

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

МЕЖПОПУЛЯЦИОННЫЕ РАЗЛИЧИЯ В СТРУКТУРЕ ДУЭТОВ ЯПОНСКОГО ЖУРАВЛЯ

А.В. КЛЕНОВА¹, Б. ВЕССЛИНГ², Е.В. ВОЛОДИНА³ и И.А. ВОЛОДИН¹

*¹Биологический факультет Московского государственного университета
им. М.В. Ломоносова,*

Воробьевы горы, Москва, 119992, Россия. E-mail: klenova2002@mail.ru; a_klenova@yahoo.com

²Wiesenweg 38, D-22941 Bargteheide, Germany. E-mail: wessling@ormecon.de

*³Отдел научных исследований, Московский Зоопарк,
ул. Б.Грузинская, 1, Москва, 123242, Россия.
E-mail: volodinsvoc@gmail.com; volodinsvoc@mail.ru*

Введение

Японский журавль – один из наиболее редких видов журавлей с численностью около 2000 птиц (Archibald, 2000). Две популяции японского журавля – мигрирующая материковая и оседлая островная, изолированы друг от друга на протяжении, по меньшей мере, нескольких сотен лет (см., например, Masatomi, 1981; Swengel, 1996).

Область гнездования материковой популяции охватывает бассейн Амура. Зимуют на Корейском полуострове, главным образом, вдоль демилитаризованной зоны (Archibald, 1981; Seong-Hwan, Won, 1994; Swengel, 1996), а также в Китае, в бассейне нижнего течения Хуанхэ (Swengel, 1996). Область гнездования островной популяции занимает юго-восточную часть острова Хоккайдо в Японии (Masatomi, 1981); отдельные пары гнездятся также на островах Курильской гряды (Ильяшенко, 1988, Ушакова, 2002). Журавли островной популяции не совершают осенних миграций и остаются зимовать на Хоккайдо (см., например, Masatomi, 1981).

Межпопуляционные различия в структуре дуэтов японских журавлей описаны Д. Арчибальдом (Archibald, 1976). Он обнаружил, что в дуэтах журавлей материковой популяции первый крик самки в слоге существенно длиннее второго крика самки, тогда как в дуэтах журавлей островной популяции первый крик самки намного короче и практически равен по длине второму крику. Длительность первого крика самок материковой популяции по его подсчетам составила 330 ± 22 мс, а островной – только 140 ± 14 мс. Основываясь на различиях в дуэтах, Д. Арчибальд (Archibald, 1976) предложил выделить популяции в ранг подвидов

(*G. j. panmunjonii* и *G. j. japonensis*). С.В. Винтер (Winter, 1981) сообщил о различиях в размерах и окраске яиц (более мелких и разнообразных по окраске у журавлей островной популяции, по сравнению с материковой популяцией). Позднее В.Ю. Ильяшенко (1988) предположил также наличие морфологических различий между этими популяциями. Однако генетические исследования не дали основания для выделения популяций в ранг подвидов (Swengel, 1996), и их таксономический статус все еще нуждается в уточнении.

Фактически единственным поводом к дискуссии на эту тему остаются различия в структуре дуэтов двух популяций, обнаруженные Д. Арчибалдом (Archibald, 1976). В связи с этим, важно провести детальное сравнение структуры парных дуэтов у птиц материковой и островной популяций японского журавля с помощью современных методов компьютерного анализа звуков, недоступных 30 лет назад, когда Д. Арчибалд выдвинул свою гипотезу. Основой для такого сравнения могут служить результаты предшествующего исследования, в котором описана изменчивость структуры дуэтов 10 пар японских журавлей материковой популяции, двух диких и восьми содержавшихся в условиях неволи, и обнаружены значительные различия между парами (Klenova et al., 2008). Однако остается неясным, насколько структурная изменчивость дуэтов этих птиц может быть обусловлена содержанием в неволе. В данной работе мы сравниваем структуру дуэтов и акустические параметры криков партнеров в дуэтах японских журавлей материковой и островной популяций. Кроме того, сравниваем дуэты диких и содержащихся в неволе пар, происходящих из материковой популяции.

Материал и методы

Объекты исследования и места записи дуэтов

В островной популяции дуэты пар немеченых диких журавлей записаны в феврале и в июне 1999 г. в районе г. Акан, на восточном Хоккайдо (Япония). В феврале записано предположительно 12 пар (по 1-2 дуэта от пары), в июне – предположительно 7 пар (также по 1-2 дуэта от пары).

В материковой популяции дуэты предположительно от 15 пар немеченых диких журавлей (по 1-2 дуэта от пары) записаны на зимовке в демилитаризованной зоне (ДМЗ) на границе между Северной и Южной Кореей; и дуэты двух пар немеченых диких журавлей (по 2 дуэта от пары) – в Амурской области (Россия) в мае 2006 г.

Кроме того, записаны дуэты 8 индивидуально различимых пар (по 2 дуэта от пары) содержащихся в неволе журавлей, ведущих свое происхождение от материковой популяции. Пять пар записаны в июле-августе 2006 г. в Питомнике редких видов журавлей Окского государственного биосферного природного заповедника (Питомник ОГЗ), одна пара – летом 1998 г. на Станции реинтродукции редких видов птиц Хинганского государственного природного заповедника, и две пары – там же в мае 2006 г. Из 16 содержащихся в неволе журавлей семь взяты из природы (1 самец и 3 самки почти сразу после вылупления; 1 самка в возрасте около 6 месяцев; и 2 самца в возрасте около двух лет). Остальные 9 птиц выращены в Питомнике ОГЗ собственными родителями (2 самца и 2 самки), людьми (3 самца и 1 самка) и приемными родителями другого вида (1 самка выращена даурскими журавлями). Во время записи дуэтов возраст содержащихся в неволе птиц составлял от 6 до 18 лет.

Суммарно мы включили в анализ 59 дуэтов: 23 дуэта диких птиц островной популяции, 20 дуэтов диких птиц материковой популяции и 16 дуэтов от содержащихся в неволе птиц материковой популяции.

Оборудование и акустический анализ

Дуэты диких журавлей в Японии и Корее записывали с помощью цифрового минидискового магнитофона Sony MZ-RH-1 (Sony Corp., Tokyo, Japan) и микрофона Sennheiser МКН 70-1

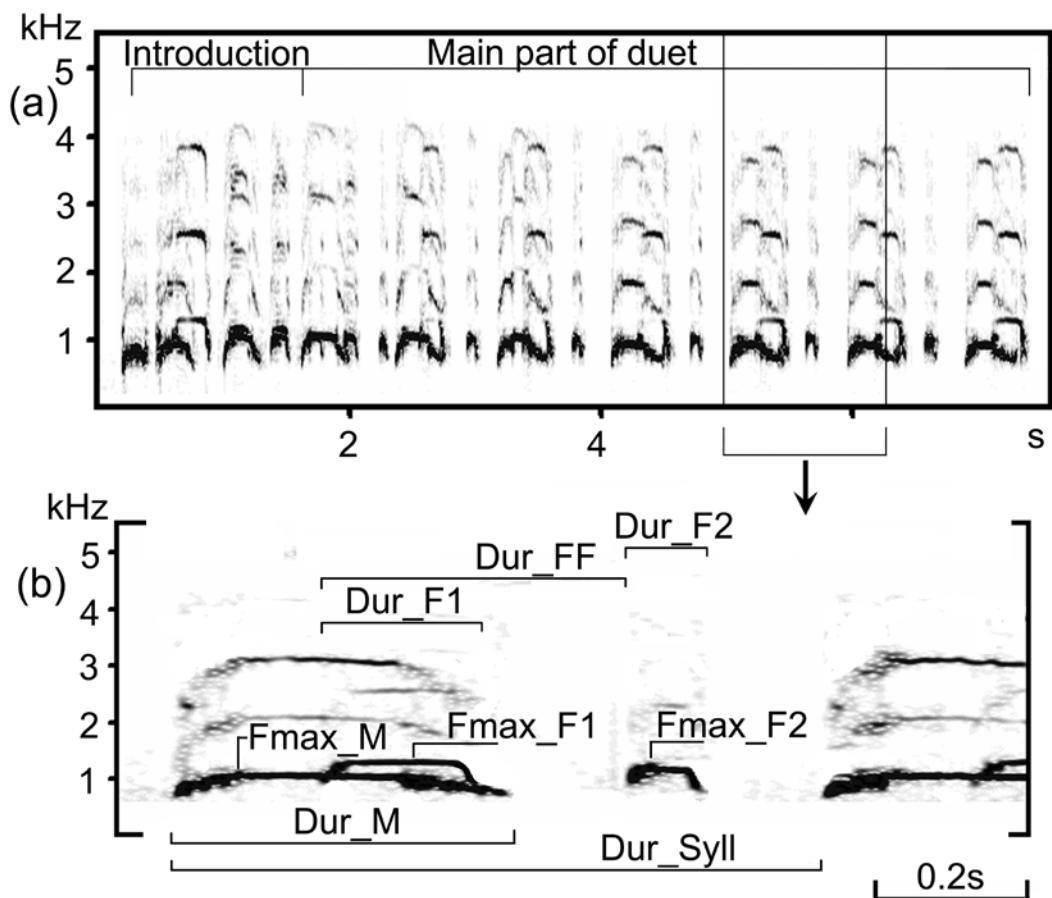


Рис. 1. Измеряемые параметры слогов в дуэтах японских журавлей

Fig. 1. The measured parameters of within-syllable calls in duets of the Red-crowned Cranes

(Sennheiser electronic, Wedemark, Germany). Дуэты диких и содержащихся в неволе журавлей в России записывали с помощью кассетного магнитофона Marantz PMD-222 (D&M Professional, Kanagawa, Japan) с конденсаторным направленным микрофоном Sennheiser K6-ME67. Расстояние от птиц до микрофона варьировало от 10 до 80 м в неволе и примерно от 300 до более 1000 м в природе.

Оцифровка (22.05 кГц, 16 бит с дальнейшим снижением до 11.025 кГц) и анализ звуков проведены с помощью программы Avisoft-SASLab Pro v. 4.3. Для построения спектрограмм использовали окно Хэмминга; длину быстрого преобразования Фурье 512 точек; перекрытие по частотной оси 50%; и перекрытие по временной оси 96.87%. Это дало ширину частотного фильтра 56 Гц, разрешение по времени 1.45 мс и разрешение по частоте 21 Гц.

Дуэт японских журавлей представляет собой последовательность криков самца и самки, издаваемых в определенном порядке. Дуэт состоит из короткого вступления и основной части, образованной серией регулярно повторяемых слогов, содержащих один или два крика самца и от одного до четырех криков самки (Archibald, 1976; Klenova et al., 2008). Для анализа мы отобрали слоги, содержащие один крик самца и два или три крика самки, которые в сумме составляют более 70% всех слогов, встречающихся в дуэтах японских журавлей (Klenova et al., 2008). Если в дуэте таких слогов было от двух до восьми, то измеряли их все, а если свыше восьми, то только первые восемь. В каждом слогe измерили восемь параметров: Dur_Syll – длительность

слога от начала крика самца до начала крика самца следующего слога; Dur_M – длительность крика самца, Dur_F1 – длительность первого крика самки, Dur_F2 – длительность второго крика самки, Dur_FF – длительность от начала первого крика самки до начала второго крика самки; Fmax_M – максимальную основную частоту крика самца, Fmax_F1 – максимальную основную частоту первого крика самки, Fmax_F2 – максимальную основную частоту второго крика самки. После этого мы рассчитали средние значения для каждого параметра всех слогов данного дуэта (рис. 1). Таким образом, каждый дуэт был описан с помощью восьми средних значений частотно-временных параметров слогов.

Также, для анализа встречаемости слогов с различным соотношением числа криков самца и самки, в каждом дуэте определяли тип каждого слога визуально по спектрограмме на экране компьютера, согласно классификации А.В. Кленовой с соавторами (Klenova et al., 2008).

Статистический анализ

Статистический анализ проведен с помощью пакета STATISTICA 6.0 (StatSoft, Tulsa, OK, USA). Различия принимались как статистически достоверные при $p < 0.05$. Все средние величины приведены как $\bar{x} \pm SD$. Распределение значений всех параметров дуэтов у каждой пары не отличались от нормального (тест Колмогорова-Смирнова), что позволило использовать параметрические тесты. Для сравнения дуэтов содержащихся в неволе птиц материковой популяции с дуэтами диких птиц материковой популяции использовали однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA). Межпопуляционные различия оценивали как с помощью однофакторного дисперсионного анализа, так и с помощью стандартной процедуры дискриминантного анализа. Величину случайной классификации рассчитывали на основе рандомизации (Solow, 1990; Klenova et al., 2008). Вклад каждого параметра в классификацию определяли, используя пошаговую процедуру дискриминантного анализа. Для сравнения параметров криков самцов и самок внутри дуэтов использовали критерий Вилкоксона. Процентные соотношения сравнивали с помощью критерия Уайта.

Результаты

Различия между дуэтами диких и содержащихся в неволе журавлей материковой популяции

Однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA) выявил достоверные различия только для одного из восьми измеренных параметров (Dur_F1), значения которого в дуэтах содержащихся в неволе журавлей были несколько выше, чем в дуэтах диких (таб. 1).

По встречаемости слогов разных типов в дуэтах дикие и содержащиеся в неволе пары журавлей также практически не различались. Слоги, включающие один крик самца и два крика самки, составляли 58.9% всех слогов в дуэтах диких пар материковой популяции и 50.0% всех слогов в дуэтах пар, содержащихся в неволе (рис. 2а). На втором месте по частоте встречаемости были слог, включающие один крик самца и три крика самки – они составляли соответственно 23.8 и 23.1% от всех слогов (критерий Уайта, все различия недостоверны).

Различия в дуэтах пар островной и материковой популяций

Поскольку значения параметров дуэтов содержащихся в неволе и диких журавлей различались очень мало, то для анализа межпопуляционных различий мы использовали выборку дуэтов диких журавлей островной популяции (23 дуэта) и суммарную выборку дуэтов диких и содержащихся в неволе пар журавлей материковой популяции (36 дуэтов). Однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA) показал достоверные различия по всем параметрам, кроме Dur_F2 (таб. 2). В островной популяции крики самцов и самок в слоге были выше по частоте по сравнению с соответствующими криками журавлей материковой популяции. Также в островной популяции все крики были короче по длительности, чем в материковой популяции.

Таблица 1. Результаты дисперсионного анализа (ANOVA) по сравнению дуэтов содержащихся в неволе и диких журавлей материковой популяции и значения частотно-временных параметров этих дуэтов (N – число дуэтов)
Table 1. ANOVA results for comparison of duets between wild and captive pairs within the mainland population and the values for call parameters measured within the duet syllables (N – numbers of duets)

	Dur_Syll мс / ms	Dur_M мс / ms	Dur_F1 мс / ms	Dur_F2 мс / ms	Dur_FF мс / ms	Fmax_M кГц / kHz	Fmax_F1 кГц / kHz	Fmax_F2 кГц / kHz	N
Дикие / Wild	1009 ± 93	474 ± 57	199 ± 43	134 ± 28	380 ± 43	1.02 ± 0.06	1.13 ± 0.08	1.08 ± 0.08	20
Содержа- щиеся в неволе/ Captive	1024 ± 217	455 ± 85	245 ± 74	120 ± 37	421 ± 92	1.03 ± 0.06	1.18 ± 0.12	1.04 ± 0.08	16
Среднее / Mean	1016 ± 158	466 ± 70	220 ± 62	128 ± 33	398 ± 70	1.03 ± 0.06	1.15 ± 0.10	1.06 ± 0.11	36
F-отно- шение / F-ratio	0.6 p = 0.435	0.07 p = 0.787	5.4 p < 0.05	1.7 p = 0.205	3.1 p = 0.088	0.3 p = 0.613	2.2 p = 0.151	1.1 p = 293	

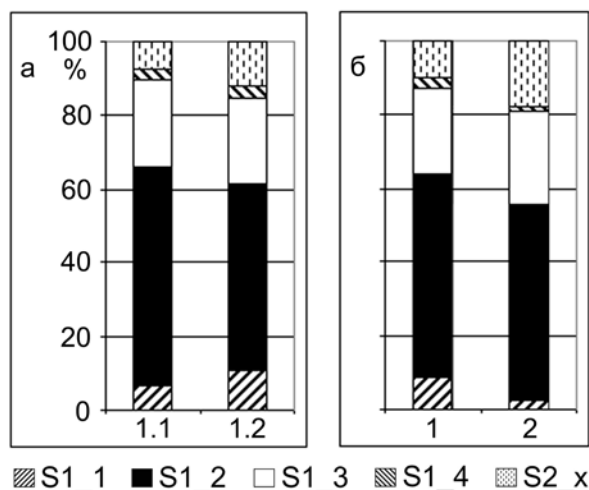


Рис. 2. Встречаемость пяти типов слогов в дуэтах японских журавлей (а – в дуэтах диких пар материковой популяции, n = 20 дуэтов (1.1) и в дуэтах пар, содержащихся в неволе, n = 16 дуэтов (1.2); б – в дуэтах диких и содержащихся в неволе пар материковой популяции, n = 36 дуэтов (1) и в дуэтах пар из островной популяции, n = 23 дуэтов (2)). S1_1 – слог, состоящий из одного крика самца и одного крика самки, S1_2 – слог, состоящий из одного крика самца и двух криков самки, S1_3 – слог, состоящий из одного крика самца и трех криков самки, S1_4 – слог, состоящий из одного крика самца и четырех криков самки и S2_x – слог, состоящий из двух криков самца и одного-четырёх криков самки

Fig. 2. The percentages of five syllable types occurring within the Red-crowned Crane duets (a – in wild (1.1) and captive (1.2) mainland pairs, n = 20 and n = 16 duets correspondingly; b – in mainland (1) and island (2) pairs, n = 36 and n = 23 duets correspondingly). S1_1 – a syllable type, containing one male and one female call, S1_2 – a syllable type, containing one male and two female calls, S1_3 – a syllable type, containing one male and three female calls, S1_4 – a syllable type, containing one male and four female calls and S2_x – a syllable type, containing two male and from one to four female calls

В слогах дуэтов обеих популяций крик самца был всегда длиннее первого крика самки (критерий Вилкоксона, материковая популяция: n = 36; T = 0; Z = 5.23; p < 0.001, островная популяция: n = 23; T = 0; Z = 4.20; p < 0,001), а первый крик самки всегда длиннее второго крика самки (критерий Вилкоксона, материковая популяция: n = 36; T = 0; Z = 5.23; p < 0.001; островная популяция: n = 23; T = 0; Z = 4.20; p < 0.001).

Стандартная процедура дискриминантного анализа, основанная на семи параметрах слогов дуэтов (Dur_F2 была исключена из анализа, так как ANOVA показала, что этот параметр

Таблица 2. Результаты дисперсионного анализа (ANOVA) по сравнению дуэтов журавлей материковой и островной популяций и значения частотно-временных параметров этих дуэтов (N – число дуэтов)

Table 2. ANOVA results for comparison of duets between the island and mainland populations and the values for call parameters measured within the duet syllables (N – numbers of duets)

	Dur_Syll мс / ms	Dur_M мс / ms	Dur_F1 мс / ms	Dur_F2 мс / ms	Dur_FF мс / ms	Fmax_M кГц / kHz	Fmax_F1 кГц / kHz	Fmax_F2 кГц / kHz	N
Материк / Mainland	1016 ± 158	466 ± 70	220 ± 62	128 ± 33	398 ± 70	1.03 ± 0.06	1.15 ± 0.10	1.06 ± 0.11	36
Остров / Island	940 ± 90	417 ± 34	167 ± 24	122 ± 19	333 ± 31	1.08 ± 0.07	1.20 ± 0.07	1.16 ± 0.06	23
Среднее / Mean	986 ± 140	447 ± 63	199 ± 57	125 ± 28	373 ± 67	1.05 ± 0.07	1.17 ± 0.09	1.10 ± 0.10	59
F-отно- шение / F-ratio	4.4 p < 0.05	9.7 p < 0.05	14.8 p < 0.001	0.57 p = 0.453	17 p < 0.001	9.25 p < 0.05	5.9 p < 0.05	15.4 p < 0.001	

Таблица 3. Процент правильной классификации дуэтов пар японских журавлей на принадлежность к материковой, либо островной популяции на основе стандартной процедуры дискриминантного анализа

Table 3. DFA results for classification of the Red-crowned Crane duets to correct population and the random value, calculated with randomization

Популяция / Population	Число дуэтов/ Number of duets	% правильной классификации / % of correct assignment
Материковая / Mainland	20	95.0
Островная / Island	23	91.3
Всего / Total	43	93.0
Случайная величина / Random value	68.9 ± 5.1	

меньше всего различается между популяциями), показала 93.2% правильной классификации дуэтов к паре, что достоверно выше ($p < 0.01$) случайной величины, равной 68.9 ± 5.1 (таб. 3). Только четыре из 59 дуэтов были классифицированы неправильно. Наибольший вклад в классификацию вносили Dur_FF, Fmax_F2 и Dur_M.

В дуэтах обеих популяций преобладали слоги с одним криком самца и двумя криками самки, соответственно 54.5% и 52.9% (рис. 2б), и слоги с тремя криками самки на один крик самца, соответственно 23.5% и 24.9% (критерий Уайта, все различия недостоверны). Таким образом, по использованию в дуэтах слогов того или другого типа пары журавлей материковой и островной популяций практически не различались. Помимо этого, в дуэтах островной популяции нам удалось найти все типы слогов, описанные для дуэтов журавлей материковой популяции (Klenova et al., 2008), и не удалось обнаружить слоги каких-либо новых типов, не найденных ранее.

Обсуждение

Дуэты журавлей островной и материковой популяций достоверно отличались по частотно-временным характеристикам, но не различались по использованию слогов разных типов. В

то же время, мы не нашли каких-либо заметных различий в дуэтах содержащихся в неволе и диких японских журавлей материковой популяции.

Эти данные свидетельствуют о том, что выборки дуэтов, записанных в условиях содержания в неволе, можно считать репрезентативными для той популяции, откуда журавли ведут свое происхождение. Кроме того, полученные нами данные представляют дополнительные свидетельства отсутствия вокального обучения у японского журавля. Хотя о вокальном обучении ранее никогда не сообщалось ни для этого вида, ни для других видов *Gruiiformes*, его отсутствие у японского журавля тем не менее нуждалось в подтверждении, поскольку феномен вокального обучения достаточно распространен среди птиц, как воробьиных (Kroodsma & Baylis 1982; Marler & Peters, 1982; Catchpole & Slater, 1995), так и неворобьиных, например, попугаев (Britten-Powell et al., 1997; Bond & Diamond, 2005) и колибри (Jarvis et al., 2000). Помимо обучения, также сами по себе условия содержания в неволе могли потенциально оказать влияние на структуру дуэтов у журавлей, поэтому сделанное нами предварительное сравнение дуэтов, записанных в искусственно созданных и в природных условиях, являлось необходимым условием для объединения двух выборок в единую выборку дуэтов птиц материковой популяции.

В исследованиях других авторов, которыми проведены наблюдения за развитием дуэтов у птенцов, выращенных родителями другого вида журавлей, также не было отмечено признаков вокального обучения. После достижения половой зрелости такие птенцы начинали исполнять дуэты и другие крики, свойственные своему виду, а не тому, к которому относились их приемные родители (Heinroth, 1924; Archibald, 1976).

Таким образом, условия содержания в неволе, по-видимому, не приводят к искажению вокального поведения у журавлей. Следовательно, данные об акустическом поведении, в частности о структуре дуэтов, полученные в условиях содержания в неволе, можно использовать как для изучения особенностей вокальной коммуникации, так и для моделирования и отработки метода акустического мониторинга территориальных пар в природе (Klenova et al., 2008). Исходя из этого, можно ожидать, что яркие межпарные различия, обнаруженные в дуэтах выращенных в неволе японских журавлей, также будут характерны и для дуэтов диких журавлей этого вида.

Количественные межпопуляционные различия, обнаруженные Д. Арчибалдом (Archibald, 1976), в нашем исследовании не получили полного подтверждения. Длительность первого крика самок материковой популяции действительно достоверно превышала длительность первого крика самок островной популяции (таб. 2). Но, во-первых, различия были не столь большими (31.7% в нашем исследовании, по сравнению с 135.7%, в исследовании Д. Арчибалда), и, во-вторых, в отличие от данных Д. Арчибалда, первый крик самок островной популяции всегда был достоверно длиннее второго крика.

Обнаруженное в нашем исследовании отсутствие различий по встречаемости слогов разных типов свидетельствует о принципиальном сходстве дуэтов между популяциями. Действительно, в дуэтах обеих популяций преобладают слоги, состоящие из одного крика самца и двух криков самки, и слоги, состоящие из одного крика самца и трех криков самки (рис. 2б). Кроме того, тот факт, что в дуэтах островной популяции удалось найти все типы слогов, описанные для дуэтов журавлей материковой популяции (Klenova et al., 2008), и не удалось обнаружить слоги каких-либо других типов, свидетельствует о высоком сходстве дуэтов японских журавлей двух географических популяций.

Различия между дуэтами двух популяций присутствовали только в значениях частотно-временных параметров криков партнеров в слогах дуэтов. Крики самцов и самок островной популяции были выше по частоте и короче по длительности, чем аналогичные крики партнеров материковой популяции. Между тем, эти различия не были очень большими: даже по па-

раметрам с наибольшим вкладом в дискриминацию Dur_FF и Fmax_F2, различия составили только 19.5 и 9.5% соответственно. Кроме того, значения всех параметров существенно перебивались между популяциями.

Мы предполагаем, что обнаруженные в нашем исследовании межпопуляционные различия в дуэтах японских журавлей могут быть связаны с различиями в размерах тела между птицами островной и материковой популяций. Исходя из физики звука, более крупные животные должны издавать более длительные (за счет большего объема легких) и низкочастотные крики (за счет больших размеров и массы вибрирующих структур вокального аппарата) (Fitch, Hauser, 2002). Так, более мелкий подвид канадской казарки – малая канадская казарка (*Branta canadensis minima*) – обладает соответственно более высокочастотными криками, по сравнению с более крупным подвидом – алеутской канадской казаркой (*B. c. leucopareia*) (Кречмар, 2005). Такие же закономерности были описаны для подвидов малой ржанки (*Chionis minor*) (Bried, Jouventin, 1997) и для различных географических популяций клушицы (*Pyrhcorax pyrrhcorax*) и альпийской галки (*P. graculus*) (Laiolo et al., 2001). Хотя точных опубликованных данных о размере и весе японских журавлей островной популяции нет, но, по косвенным свидетельствам, представители островной популяции заметно мельче, чем материковой (Winter, 1981; Ильяшенко, 1988; В.Ю. Ильяшенко, личное сообщение).

Благодарность

Мы искренне благодарны Д. Арчибальду за вдохновляющую поддержку. Также мы благодарим всех сотрудников Питомника ОГЗ, особенно Т.А. Кашенцеву, К.А. Постельных, Т.В. Постельных и Е.В. Антонюк; сотрудников Станции реинтродукции редких видов птиц и научный отдел Хинганского государственного заповедника, особенно В.А. Андронova, Р.С. Андронову, Е.Ю. Гаврикову, С.А. Кузнецова, Н.В. Кузнецову, Н.Н. Балан, М.П. Парилова, а также сотрудников Муравьевского парка устойчивого природопользования, особенно С.М. Смиренского, М.В. Колодину и С.М. Андрееву за предоставление возможности для исследований. Мы искренне признательны Е.В. Брагиной за помощь при записи дуэтов.

Литература

- Ильяшенко В.Ю. 1988. Японский журавль на острове Кунашир. – Журавли Палеарктики. Н.М. Литвиненко, И.А. Нейфельдт (ред.). Владивосток: 199-203.
- Кречмар Е.А. 2005. Различия голосов у представителей подвидов канадской казарки *Branta canadensis minima* и *B. c. leucopareia*: сравнение дистантных наземных криков. – Гусеобразные птицы Северной Евразии. Гаврило М.В. (ред.). Тезисы докладов третьего международного симпозиума. СПб.: 171-172.
- Ушакова М.В. 2002. Встречи японского журавля на Южных Курилах в 2002 г. – Информационный бюллетень Рабочей группы по журавлям Евразии, 4-5: 35-36.
- Archibald G.W. 1976. The unison call of cranes as a useful taxonomic tool. PhD thesis. Ithaca, NY: 167 p.
- Archibald G.W. 1981. Cranes wintering in the Republic of Korea. – Crane Research Around the World. J.C. Lewis, H. Masatomi (eds.). Baraboo: 66-70.
- Archibald G.W. 2000. The status of the world's endangered cranes – Year 2000 Report of Crane Specialist Group. Proceedings of the 4th European Crane Workshop 2000. A. Salvi (ed.). France, Fenetrance: 242-245.
- Bond A.B., Diamond J. 2005. Geographic and ontogenetic variation in the contact calls of the kea (*Nestor notabilis*) – Behaviour, 142: 1-20.
- Bried J., Jouventin P. 1997. Morphological and vocal variation among subspecies of the Black-faced Sheathbill. – Condor, 99: 818-825.
- Britten-Powell E.F., Dooling R.J., Farabaugh S. 1997. Vocal development in Budgerigars (*Melopsittacus undulatus*): contact calls. – J. Comp. Psych., 111: 226-241.
- Catchpole C.K., Slater P.J.B. 1995. Bird song, biological themes and variations. Cambridge.
- Fitch W.T., Hauser M.D. 2002. Unpacking «honesty»: vertebrate vocal production and the evolution of acoustic

- signals. – Acoustic Communication, Springer Handbook of Auditory Research. A. Simmons, R.R. Fay, A.N. Popper (eds.). New York, Springer: 65-137.
- Heinroth O. 1924. Lautäusserungen der Vogel. – Journal of Ornithology, 72: 223-244.
- Jarvis E., Ribeiro S., da Silva M., Ventura D., Vielliard J., Mello C. 2000. Behaviorally-driven gene expression reveals hummingbird brain song nuclei. – Nature, 406: 628-632.
- Klenova A.V., Volodin I.A., Volodina E.V. 2008. Duet structure provides information about pair identity in the Red-crowned Cranes (*Grus japonensis*). – Journal of Ethology, 26: 317-325.
- Kroodsma D.E., Baylis J.R. 1982. A world survey of evidence for vocal learning in birds. – Acoustic communication in birds, 2. D.E. Kroodsma, E.H. Miller (eds.). New York: 311-337.
- Laiolo P., Rolando A., Delestrade A., de Sanctis A. 2001. Geographical variation in the calls of the choughs. – Condor, 103: 287-297.
- Marler P.R., Peters S. 1982. Subsong and plastic song: their role in the vocal learning process. – Acoustic communication in birds, 2. D.E. Kroodsma, E.H. Miller (eds.). New York: 25-50.
- Masatomi H. 1981. The Red-crowned Crane. – Crane Research Around the World. J.C. Lewis, H. Masatomi (eds.). Baraboo: 81-85.
- Seong-Hwan P., Won P-O. 1994. Wintering ecology of Red-crowned Cranes and White-naped Cranes *Grus japonensis* and *G.vipio* in the Cholwon basin, Korea. – The Future of Cranes and Wetlands. Proceedings of the International Symposium. H. Higuchi, J. Minton, R. Kurosawa (eds.). Tokyo: 97-106.
- Solow A.R. 1990. A randomization test for misclassification probability in discriminant analysis. – Ecology, 71: 2379-2382.
- Swengel S.R. 1996. Red-crowned Crane. – The Cranes: Status Survey and Conservation Action Plan. C.D. Meine, G.W. Archibald (eds.). Gland, Switzerland: 194-205.
- Winter S. 1981. Nesting of the Red-crowned Crane in the central Amur Region. – Crane Research Around the World. J.C. Lewis, H. Masatomi (eds.). Baraboo: 74-80.
- Yiqing M., Xiaomin L. 1994. The population and habitat of cranes in China's Nature Reserves. – The Future of Cranes and Wetlands. Proceedings of the International Symposium. H. Higuchi, J. Minton, R. Kurosawa (eds.). Tokyo: 141-145.

BETWEEN-POPULATION DIFFERENCES IN DUETS OF THE RED-CROWNED CRANE

A.V. KLENOVA¹, B. WESSLING², E.V. VOLODINA³, I.A. VOLODIN¹

¹*Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University
Vorobievy Gory, Moscow, 119992, Russia. E-mail: klenova2002@mail.ru; a_klenova@yahoo.com*

²*Wiesenweg 38, D-22941 Bargteheide, Germany. E-mail: wessling@ormecon.de*

³*Scientific Research Department, Moscow Zoo
B. Gruzinskaya, 1, Moscow, 123242, Russia
E-mail: volodinsvoc@gmail.com; volodinsvoc@mail.ru*

Summary

Duets, specifically coordinated call series of pair mates, occur in all crane species. Here we compare the Red-crowned Crane duets from the mainland and the island geographical populations, and compare the duets from wild and captive mainland cranes of this species. In total, we analyzed 59 duets: 23 from wild island pairs, 20 from wild mainland population, and 16 from captive mainland pairs. We found that duets of Red-crowned cranes from the mainland and island populations did differ significantly in temporal and frequency parameters of calls within duets, but syllable structure did not differ.

Calls of males and females from island population are higher in frequency and shorter in duration than those of the mainland population. This could be due to body size differences between the birds that originate from mainland and island populations, with the island cranes being smaller than the mainland cranes. Also, we did not find significant differences between the duets of the wild and the captive Red-crowned Cranes within the mainland population. Therefore, captivity does not change the cranes' vocal behavior and the data about the duet structures, obtained in captivity, could be used for designing and developing an acoustical monitoring technique for territorial pairs of cranes in nature.

Key words: vocal behavior, unison call, captivity effects, island and mainland populations, Red-crowned Crane

The Red-crowned Crane is one of the rarest crane species, with a total wild population of approximately 2000 birds (Archibald, 2000). There are two main breeding populations of this species: the mainland migratory population of East Asia (enveloping northeastern China and southeastern Russia) and the island sedentary population of the Hokkaido Island, northern Japan, geographically separated from each other for at least a few thousand years (Masatomi, 1981; Swengel, 1996).

The mainland population breeds in the Amur River basin and in North-East China (Yiqing, 1994; Swengel, 1996). In the winter, they breed on the Korean Peninsula, primarily within the Korean Demilitarized Zone (Archibald, 1981; Seong-Hwan, Won, 1994; Swengel, 1996), and on the coastal Jiangsu and the neighboring territories of China (Swengel, 1996). The island population is sedentary, with both breeding and wintering grounds located on the South-East Hokkaido (Masatomi, 1981) or on the Kuril Islands (Ilyashenko, 1988; Ushakova, 2002).

It was Archibald (1976), who reported the geographical differences in the Red-crowned Crane duets. In duet syllables of the mainland population, the first female call was much longer than the second female call, whereas for duet syllables of the island population, both the first and the second female calls were very short and equal in duration. The average duration of the first female call was 330 ± 22 ms in the mainland population, but only 140 ± 14 ms in the island population. Based on these differences, Archibald (1976) proposed to consider these two geographical populations by subspecies (*G. j. panmunjonii* and *G. j. japonensis*). Later S.V. Winter (1981) noted that the mainland birds had larger eggs that were less variable in coloration than the island birds. V.Yu. Ilyashenko (1988) suggested the presence of morphological differences between these populations, but a pilot genetic study did not confirm their status as a distinctive subspecies (Swengel, 1996).

In the absence of the detailed genetic and morphological re-evaluation of the taxonomical statuses of these two geographical populations, suggested differences of the mating pairs' duets remains practically the single ground for further discussion. Thus, it is necessary to make a detailed comparison of the duet structures of Red-crowned Cranes mating pairs from the mainland and island populations and to apply the currently available methods of acoustic analysis that was lacking 30 years ago when Archibald advanced his hypothesis. As a background for such a comparison, we can take the results of a preceding study (Klenova et al., 2008) that reported the significant interpair differences in duet structure for 2 wild and 8 captive mating pairs of Red-crowned Crane from the mainland population. However, it remains unclear whether and to what extent this vocal diversity was due to captivity. In this study, we compare the duet structures of Red-crowned Cranes from the mainland and the island populations. In addition, we compare the duet structures of the Red-crowned Cranes from the wild mainland population with the recorded duet structures of captive pairs that originated from the mainland population.

Methods

Subjects and sites of duet recordings

In the island population, we recorded duets from wild unmarked mating pairs in February and in June of 1999, in the Akan Region, Eastern Hokkaido (Japan). In February, we recorded presumably 12 pairs, 1-2 duets per pair and in June, presumably 7 pairs, 1-2 duets per pair.

In the wild mainland population, we recorded duets from unmarked mating pairs in the Demilitarized Zone, at the border between South and North Korea on their wintering grounds (presumably 15 pairs, 1-2 duets per pair), and in the Amur River region (Russia) in May 2006 (2 pairs, 2 duets per pair).

Also we recorded duets from 8 captive pairs (2 duets per pair) belonging to the mainland population. Duets from 5 pairs were recorded in June-August 2006 at the Oka Crane Breeding Center of Oka State Nature Reserve. Duets from the last 3 pairs were recorded at the Rare Bird Reintroduction Station of Khingansky State Reserve in the summer of 1998 (one pair) and in May 2006 (two pairs). Seven of the 16 captive birds were wild-born, captured from the mainland wild population soon after hatching (1 male and 3 females), at the age of about six months (1 female) or at the age of about 2 years (2 males). The remaining 9 birds were captive-born descendants of birds from the mainland population and were raised either by their own parents (2 males, 2 females), by humans (3 males and 1 female), or by the White-naped Cranes *Grus vipio* (1 female). During the duet recording, the ages of the captive birds were between 6-18 years.

In total, we analyzed 59 duets: 23 duets from wild island pairs, 20 duets from wild mainland pairs, and 16 duets from captive mainland pairs.

Equipment and acoustic analysis

For the acoustic recordings of wild crane duets in Japan and Korea, we used a Sony MZ-RH-1 digital minidisk recorder (Sony Corp., Tokyo, Japan) with a MKH 70-1 Sennheiser microphone (Sennheiser electronic, Wedemark, Germany). For acoustic recordings of captive crane duets and wild crane duets in Russia we used a Marantz PMD-222 cassette recorder (D&M Professional, Kanagawa, Japan) with a Sennheiser K6-ME67 shotgun condenser microphone. The distance between the birds and the microphone varied from 10 to 80 m for captive pairs and from 300 to more than 1000 m for wild pairs.

All acoustic analyses (digitizing 22.05 kHz, 16 bit precision, low-pass filtration 6 kHz, further sampling frequency conversion to 11.025 kHz and acoustic measurements) were made with Avisoft-SASLab Pro v. 4.3 (Avisoft Bioacoustics, Berlin, Germany). Spectrograms were created with a Hamming window with an FFT-length of 512 points, a frame at 50%, and an overlap of 96.87%, which provided a time resolution of 1.45 ms and a frequency resolution of 21 Hz.

The Red-crowned Crane duet is a succession of mated male and female calls emitted with a certain temporal coordination. The Red-crowned Crane duet begins with the introduction (an unordered sequence of the male and female calls) followed by the main part of the call, which contains a few or many regularly repeated syllables (Archibald, 1976; Klenova et al., 2008) (fig. 1a). The syllable can contain 1-2 male calls and 1-4 female calls. Two syllable types (with one male and two female calls or with one male and three female calls) are most widespread (over 70% of all syllables), and at least one of them can be found in any pair (Klenova et al., 2008). Within the duets selected for analysis, we measured the call parameters of only the two most widespread syllable types. If less than 8 syllables were presented in a given duet, we measured all of them (minimum – 2 syllables). For duets with more than 8 syllables, we measured the first 8 in order, counting from the beginning of the duet.

For each syllable, we measured eight parameters (fig. 1b): Dur_Syll – syllable duration (i.e, the duration from the beginning of the male call of the given syllable to the beginning of the male call of the next syllable); Dur_M - the male call duration; Dur_F1 – the first female call duration; Dur_F2 – the

second female call duration; Dur_FF – the duration from the beginning of a first female call to the beginning of the second female call; Fmax_M – the male call maximum fundamental frequency; Fmax_F1 – the first female call maximum fundamental frequency; and, Fmax_F2 – the second female call maximum fundamental frequency. All of the measurements were made with a reticule cursor in the spectrogram window and exported automatically to Microsoft Excel (Microsoft Corp., Redmond, WA, USA). Then, we calculated the mean values of the syllable call parameters within each duet. Therefore, each duet was presented by eight mean parameter values of the within-syllable calls. To estimate the intra- and interpopulation variability in the occurrence of different syllable types, we assigned syllables to a certain syllable type visually by spectrogram according to the previously developed classification (Klenova et al., 2008).

Statistical analyses

All of the statistical analyses were carried out in STATISTICA, v. 6.0 (StatSoft, Inc., Tulsa, OK, USA). All the tests were two-tailed, and factor influence was considered significant where $p < 0.05$. All mean values are given as $x \pm SD$. Since distribution of values for all the measured acoustic parameters did not differ from normal for duet samples of each pair ($p > 0.05$, Kolmogorov-Smirnov test), we could apply the parametrical tests. We used one-way ANOVA to compare the duets recorded from captive birds of the mainland population with the duets recorded from the wild birds of the mainland population. We used both one-way ANOVA and discriminant analysis (DFA) standard procedure to estimate the interpopulation differences. We estimated the degree to which each duet parameter contributed to classification with the DFA stepwise procedure. To validate discriminant analysis results, we performed a randomization analysis (Solow, 1990; Klenova et al., 2008). We used the Wilcoxon matched pairs T-test to compare the male and female call parameters within duets and White T criterion to compare percentages.

Results

Comparison of duets from wild and captive pairs within the mainland population

ANOVA showed significant differences between the wild and captive pairs for only one of the eight frequencies and temporal parameters of within-syllable calls: the Dur_F1 values were higher in captive crane duets (tab. 1).

The percentages of different syllable types did not differ significantly between the duets of captive and wild mainland Red-crowned Crane pairs (with White T criterion, all differences were considered non-significant). Both the wild and captive pairs produced primarily the syllable with one male and two female calls (58.9% and 50% respectively) and secondarily the syllable with one male and three females calls (23.8% and 23.1% respectively) (fig. 2a).

Comparison of duets between the mainland and island populations

Since the duets of wild and captive cranes differed very little, we pooled a sample of 20 duets from the wild mainland pairs and a sample of 16 duets from the captive mainland pairs when comparing duets of the mainland and island populations. Therefore, we compared the pooled sample of 36 duets from the mainland populations with a sample of 23 duets from the island population. ANOVA showed significant differences for all of the frequency and temporal parameters of the within-syllable calls except the Dur_F2 (tab. 2): in the island population, both male and female within-syllable calls were higher in frequency and shorter in duration than the corresponding male and female within-syllable calls in duets of the mainland population.

In both the mainland and island populations, the male within-syllable call was always longer in duration than the first female call (Wilcoxon matched pairs test, the mainland population: $n = 36$, $T = 0$,

$Z = 5.23$, $p < 0.001$; the island population: $n = 23$, $T = 0$, $Z = 4.20$, $p < 0.001$), and the first within-syllable female call was always longer than the second female call (Wilcoxon matched pairs test, the mainland population: $n = 36$, $T = 0$, $Z = 5.23$, $p < 0.001$; the island population: $n = 23$, $T = 0$, $Z = 4.20$, $p < 0.001$).

Discriminant analysis standard procedure with the seven frequency and temporal parameters of the male and female within-syllable calls included in the analysis (without Dur_F2, excluded by ANOVA as the least pair-specific) showed a 93.2% correct assignment to the pairs, which is significantly higher ($p < 0.01$) than the random value (mean \pm SD = 68.9 ± 5.1), calculated with randomization. Only four of 59 duets were misclassified. Three parameters, in order of decreasing importance, contributed the most to discrimination: the Dur_FF, the Fmax_F2, and the Dur_M.

The percentages of different syllable types did not differ significantly between the duets of the mainland and of the island Red-crowned Crane pairs (with White T criterion, all differences were non-significant). Both the mainland and the island pairs produced primarily the syllable with one male and two female calls (54.5% and 52.9% respectively) and secondarily the syllable with one male and three females calls (23.5% and 24.9% respectively) (Fig. 2b). In the duets of island pairs, we found all the syllable types reported previously for the mainland population (Klenova et al., 2008), and did not find any new syllable types.

Discussion

In this study, we found duets of Red-crowned Cranes that originated from the mainland and duets of Red-crowned Cranes from the island populations differed significantly in terms of temporal and frequency parameters of their within-syllable calls, but did not differ in percentages of different syllable types. At the same time, we did not find significant differences between the duets of the wild or the captive Red-crowned Cranes within the mainland population.

Our data say that samples of duets recorded in captivity may be considered representative of the population of their origin and thus similar to duets recorded in the wild. Moreover, the presented data provide additional evidence for the absence of vocal learning in the Red-crowned Crane. Although vocal learning has never been reported for any crane species, the lack of this kind of learning in the Red-crowned Crane had, nevertheless, to be confirmed because this phenomenon is widespread among other birds, including both passerines (Kroodsma & Baylis, 1982; Marler & Peters, 1982; Catchpole & Slater, 1995) and nonpasserines, such as parrots (Britten-Powell et al., 1997; Bond & Diamond 2005) and hummingbirds (Jarvis et al. 2000). Besides vocal learning, captivity, per se, was another potential factor that could affect duet structures in cranes, so the preliminary comparison of duets recorded in captivity and in the wild carried out in the present study was a necessary condition for the subsequent pooling of these two samples into a joint sample of duets of the mainland population.

Other studies, devoted to the development of duets in cranes besides the Red-crowned Crane, also did not mention any features of vocal learning in these species. On reaching maturity, chicks reared by foster parents started producing their species-specific duets and other calls, and did not emit any calls characteristic to their foster parent's species (Heinroth, 1924; Archibald, 1976).

Therefore, it appears that captivity does not change vocal behavior in cranes. The data about the acoustical behavior, and in particular the data about the duet structures, obtained in captivity, could be used for both the study of vocal communication in cranes and for the designing and developing of the acoustical monitoring technique for territorial pairs of cranes in nature (Klenova et al., 2008). We can expect also that the pair-specificity, revealed for duets of captive Red-crowned Cranes, should be characteristic for wild pairs of this species as well.

Our data do not agree perfectly to those reported by G. Archibald (1976) concerning the quantitative

differences in duets between the populations. Indeed, the duration of the first within-syllable female call in the mainland population did significantly exceed those in the island population (tab. 2). However, these differences were not as pronounced as those in G. Archibald's findings (31.7% in our study compared to 135.7% in G. Archibald's study (1976). Moreover, in opposition to G. Archibald's data, the first within-syllable female call in the island population was always significantly longer than that of the second female call.

In our study, we did not find marked differences in the occurrence of syllables belonging to different types, which suggests a principle similarity in duets of the examined populations. Indeed, in both the populations the syllables with one male and two or three female calls were the most widespread (fig. 2b). In addition, we found that the crane duets of island populations contained all of the syllables that have been reported for the duets of the mainland population (Klenova et al., 2008), and we did not find any other call types. This suggests the overwhelming similarity in the Red-crowned Crane duets of both geographical populations.

Only temporal and frequency parameters of within-syllable calls of duets differed between the examined populations. In the island populations, both the male and the female calls were higher in frequency and shorter in duration than the analogous calls in the mainland population. Nevertheless, these differences were not very high; even for the parameters that mainly contributed to discrimination – Dur_FF and Fmax_F2 – differences only measured 19.5% and 9.5%, respectively. Moreover, the values of all parameters did overlap substantially between the examined populations.

We propose that the described interpopulation differences in the duets of the Red-crowned Cranes appear according to body size differences between the birds of the mainland and island populations. Reasoning from sound physics, the larger animals should produce correspondingly more prolonged (due to larger lung volume) and lower frequency calls (due to larger-sized and more massive vibrators of the vocal apparatus) (Fitch, Hauser, 2002). For example, the smaller subspecies of the Canada goose (*Branta canadensis minima*) produces calls higher in frequency than the larger subspecies (*B. c. leucopareia*). (Kretchmar, 2005). Similar trends were also reported for populations of the red-billed chough (*Pyrrhocorax pyrrhocorax*) and the alpine chough (*P. graculus*) (Laiolo et al., 2001) and for subspecies of the black-faced sheathbill (*Chionis minor*) (Bried, Jouventin, 1997). Although precise data for body size and weight of the Red-crowned Cranes of the island population are not available from the literature, indirect evidence indicates that the birds of the island population are notably smaller than those of the mainland population (Vinitser, 1981; Ilyashenko, 1988; V.Yu. Ilyashenko, personal communication).

Acknowledgements

We sincerely grateful to George Archibald for his inspiring support. Also, we thank the staff of Oka Crane Breeding Centre of Oka Biosphere State Nature Reserve, and personally, T.A. Kashentseva K.A. Postelnykh, T.V. Postelnykh and E.V. Antonyuk; the staff of Rare Bird Reintroduction Station and of the scientific department of Khingansky State Nature Reserve, especially V.A. Andronov, R.S. Andronova, E.U. Gavrikova, S.A. Kuznetsova, N.V. Kuznetsova, N.N. Balan, M.P. Parilov and the staff of Muraviovka Park of Sustainable Land Use, and personally S.M. Smirenski, M.V. Kolodina and S.M. Andreeva for providing the possibility for research and for all-round help during data gathering. Also we thank E.V. Bragina for help with duet recording.