука этого вида (относящегося к классу 1.1e; табл. 1), не имеющего явных аналогов в репертуарах других журавлей, показана на рис. 2b2.

В акустической продукции вида преобладают звуки с широким спектром заполнения. Он может быть преимущественно шумовым (в коротких звуках класса типа 1.1d), либо гармоническим (в удлиненных – 1.1f). Первые воспроизводятся только в составе плотных серий (комбинации 2.1 – рис. 3a2), тогда как вторые – либо в виде одиночных посылок, либо (чаще) в составе компактных комбинаций типа 2.2. Эти конструкции образованы 1–2 посылками такого рода и гомотипической серией коротких импульсов (рис. 3c2).

Плотные серии шумоподобных звуков (типа 2.1), произносимые партнерами последовательно, без отчетливых пауз, могут быть отнесены к категории «сторожевой крик». Хотя чаще такие плотные гомотипические серии (2.1) и комбинации типа 2.2 используются в составе рыхлых серий.

Наиболее полный материал по организации таких серий получен во время записей совместной вокализации партнеров. Наиболее часто наблюдается хаотичное чередование вокальных партий самца и самки, неодинаковых по структуре. При этом может наблюдаться спонтанный переход в секвенции, издаваемой одним из партнеров, к компактным комбинациям другой структуры и обратно. Например, в одном случае самка воспроизвела последовательно 3 варианта. Один был представлен плотной гомотипической серией шумоподобных звуков (тип 2.1 в классификации), а два других – такими же сериями плюс удлиненные тоновые ноты (тип 2.2).

В целом, подобного рода совместная вокализация у канадского журавля обладает определенным сходством с тем, что мы видели у стерха. Впрочем, особи первого из этих видов располагают возможностью использовать гораздо более широкий диапазон звуков, подчас сменяющих друг друга достаточно непредсказуемо (модус непрерывной вариативности). Рассчитанные коэффициенты вариации для двух таких серий, составившие 21.6% и 27.2%, также подтверждают несколько большую изменчивость рыхлых серий канадского журавля в сравнении со стерхом.

Дуэт канадского журавля отчетливо подразделяется на вступление и основную часть, состоящую из ритмично повторяющихся блоков (рис. 4*b*). Длительность дуэта варьирует от 6.9 до 17.4 сек ($n = 4$). Начальная фаза представлена серией коротких тональных звуков в исполнении самки (которая в большинстве случаев инициирует дуэт). В этой серии происходит градуальное увеличение интенсивности звучания нот, не затрагивающее, однако, последнюю посылку в серии. Эта последняя нота длиннее всех прочих более, чем в два раза, и имеет четко выраженный гармонический спектр. Далее следуют два крика самца, каждый из которых представлен длинной посылкой с гармоническим спектром, предшествующей последующей серии из укороченных звуков. Крики несколько различаются по своим частотно-временным параметрам. Таким образом, звуки начальной фазы дуэта представлены исключительно компактных комбинаций типа 2.2. Кроме того, эта часть дуэта (в том случае, если птицы исполнили ее полностью) отделена от основной части паузой, превосходящей интервалы между самими блоками.

Блоки составной части укомплектованы простыми звуками (самец) и плотными гомотипическими сериями типа 2.1 (самка). Каждый блок состоит из одного удлиненного крика самца и двух серий в исполнении самки. Длительности крика самца составляет 150 мс (разброс значений 110–210 мс, $n = 42$). Медиана длины пауз между последовательными криками самца в основной части составляет 600 мс. Первая серия в исполнении самки (медиана длины 270 мс, разброс значений 210–360 мс, $n = 23$) содержит 5–7 звуков, из которых первый в большинстве случаев (но не всегда) перекрывается с криком самца. Вторая серия включает в себя 1–2 посылки, смещенные на 0.2 кГц в более высокочастотную область относительно первой серии. Медиана длины второй серии составляет 70 мс (разброс значений 50–120 мс, $n = 23$).

Характер исполнения самкой второй серии может меняться от случая к случаю. Эта конструкция может следовать за первой серией непосредственно или отделяться от нее паузой длительностью около 100 мс. Структура звуков также подвержена изменчивости. Крайние варианты – короткий звук с широким, преимущественно шумовым спектром, и удлиненная тоновая нота. Кроме того, иногда присутствует «дополнительный» звук, подаваемый с низкой интенсивностью и отделенный от второй серии паузой порядка 100 мс. Наконец, вторая серия может вообще отсутствовать. Необходимо отметить, что описанные варианты можно наблюдать даже в ходе одного дуэта.

Значительная изменчивость структуры дуэтов канадского журавля была подчеркнута Арчибальдом (Archibald, 1976). В нашей выборке ($n = 14$) только половина дуэтов может быть отнесена к «типичным», а в других наблюдали более или менее существенные отклонениями от нормы. В них чаще всего отсутствовали те или иные элементы (например, вступительные крики). В дуэте могли присутствовать также звуки, не характерные для данного типа вокализации.

Даурский журавль

В акустической продукции данного вида преобладают короткие звуки преимущественно шумового характера (рис. 2a3) и удлиненные гармонические (рис. 2b3). Для тех и других характерна широкая полоса заполнения. Особый интерес представляет еще один вариант коротких звуков, именно тональные посылки, в которых максимум энергии приходится на несущую частоту, а гармоники (1 или 2) на сонограммах едва заметны (рис. 6a). Любопытно, что по ряду параметров (несущая частота, длительность, особенности частотной модуляции и межгармонический интервал) эти звуки во многом сходны с короткими широкополосными в репертуаре стерха (сравни рис. 2a1 и рис. 5a). Основное различие касается характера распределения энергии внутри спектра тех и других.

Компактные комбинации представлены в вокализации даурского журавля обоими классами, выделенными в нашей типологии (2.1, рис. 3a3 и 2.1, рис. 3b3). Эти комбинации, как правило, воспроизводятся в составе рыхлых серий. При общем единообразии звуков, слагающих рыхлые серии, здесь определенно прослеживается феномен, названный нами стохастической вариативностью. Основные модусы ее проявления сводятся к следующему. Во-первых, варьируют частотно-временные параметры посылок, а также их количество. Далее, что представляется наиболее интересным, существенной вариативности подвержены длины пауз между элементами, входящими в компактную комбинацию.

В этой связи интересно проанализировать наиболее протяженную серию звуков в исполнении одной особи. Эта последовательность включает 31 звук, большинство из которых (80%) представлены компактными комбинациями, а все прочие воспроизведены в виде одиночной посылки. Длительность всех нот (входящих в комбинации и произносимых одиночными выкриками), варьировала в пределах 30–80 мс. Существенно более широко (на порядок) меняется длительность пауз между элементами в составе комбинации – от 4 до 40 мс. Длительность комбинаций варьирует от 80 до 260 мс. Какой-либо упорядоченности во временной организации этой рыхлой серии обнаружить не удалось.

Особый интерес представляют обнаруженные в фонограммах стереотипные секвенции. Так, в одном случае птица дважды повторила в неизменном виде последовательность длительностью около 5 с. Она состояла из нескольких плотных гомотипических серий и одной рыхлой (рис. 6e). Можно предположить, что гетеротипические серии такого характера могут в неизменном виде храниться в памяти особи (подобного рода секвенция обнаружена также в фонограмме индийского журавля *Grus antigone* (Sharringa, 2001). Ни у одного другого вида журавлей такого рода явления не отмечены.

Дуэты даурского журавля (рис. 4c) начинаются чаще всего партией самки. Наиболее характерной для этой части дуэта (вступления) оказывается плотная секвенция трелевого типа, состоящая из коротких широкополосных нот с преимущественно шумовым спектром. Число нот-импульсов 14–37 (медиана – 28, $n = 7$). Иногда секвенция может предшествовать удлиненный тональный звук с гармоническим спектром заполнения. Последующая основная часть дуэта распадается на блоки, ритмично следующие друг за другом. Каждый блок включает в себя один удлиненный выкрик самца (с четко выраженным гармоническим спектром) и два коротких выкрика самки. Чаще всего последние попадают как раз в паузу между последова-



Порядковый номер звука в рыхлой серии/ Call sequence number in loose series

Рис. 7. Динамика длительности звуков в предкопуляционной секвенции японского журавля
Fig. 7. Pattern of call length dynamic in precopulatory sequence of Red-crowned Crane

тельными выкриками самца. Однако вполне обычны случаи перекрывания какой-либо из этих посылок с той, что воспроизводится самцом. Следует отметить, что упомянутую вступительную трель может издавать и самец. Так, в одном случае нам удалось получить запись соло самца даурского журавля, которое он исполнял одновременно с соло особи стерха, содержащейся в соседней вольере. Интересующая нас сольная партия началась с трели, за которой примерно с равными интервалами следовали выкрики, типичные для дуэтных партий самцов даурского журавля.

Японский журавль

Базовые элементы вокализации японского журавля представлены звуками всех выделенных нами категорий. Частотно-временные параметры коротких широкополосных (тип 1.1*d.*, рис. 2*a4*), а также удлиненных шумовых (1.1*e.*, рис. 2*b4*) и гармонических (1.1*f.*, рис. 2*c4*) звуков приведены в таб. 1.

Короткие широкополосные звуки воспроизводятся преимущественно в составе плотных серий, где длительность паузы между посылками оказывается почти равной продолжительности их самих (рис. 3*a4*). Такие серии (трели) могут включать в себя самое разное число посылок. В нашей выборке значение это параметра варьировало от 4 до 71 (медиана – 12, $n = 13$).

Составные звуки и компактные комбинации типа 2.2 обнаружены только в дуэтной вокализации. Составной звук, характерный для некоторых криков самца из основной части дуэта, построен из двух (реже трех) удлиненных посылок с гармоническим спектром. Первый вступительный крик самки представляет собой компактную комбинацию, которая начинается коротким трелевым звуком (3–5 импульсов в области 1–4 кГц), сопровождаемым удлиненной посылкой гармонической природы (рис. 3*c4*).

Все простые звуки и трели исполняются в составе рыхлых серий. В большинстве случаев они объединяют в себе конструкции, сходные по структуре, хотя далеко не идентичные (стохастическая вариативность). Значение коэффициента вариации длин входящих в серию звуков составило 33.9% ($n = 22$, табл. 2). Впрочем, рыхлая серия может включать в себя звуки, относимые к различным классам, и в таких случаях можно говорить о периодической вариативности.

Подобного рода ансамбли особенно характерны для серий, воспроизводимых самцом перед копуляцией, непосредственно в преддверии садки. Такие секвенции подчас могут содержать звуки, которые позволительно отнести к любому из очерченных нами классов (короткие широкополосные (1.1*d*) и удлиненные – как узкополосные шумовые (1.1*e*), так и гармонические (1.1*f*), а также последовательности, звучащие как «урчание» – 1.1*c*). При этом переходы между звуками могут быть либо мгновенными, занимающими подчас не более нескольких секунд, либо (чаще всего) градуальными. Иллюстрацией этого может служить динамика изменения длительности звуков в одной такой серии (рис. 7). На этом рисунке отрезок 1–2 демонстрирует постепенное увеличение длительности посылок, сопряженное с преобразованиями их структуры. Это увеличение совпало с нарастанием напряженности взаимодействия: партнеры сократили дистанцию, а самка приняла особую предкопуляционную позу. Отрезок 2–3 (удлиненные громкие звуки) – маркирует наиболее напряженную часть взаимодействия за несколько секунд до садки (точно такие же звуки характерны и для собственно копуляции). В данном случае спаривания не произошло: партнеры увеличили дистанцию друг относительно друга, а самка приняла обычную позу. Сопряжено уменьшилась длительность звуков самца в исполняемой им серии (отрезок 3–4).

Удлиненные звуки с гармоническим спектром (1.1*f*) воспроизводятся в подавляющем большинстве случаев одновременно обоими членами пары. Это либо «сторожевой крик», либо дуэт. При этом, однако, удается обнаружить и переходные варианты между этими столь разными функциональными категориями. Причина здесь в том, что организация секвенций типа «сторожевой крик» весьма вариабельна, так что в некоторых случаях они обладают сходством с типичной дуэтной вокализацией, отличаясь от нее существенно меньшей согласованностью вокальных партий партнеров.

При «сторожевом крике» в наиболее характерном его варианте одна особь издает трель (2.1), вторая тут же (без интервала) воспроизводит 1–2 удлиненных гармонических звука (рис. 6*d*). В ряде случаев такого рода совместная вокализация оказывается более протяженной во времени (до 5–7 гармонических нот и до 2–3 трелей). Следует подчеркнуть, что такого рода переключка партнеров может быть представлена одними только трелями (33%, $n = 24$), либо исключительно звуками гармонической природы (4%, $n = 24$). В одной из фонограмм зафиксирован очевидный переходный вариант между «сторожевым криком» и дуэтом. В данном случае имело место сравнительно мало согласованное (хотя по преимуществу антифональное) исполнение самцом и самкой удлиненных тоновых звуков (1.1*f*), широко варьирувавших по длительности. Весьма изменчивой была и протяженность пауз между звуками.

Длина дуэтов японского журавля составляет в среднем 17.4 ± 3.6 с ($n = 10$). Дуэт может инициировать каждый из партнеров. В нашей выборке инициатива принадлежала почти исключительно самкам (9 из 10 дуэтов). Начальный фрагмент весьма короток, будучи представлен в большинстве случаев лишь одной посылкой несколько большей длины по сравнению со всеми последующими (рис. 5*a*). Медиана длительности начального крика самки составляет 640 мс (480–930 мс, $n = 9$), тогда как длина ее выкриков в основной части – 150 мс (70–390 мс, $n = 60$).

Сразу за вступительным выкриком инициатора, перекрываясь с его последней третью, следует первый крик второго партнера, после чего начинается основная часть дуэта. В ней можно выделить отдельные структурные блоки, повторяющиеся в более или менее неизменном виде на всем протяжении демонстрации (рис. 5*a*). В среднем дуэт японского журавля состоит из 18 ± 3.4 ($n = 10$) блоков. Каждый блок включает в себя один выкрик самца, превышающий по длительности (350 мс, разброс значений 210–590, $n = 59$) крик самки, и 1–3 ее выкриков. Чаще всего партия самки содержит 2 выкрика, первый из которых несколько длиннее после-

дующего и перекрывается с выкриком самца, а второй частично заполняет собой паузу между его последовательными выкриками. Даже в одном и том же дуэте могут присутствовать блоки с одиночными либо тройными выкриками самки. Не исключено, что самка подстраивается под темп вокализации самца: при увеличении паузы между его криками самка «успевает» издать три крика, а при уменьшении – только один.

Красавка

В репертуаре этого вида присутствуют все типы звуков, представленные в нашей классификации (рис. 2a5, b5, c5). Их частотно-временные параметры приведены в таб. 1. Кроме того, обнаружен составной звук, построенный из двух элементов: плотной пачки из нескольких импульсов с концентрацией энергии в диапазоне 0.6–1.2 кГц (длительностью 6–7 мс) и последующей удлинённой гармонической ноты (рис. 3c5).

В акустической продукции данного вида количественно преобладают короткие широкополосные звуки (1.1e). Птицы воспроизводят их либо в виде одиночных посылок, либо в составе плотных серий. Организация плотных серий при этом оказывается весьма вариабельной. Такого рода секвенции могут включать в себя разное количество звуков – от 2 до 20. Подобные последовательности, если они сформированы плотно упакованными короткими импульсами, можно рассматривать в качестве цельного удлинённого звука.

Интересно, что для репертуара красавки довольно характерны составные серии, скомпонованные из 2–3 следующих подряд плотных серий, которые несколько различаются по интенсивности звучания. При этом трансформация данного параметра может быть как градуальной, так и резкой, одномоментной. В тех случаях, когда плотные серии следуют друг за другом с небольшим интервалом, нелегко решить, имеем ли мы дело с отдельными конструкциями или с единой удлинённой серией.

Рыхлые серии данного вида включают в себя, как правило, звуки сходные по частотно-временным характеристикам. Соотношения в структуре последовательных звуков в таких сериях напоминают то, что мы видели у японского журавля. А именно, здесь налицо градуальная изменчивость частотно-временных характеристик, либо их флюктуации вокруг некоего среднего значения (стохастическая вариативность). Среднее значение коэффициента вариации длин звуков в составе рыхлых серий красавки составило 50,4% (табл. 2).

Нередко отмечаются также ансамбли, построенные из следующих друг за другом рыхлых серий звуков с существенно разной акустической структурой (периодическая вариативность).

Как и у японского журавля, особенным разнообразием своего состава отличаются рыхлые серии, воспроизводимые самцами в период спаривания. Иногда они предшествуют садке, но их удается услышать и в иных ситуациях. Секвенции, которые зафиксированы нами в этой фазе репродуктивного цикла, могут включать в себя практически все типы простых звуков (1.1d, 1.1e, и 1.1f), а также последовательности, звучащие как «урчание» (1.1c).

Дуэты красавки (рис. 5b) отличаются от соответствующих демонстраций всех прочих видов минимальной длительностью (3.5 с, $n = 12$). В нашей выборке ($n = 9$) по дуэтам одной пары инициатива неизменно принадлежала самцу. Он начинал дуэт, воспроизводя плотную гомотипическую серию коротких низкочастотных тональных нот (1.1d) с максимумом энергии в области 0.6–1.3 кГц. По ходу серии имеет место градуальное увеличение интенсивности звучания посылок.

При исполнении основной части дуэта партнеры чередуют свои вокальные партии, имеющие, в общем, одинаковую структуру. Каждый выкрик представляет собой плотную гомотипическую серию коротких нот с широким шумоподобным спектром. Гармоники выражены в разной степени – более четко они проявляются в выкриках самца. Эти звуки можно рассматривать как непрерывные, с выраженной частотной модуляцией. Между такими звуками и теми,

которые имеют характер плотных серий коротких нот с шумоподобным спектром, существует множество постепенных переходов.

Вокальные партии партнеров чередуются, преимущественно в антифональном режиме. Однако возможны более или менее значительные перекрытия звуков. Длительность пауз между последовательными выкриками каждого из партнеров может широко варьировать. Наиболее часто такое нарушение ритма наблюдается к концу дуэта (когда длительность пауз увеличивается).

В целом для красавки, как и для стерха, характерно использование в дуэтной вокализации тех же, по сути дела, звуков, которые наиболее часто используются особью в составе рыхлых серий. В этом отличие двух названных видов от других журавлей.

Обсуждение

Структура межвидовых различий

Предложенная типологизация звуков журавлей, основанная на иерархическом принципе, дает возможность проводить межвидовые сравнения на разных уровнях организации вокального репертуара. Как мы попытались показать, выявленные различия отнюдь не сводятся только к несходству звуков. Они проявляются (подчас в еще большей степени) в свойственных тому или иному виду способах комбинирования исходных, базовых звуков в более сложные акустические конструкции.

Говоря о базовых элементах вокализации журавлей, необходимо, прежде всего, отметить относительное единообразие звуков, количественно преобладающих в акустической продукции сравниваемых видов. К звукам, фактически общим для всех видов, относятся, во-первых, те, которые только упомянуты в приведенной классификации (гудение 1.1a и шипение 1.1b), и, во-вторых, короткие посылки с преимущественно шумовым спектром 1.1d (рис. 2a) и длинные гармонические (рис. 2c). Такое сходство в структуре звуков у разных видов журавлей неожиданно: дело в том, что подсемейство *Grinae* принадлежит к числу архаичных. Наиболее древним его представителем является ископаемый *Grus miocenicus*, обнаруженный в Румынии в отложениях, датированных средним миоценом (Gohlich, 2003).

На фоне подобного акустического единообразия выделяется вокализация стерха, у которого, во-первых, короткие широкополосные ноты обладают четко выраженным гармоническим спектром, и, во-вторых, отсутствуют секвенции типа урчание 1.1c (Брагина, Бёме, 2007). Это обстоятельство может свидетельствовать об обособленности данного вида среди всех прочих представителей родов *Grus* и *Anthropoides*. В пользу этой гипотезы свидетельствуют и данные молекулярно-генетических исследований (Krajewski, 1989; Krajewski, Fetzner, 1994).

На втором уровне интеграции акустического поведения выделяются два главных типа конструкций. Одна из них – плотная гомотипическая серия (2.1), которая присутствует у всех без исключения видов. Вторая – компактная комбинация (2.2), построенная из плотной гомотипической серии и удлиненного гармонического звука. Эти конструкции крайне редки у японского журавля и красавки, полностью отсутствуют у стерха, но составляют при этом основу вокальной продукции даурского и канадского журавлей. Последние два вида, согласно молекулярно-генетическим (Krajewski, Fetzner, 1994) и акустическим (Archibald, 1976) исследованиям, состоят в отдаленном родстве.

На третьем уровне интеграции акустического поведения мы находим два типа конструкций, из которых только один (дуэты) можно рассматривать в качестве четко организованной структуры. Что касается рыхлых серий, то их можно рассматривать как структуры, реализуемые за счет способности индивида произвольно комбинировать базовые звуки, воспроизводя при этом более сложные акустические последовательности. Однако, закрадывается подозре-

ние, что такой вывод может оказаться следствием чисто формального, структуралистского подхода.

Так или иначе, при воспроизведении рыхлых серий наблюдается нечто вроде эффекта периодической вариативности. Иногда здесь можно уловить и некое подобие непрерывной вариативности. Рискованность применения такой терминологии к исследуемым последовательностям обусловлена изменчивостью (градуальной, либо вокруг некоего среднего) частотно-временных параметров звуков, входящих в серию. Этот феномен назван нами стохастической вариативностью.

В качестве количественной оценки способности данного вида реализовать принцип стохастической вариативности можно использовать коэффициент вариации длительности звуков в серии (табл. 2). На основании этого показателя удается выделить, с одной стороны, виды с наиболее разнообразными конструкциями такого рода (японский журавль и красавка), и, с другой, стерха, секвенции которого являются наименее изменчивыми. Рыхлые серии канадского и даурского журавлей занимают промежуточное положение.

Дуэты журавлей детально описаны Арчибальдом (Archibald, 1976). Здесь мы остановимся на одной особенности, не затронутой в упомянутой работе. Для красавки и стерха характерно использование в дуэтной вокализации тех же звуков, которые наиболее часто используются особью в составе рыхлых серий. В этом отличие двух названных видов от других журавлей. Не исключено, что это является примитивным, поскольку оно характерно также для архаичного представителя Gruidae – восточного венценосного журавля *Balearica regulorum* (Budde, 1999b).

От видов рода *Grus* резко отличается представитель другого рода – красавка. С одной стороны, акустическая сигнализация этого вида характеризуется обширным репертуаром используемых звуков и разнообразием структуры формируемых ими секвенций. С другой стороны, структуру дуэта красавки мы оцениваем как примитивную (Archibald, 1976). Не исключено, что разные компоненты акустического поведения могут эволюционировать с разной скоростью.

Базовые направления эволюции акустической сигнализации

Для акустической сигнализации стерха характерно минимальное число базовых элементов и наименьшая изменчивость звуков, слагающих образуемые ими секвенции. На этом основании мы рассматриваем этот вид в качестве наиболее обособленного среди прочих по изученным признакам и стоящего, вероятно, у основания эволюционного ствола рода *Grus*. У других видов журавлей наблюдается большая изменчивость структуры посылок в составе серий. Для объяснения этих данных можно выдвинуть две гипотезы.

Первая гипотеза предполагает, что способность вида использовать при вокализации модус стохастической вариативности может служить признаком эволюционного прогресса. Вторая состоит в том, что обнаруженные межвидовые различия в способах организации рыхлых серий никак не связаны с неким эволюционным трендом, отражающим функциональный прогресс. Они могут быть связаны, например, с межвидовыми различиями в реактивности нервной системы. Более «возбудимые» виды воспроизводят в целом более разнообразные серии, отражающие быстрые смены в градиенте их мотивационных состояний.

Описывая журавлей, можно назвать лишь один очевидный аргумент в пользу первой гипотезы. Дело в том, что, согласно бытующему мнению, наиболее эмоционально подвижным видом является стерх с его высоким уровнем агрессивности. В то же время именно для этого вида стохастическая вариативность характерна в наименьшей степени. Очевидно, что вторая гипотеза нуждается в дальнейшей проверке.

В рамках первой гипотезы правомерным оказывается вопрос, оправдано ли предположение о существовании некоего эволюционного тренда в акустическом поведении журавлей с функциональной точки зрения? Можно предположить, что вариативность служит механизмом максимизации акустической продукции в ключевых точках коммуникативного процесса. К их

числу относится, в частности, взаимодействие при спаривании. Копуляции у журавлей предшествует долгая прелюдия (Masatomi, 1983), в некоторых случаях растягивающаяся на несколько дней (наши данные). Это позволяет предположить важность для этих птиц взаимной подстройки поведения половых партнеров в ходе этого процесса. Увеличение числа используемых вариантов звуков может способствовать более дифференцированной трансляции изменений в градиенте мотивационных состояний отправителя сигнала.

В этой связи показательно, что для тех видов, рыхлые серии которых отличаются максимальной вариабельностью (японский журавль, красавка), наиболее характерно и акустическое сопровождение подготовки к спариванию. Выше было подчеркнута разнообразие звуков у японского журавля в преддверии копуляции, причем в описанной ситуации самка приняла предкопуляционную позу как раз в момент увеличения длительности посылок самца. Это можно расценивать как пример значения вокализации для синхронизации поведения половых партнеров. Примерно также организовано спаривание и у красавки. В то же время у стерха вокализация, предшествующая спариванию, представляет собой рыхлую серию посылок совершенно одинаковой структуры (Брагина, Бёме, 2007). У даурского журавля копуляция не сопровождается звуками, по крайней мере слышимыми на расстоянии (Masatomi, 1983; Tao, Reixun, 1991). У венценосного журавля, наиболее примитивного из ныне живущих, спаривание происходит в полном молчании (Masatomi, 1983).

Благодарность

За помощь в сборе материала мы благодарны Т.А. Кашенцевой и В.П. Иванчеву (Окский государственный природный заповедник). Ряд ценных литературных источников предоставлен А.В. Кленовой (МГУ). Исследование финансировал РФФИ (грант № 05-04-48171).

Литература

- Брагина Е.В., Бёме И.Р. 2007. Половые и индивидуальные различия в репертуаре взрослых стерхов (*Grus leucogeranus*, Gruidae). – Зоол. журн., 86 (12): 1468-1481.
- Панов Е.Н. 1978. Механизмы коммуникации у птиц. М., 306 с.
- Панов Е.Н., Непомнящих В.А., Рубцов А.С. 2004. Организация песни у камышевки-барсучка, *Acrocephalus schoenobaenus* (Passeformes, Sylviidae). – Зоол. журн., 83 (4): 464-479.
- Панов Е.Н., Непомнящих В.А., Зыкова Л.Ю. 2006а. Организация песни у обыкновенной овсянки, *Emberiza citrinella* (Aves: Emberizidae). – Зоол. журн., 85 (9): 1-13.
- Панов Е.Н., Непомнящих В.А., Зыкова Л.Ю. 2006б. Организация песни у лесного конька (*Anthus trivialis*, Motacillidae). – Зоол. журн., 85 (1): 84-100.
- Панов Е.Н., Павлова Е.Ю. 2007. Сравнительная этология лебедей (*Cygnus*, Anseriformes) мировой фауны. 2. Акустические компоненты поведения. – Зоол. журн., 86 (6): 709-738.
- Archibald G.W. 1976. The unison call of cranes as a useful taxonomic tool. Ph.D. Thesis. Ithaca, N. Y.: 167 p.
- Budde C. 1999a. The vocal repertoire of the grey crowned crane *Balearica regulorum*. I. The tonal and non-harmonic calls. – Bioacoustics, 10: 161-173.
- Budde C. 1999b. The vocal repertoire of the grey crowned crane *Balearica regulorum*. II. The unison call. – Bioacoustics, 10: 191-201.
- Ellis D.H., Swengel S.R., Archibald G.W., Kepler K.B. 1998. A sociogram for the crane of the world. – Behav. Processes., 43: 125-151.
- Gohlish U.B. 2003. A new crane (Aves: Gruidae) from the Miocene of Germany. – J. Vertebrate Paleontology, 23 (2): 387-393.
- Johnsgard P.A. 1983. Cranes of the World. London.
- Krajewski C. 1989. Phylogenetic relationship among cranes (Gruiformes: Gruidae) based on DNA hybridization. – Auk, 106: 603-618.
- Krajewski C., Fetzner W. 1994. Phylogeny of cranes (Gruiformes: Gruidae) based on cytochrome-b DNA

- sequences. – Auk, 111 (2): 351-365.
- Masatomi H. 1983. Some observation on mating behavior of several cranes in captivity. – J. Ethol., 1: 62-69.
- Nesbitt S.A., Bradley R.A. 1997. Vocalizations of Sandhill Cranes. – Proc. North Am. Crane Workshop, 7: 29-35.
- Riebel K., Slater P.J.B. 1999. Song type switching in the chaffinch, *Fringilla coelebs*: timing or counting. – Animal Behavior, 57 (3): 655-661.
- Sharringa J. 2001. Birds of Tropical Asia 2.0. Sound and Sights.
- Tao Y., Peixun L. 1991. Observation on mating behavior of White-naped Crane in the wild. – Proc. 1987 International Crane Workshop: 63-66.
- Wood D.S. 1979. Phonetic relationships within the family Gruidae. – Wilson. Bull., 91 (3): 384-399.

ACOUSTIC BEHAVIOR OF CRANES IN SUBFAMILY GRUINAE: COMPARATIVE ANALYSIS

A.S. OPAEV¹, E.N. PANOV¹, E.YU. PAVLOVA²

¹*Institute of Ecology and Evaluation Problems RAS
33, Lenin Av., Moscow 119071, Russia. E-mail: opaev@sevin.ru*

²*Moscow Zoo
1, B. Gruzinskaya St., Moscow, 123242, Russia*

Summary

The acoustic behavior of five crane species representing all major lineages within subfamily Gruinae (except the genus *Bugeranus*) has been studied with use of the comparative approach. The revealed differences between species, besides the basic structural elements of the repertoire, also relate to the peculiarities of the organization of acoustic sequences. The acoustic behavior of the Siberian Crane is characterized by the minimum of sound types and minimal sound fluctuation that comprises their sequences, so sequences emitted by the Siberian Crane in the course of one particular bout of signaling appear as a constant repetition of nearly identical notes. Based on this aspect and other studied features, we regard the Siberian Crane as the most isolated branch within Gruinae among all others. Perhaps it stands close to the root of the *Grus* genus phylogenetic tree. Other crane species are observed to have a significantly higher fluctuation of vocalization series. There is a discussion of a supposition that such fluctuation may serve as a mechanism to maximize acoustic diversity. The sound fluctuation in crane sequences is being observed in connection with the parallel phenomena occurring among the Passeriformes, consisting of periodic and constant variations. In order to describe the organization of vocal sequences among cranes as well as all birds in general, the new term “stochastic variety” has been proposed, which is characterized by the lack of orderliness in the structure of sequential sounds. Observations are being conducted to determine significant differences in vocal behavior between the representative of a different order, the Demoiselle Crane (*Anthropoides virgo*) and cranes of the *Grus* genus.

Key words: cranes, Gruinae, bioacoustics, comparative ethology, evolution of behavior