

УДК 591.582+598.322

ПРОЯВЛЕНИЕ ПРИЗНАКОВ ИНДИВИДУАЛЬНОСТИ И ПОЛА В КРИКАХ САМОРЕКЛАМИРОВАНИЯ РОДСТВЕННЫХ ВИДОВ КОНЮГ (*CHARADRIIFORMES, ALCIDAE*): БОЛЬШОЙ КОНЮГИ (*AETHIA CRISTATELLA*) И БЕЛОБРЮШКИ (*CYCLORHYNCHUS PSITTACULA*)

© 2012 г. А. В. Клёнова¹, В. А. Зубакин^{2,3}, Е. В. Зубакина³, Ю. А. Колесникова¹

¹ Биологический факультет Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Москва 119991, Россия

² Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва 119071, Россия

³ Союз охраны птиц России, Москва 111123, Россия

e-mail: anna.v.klenova@gmail.com

Поступила в редакцию 15.12.2011 г.

Проведено сравнение проявления признаков индивидуальности и пола в криках саморекламирования большой конюги и белобрюшки, а также проанализировано проявление полового диморфизма в морфометрических параметрах особей двух видов. Материал собран на о-ве Талан (северная часть Охотского моря) в 2008–2010 гг. Всего поймано 210 особей большой конюги и 35 – белобрюшки, для каждой из них произведены морфометрические промеры и генетическое определение пола. Проанализированы крики саморекламирования от 9 самцов и 4 самок большой конюги и 8 самцов и 5 самок белобрюшки, всего по 110 криков от каждого вида. Обнаружено, что признаки индивидуальности в криках гнездящейся с большей плотностью большой конюги проявляются значительно ярче, чем в криках гнездящейся в несколько раз более разреженно белобрюшки (сравнение коэффициентов $CVb/meanCVi$ для большинства параметров). Возможно, у видов, гнездящихся с большой плотностью, риск возникновения ошибки при индивидуальном распознавании между соседями по территории очень высок, и это объясняет найденные различия в степени проявления признаков индивидуальности у исследуемых видов. Напротив, признаки пола ярко проявлялись лишь в криках белобрюшки (94.0%, дискриминантный анализ, $p < 0.001$), тогда как в криках большой конюги – практически отсутствовали (дискриминантный анализ, $p > 0.05$). При этом определить пол особей белобрюшки на основании одних лишь морфометрических параметров оказалось невозможно (дискриминантный анализ, $p > 0.05$), тогда как определить пол особей большой конюги на основании тех же морфометрических параметров можно было с 94.3% надежностью (дискриминантный анализ, $p < 0.001$). Предположено, что отсутствие внешнего полового диморфизма может приводить к развитию более четких ключей к определению пола в вокализациях.

Ключевые слова: акустическая коммуникация, чистиковые, внутривидовая изменчивость звуков.

Внутривидовая изменчивость звуков (а также запахов и движений) составляет основу для поддержания персонализированных связей между животными (Owren, Rendall, 1997). Широко известно, что вокализации животных могут содержать информацию об индивидуальности, половой принадлежности, возрасте, физиологической кондиции, эмоциях и других особенностях особи (к примеру, Aubin et al., 2007; Hardouin et al., 2009 и др.). Однако, какие черты биологии вида обуславливают преобладание той или иной информации в различных типах издаваемых сигналов – зачастую остается неизвестным. Для прояснения вопроса о путях эволюции коммуникативных сигналов животных необходимы, в первую очередь, сравнительные исследования внутривидовой изменчивости звуковых сигналов близких видов,

различающихся деталями биологии. В немногочисленных на настоящий момент сравнительных исследованиях показано, что степень проявления индивидуальных особенностей в звуках увеличивается при возрастании риска возникновения ошибок в адресации персонализированного поведения, а также при повышении платы за эти ошибки (сравнения между близкими видами, пингвины: Lengagne et al., 1997; чайки: Mathevon et al., 2003; сравнения между различными стадиями онтогенеза у одних и тех же видов: Lefevre et al., 1998; Insley et al., 2003; Klenova et al., 2009). Однако недостаточное количество таких исследований, а также несоответствие методов и подходов, применяемых в разных работах, затрудняют осмысление и обобщение полученных результатов.

Удобной группой для изучения путей эволюции акустических сигналов у птиц является триба конюг из семейства чистиковых птиц (*Aethini*, *Aclidae*). Эта группа включает 5 видов планктоноядных морских колониальных птиц, различающихся как по размеру и плотности образуемых колоний, так и по степени проявления внешнего полового диморфизма (Gaston, Jones, 1998; Конюхов, 1990, 2001). Все эти виды обладают высокой вокальной активностью и проявляют сложное социальное поведение (Byrd, Williams, 1993; Jones, 1993, 1993a; Зубакин, Конюхов, 1999; Jones et al., 2001; Зубакин и др., 2010 и др.). При этом, если внутривидовой изменчивости вокализаций других групп морских колониальных птиц посвящены десятки работ (пингвины: Seddon, Heezik, 1993; Aubin, Jouventin, 1998; Jouventin, Aubin, 2002; Searby et al., 2004; чайки: Mathevon et al., 2003; Aubin et al., 2007; Mulard et al., 2008; трубконосые: Taoka, Okumura, 1990; Cure et al., 2009), то аналогичных исследований криков чистиковых птиц проведено пока крайне мало (к примеру, Jones et al., 1987). Среди представителей трибы конюг проявление признаков индивидуальности и качества особи в криках саморекламиривания показано только для большой конюги (Klenova et al., 2011; Клёнова и др., 2011). Межполовая изменчивость криков среди чистиковых птиц до сих пор не исследована.

Выбранные объекты для настоящего исследования — большая конюга (*Aethia cristatella*) и белобрюшка (*Cyclorhynchus psitaculla*) — представляют собой своеобразные антиподы, поскольку, несмотря на близкое родство и многочисленные черты сходства, различаются рядом параметров, в частности плотностью образуемых колоний. Так, среднее минимальное расстояние между входами в гнездовые камеры на задернованной осыпи на о-ве Талан у большой конюги 0.99 м (min—max 0.3—2.6 м, $n = 50$) (Зубакин, 1990), а у белобрюшки, по нашим неопубликованным данным, — 2.75 м (min—max 0.8—7.3 м, $n = 73$). В незадернованных осыпях конюги гнездятся с гораздо большей плотностью — так, на о-ве Булдырь (Алеутские о-ва) на учетной площадке в 100 м² в глубокой осыпи гнезилось 1500—2000 пар (Gaston, Jones, 1998), тогда как среднее расстояние между входами в гнездовые камеры ближайших соседних пар белобрюшки составляло там 4.9 м (min—max 0.5—10.0 м, $n = 37$) (Зубакин, Конюхов, 1999). Различаются эти два вида также сложностью и разнообразием акустических и двигательных демонстраций (более сложное и разнообразное поведение характерно для большой конюги: Харитонов, 1980; Jones, 1993; Jones et al., 2001; Seneviratne et al., 2009; Зубакин и др., 2010), а также степенью проявления внешнего полового диморфизма (сильнее проявляется у большой конюги: Jones, 1993, 1993a; Jones et al., 2001). Благодаря перечис-

ленным особенностям биологии, сравнительный анализ внутривидовой изменчивости вокализаций данных видов может позволить выявить влияние плотности гнездования и степени проявления полового диморфизма на параметры акустической коммуникации у данной группы морских колониальных птиц. Поэтому основной целью настоящего исследования стало сравнение проявления признаков индивидуальности и пола в криках саморекламиривания двух данных видов конюг. Параллельно проведен сравнительный анализ проявления полового диморфизма в морфометрических параметрах особей большой конюги и белобрюшки, поскольку отсутствие подобного сравнения затрудняет комплексный анализ выраженности внешнего полового диморфизма у данных видов, а также сравнение их с близкими видами чистиковых.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал собран на о-ве Талан Тауйской губы Охотского моря Магаданской обл. (59°18' с.ш., 149°05' в.д.) в 2008—2010 г., в период с начала июня до конца июля. На о-ве Талан численность популяций большой конюги и белобрюшки в 1980-х гг. насчитывала около 1 млн. и 15 тыс. особей, соответственно (Кондратьев и др., 1992), но к 2008 г. сократилась до 260—300 тыс. и 3—4 тыс. особей (Андреев и др., 2010).

Наблюдения за поведением особей большой конюги и белобрюшки проводили в течение сезона размножения на экспериментальном участке, который расположен на западном склоне острова в 15 м над ур. м. и включает обнаженную и задернованную каменные осыпи. Площадь участка — около нескольких десятков квадратных метров, половину которой составляет обнаженная осыпь. Птиц отлавливали петлями на камнях на поверхности колонии или сетями, закрывающими отверстия гнездовых камер. Пойманных птиц метили индивидуальными наборами цветных ножных колец и алюминиевым или стальным кольцом с номером. Всего за три года поймано и помечено 210 особей большой конюги (в 2008 г. — 70, в 2009 г. — 37 и в 2010 г. — 103) и 35 особей белобрюшки (в 2008 г. — 11, в 2009 г. — 12 и в 2010 г. — 12 особей). Сразу после поимки птиц взвешивали на пружинных весах Pesola с точностью до 1 г, также с помощью штангенциркуля измеряли длину и высоту клюва, длину крыла, длину цевки и длину аурикулярной косицы с точностью до 0.1 мм. Пол птиц определяли методом PCR-амплификации ДНК из очинцов перьев; для этого у каждой птицы брали по 4—5 перьев из оперения груди и брюшка. Для молекулярного анализа были использованы специфичные для половых хромосом птиц праймеры P2 и P8 (Griffiths et al., 1998; Cerit, Avanus, 2007). Из 210 пойманных особей большой конюги, 109 опреде-

лены как самцы и 101 — как самки; из 35 пойманных особей белобрюшки 22 определены как самцы и 13 как самки.

Наблюдения проводили с помощью бинокля из укрытия, расположенного в 15 м от центра экспериментального участка, во время утреннего пика наземной активности большой конюги и белобрюшки (Зубакин, Зубакина, 1992), ежедневно с 5:00 до 12:00. Для записи звуков использован цифровой рекордер Marantz PMD-660 с тремя кардиоидными электретными конденсаторными микрофонами АКГ-С1000S. Это оборудование позволяло качественно записывать звуки в диапазоне 50–14000 Гц. Микрофоны устанавливали на высоте 10 см над поверхностью земли в местах наибольшей активности птиц в разных частях экспериментальной площадки, так что при записи дистанция от птиц до микрофона не превышала 3 м. Микрофоны соединяли с рекордером с помощью трех 15-метровых кабелей. Суммарно за три года наблюдений сделано около 80 ч аудиозаписей.

Звуки оцифровывали с помощью программы Avisoft SASLab Pro v. 4.3 с частотой дискретизации 22.05 кГц и разрешением 16 бит. Для построения спектрограмм криков большой конюги частоту дискретизации понижали с 22.05 кГц до 11.025 кГц, после чего использовали следующие параметры настройки: окно Хэмминга, длину Быстрого Преобразования Фурье (FFT-length) — 512 точек, перекрытие по частотной оси (frame) 50%, перекрытие по временной оси (overlap) 93.75%. Для построения спектрограмм криков белобрюшки использовали окно Хэмминга, длину Быстрого Преобразования Фурье (FFT length) 1024 точек, перекрытие по частотной оси (frame) 50%, перекрытие по временной оси (overlap) 93.75%. И те и другие установки обеспечивали одинаковую величину разрешения по частоте (21 Гц) и по времени (2.9 мс). Все измерения автоматически заносились в базу данных Excel.

Для последующего анализа использовали только крики саморекламиривания, которые у обоих видов чаще исполняются самцами, но изредка могут издаваться и самками: триумфальные крики особей большой конюги (Зубакин и др., 2010) и ржания особей белобрюшки (whinny calls, Seneviratne et al., 2009). Триумфальные крики большой конюги и ржания белобрюшки состоят из последовательности звуков двух типов, более тихие из которых издаются, предположительно, на вдохе (Seneviratne et al., 2009; Зубакин и др., 2010; Klenova et al., 2011; Клёнова и др., 2011). Триумфальный крик большой конюги состоит из серии громких низкочастотных звуков, которые напоминают лай этого же вида и чередуются с более тихими высокочастотными звуками (Зубакин и др., 2010; рис. 1а). Ржания белобрюшки представляют собой серию громких высокочастотных

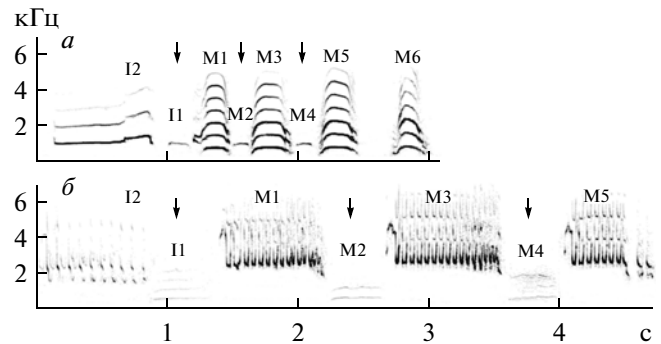


Рис. 1. Спектрограммы триумфального крика большой конюги (а) и ржания белобрюшки (б). Стрелки указывают на звуки, издаваемые птицами предположительно на вдохе. I1, I2 — звуки вступления, M1–M6 — звуки основной части крика.

трелей, чередующихся с более тихими низкочастотными звуками (рис. 1б). Громкие, издаваемые предположительно на выдохе, звуки триумфальных криков больших конюг и ржаний белобрюшек также несколько различаются по структуре. Однако если в триумфальных криках большой конюги эти различия позволяют всегда четко подразделить весь крик на две части (вступление и основную часть) (Зубакин и др., 2010; Klenova et al., 2011; рис. 1а), то в ржаниях белобрюшки эти различия непостоянны и не позволяют провести подобного четкого подразделения (Колесникова, 2011; рис. 1б). Используя крестообразный и стандартный курсоры в окне спектрограммы, для каждого триумфального крика и ржания были измерены 10 частотно-временных параметров: 7 общих параметров, которые можно было измерить в криках обоих видов, и 3 уникальных, измеряемых только для триумфальных криков или только для ржаний. Общие для триумфального крика и для ржания параметры включали общую длительность крика (Dur_total), а также длительность, максимальную и минимальную основную частоту двух звуков в крике — M2 и M3 (Dur_M2, Fmax_M2, Fmin_M2 и Dur_M3, Fmax_M3, Fmin_M3), где M2 — второй звук основной части крика, издаваемый предположительно на вдохе (высокочастотный у большой конюги и низкочастотный у белобрюшки), а M3 — третий звук основной части крика, издаваемый предположительно на выдохе (низкочастотный лай у большой конюги и высокочастотная трель у белобрюшки) (рис. 2а, 2б). Дополнительно для триумфальных криков большой конюги измеряли длительность и максимальную основную частоту звука I2 и максимальную основную частоту звука I1, где I2 — самый длинный из звуков в триумфальном крике, а I1 следующий за ним высокочастотный звук; звуки I1 и I2 образуют вступление в триумфальном крике большой конюги и отличаются по структу-

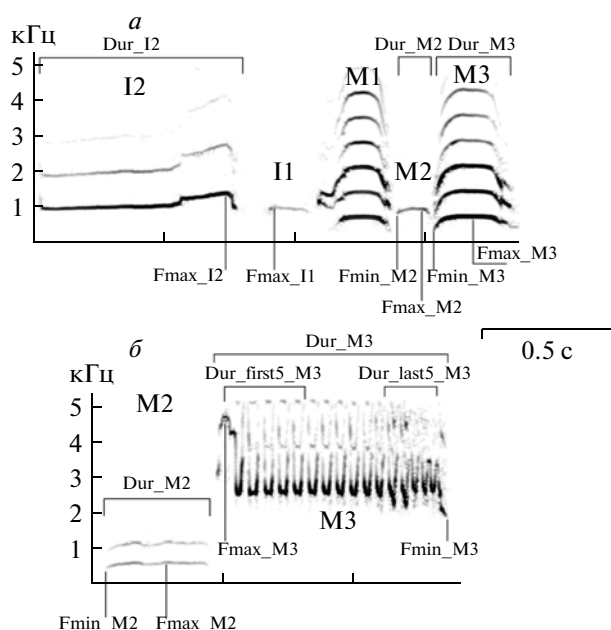


Рис. 2. Измеряемые частотно-временные параметры триумфального крика большой конюги (а) и ржания белобрюшки (б). Описания параметров приведены в тексте.

ре от криков основной части (рис. 2а). Для ржаний белобрюшки дополнительно измеряли длительность первых пяти и последних пяти импульсов трели М3 (Dur_first5_M3 и Dur_last5_M3), а также количество импульсов в трели М3 (N_pulses_M3, рис. 2б).

Для анализа признаков пола в морфометрических параметрах большой конюги и белобрюшки использованы данные по всем пойманным и промеренным птицам (большая конюга: 210 особей, 109 самцов и 101 самка; белобрюшка: 35 особей, 22 самца и 13 самок).

Для анализа индивидуальной и половой изменчивости в криках большой конюги и белобрюшки сформированы по 2 разные выборки из проанализированных триумфальных криков и ржаний.

Для анализа признаков индивидуальности в криках большой конюги и белобрюшки использовано по 11 птиц (большая конюга: 8 самцов и 3 самки; белобрюшка: 6 самцов и 5 самок), по 5-10 триумфальных криков или ржаний на птицу, всего 105 триумфальных криков и 107 ржаний.

Для анализа признаков пола в криках большой конюги и белобрюшки использовано по 13 птиц (большая конюга: 9 самцов и 4 самки; белобрюшка: 8 самцов и 5 самок), по 2-10 триумфальных криков или ржаний на птицу, всего 54 триумфальных крика (по 27 криков от самцов и от самок) и 100 ржаний (по 50 криков от самцов и от самок).

Распределение значений всех измеренных акустических и морфометрических параметров не отличалось от нормального (тест Колмогорова-Смирнова, $p > 0.05$), что позволило применить методы параметрической статистики.

Для оценки признаков индивидуальности и пола использованы:

1) Однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA) с фактором “индивидуальность” или “пол”, соответственно.

2) Пошаговый дискриминантный анализ. Величину случайной классификации рассчитывали при помощи процедуры рандомизации (Solow, 1990). При этом для каждого анализа проводили по 1000 процедур перемешивания криков между 11 группами для оценки величины случайной классификации криков относящихся к особи или между 2 группами для оценки величины случайной классификации криков, относящихся к полу, каждый раз с проведением стандартной процедуры дискриминантного анализа. Затем сравнивали полученные в ходе дискриминантного анализа значения классификации криков относящихся к особи (или к полу) с распределением, построенным по результатам 1000 процедур случайной классификации криков между 11 (или 2) рандомизационными группами. Если наблюдаемая корректность классификации криков была выше той, что имели 95% величин распределения, построенного на основании этих 1000 процедур, то принимали, что она отличалась от случайного с вероятностью $p < 0.05$; если выше той, что имели 99% величин этого распределения, — принимали, что она отличалась с вероятностью $p < 0.01$ (Solow, 1990).

3) Расчет коэффициентов $CV/meanCV_i$, отражающих, насколько сильно межиндивидуальная (межполовая) изменчивость значений каждого параметра крика отличается от внутрииндивидуальной (внутриполовой) изменчивости. Этот метод успешно применяется для сравнения проявления индивидуальной или половой изменчивости в звуках близких видов (Mathevon et al., 2003; Cure et al., 2009). Коэффициент вариации (CV) для каждого параметра рассчитывали по формуле: $CV = (SD/mean) \cdot 100\%$, где SD — стандартное отклонение, а $mean$ — среднее значение параметра. Для каждого параметра мы рассчитывали отношение $CV_b/meanCV_i$, где CV_b — коэффициент вариации значений параметра в криках всех особей, а $meanCV_i$ — среднее от всех коэффициентов вариации значений параметра в криках каждой отдельно взятой особи. Если значение коэффициента $CV_b/meanCV_i$ превышало 1, считали, что данный параметр потенциально содержит информацию об индивидуальной (половой) принадлежности, поскольку его внутрииндивидуальная (внутриполовая) изменчивость оказывалась ниже, чем межиндивидуальная (межполовая) из-

Таблица 1. Результаты межиндивидуального сравнения (F -отношение), полученные при помощи однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) и при расчете коэффициентов вариации $CVb/meanCVi$ для акустических параметров триумфальных криков особей большой конюги и ржаний особей белобрюшки

Акустические параметры Криков	Большая конюга ($n = 105$ криков, 11 особей)			Белобрюшка ($n = 107$ криков, 11 особей)		
	$X \pm SD$	F -отношение (ANOVA)	$CVb/mean CVi$	$X \pm SD$	F -отношение (ANOVA)	$CVb/mean CVi$
Dur_total (мс)	2347 \pm 522	9.6***	1.41	6338 \pm 2996	2.97**	1.18
Dur_M2 (мс)	108 \pm 31	30.2***	1.99	345 \pm 81	13.8***	1.84
Fmax_M2 (кГц)	1.22 \pm 0.23	253.2***	5.45	0.65 \pm 0.08	31.2***	2.02
Fmin_M2 (кГц)	0.96 \pm 0.12	23.5***	2.01	0.39 \pm 0.07	8.9***	1.62
Dur_M3 (мс)	236 \pm 28	27.6***	1.91	804 \pm 212	50.3***	2.58
Fmax_M3 (кГц)	0.71 \pm 0.04	13.9***	1.76	4.68 \pm 0.89	37.2***	2.28
Fmin_M3 (кГц)	0.44 \pm 0.06	12.7***	1.53	1.5 \pm 0.45	30.9***	2.29
Dur_I2 (мс)	556 \pm 221	58.9***	2.82			
Fmax_I2 (кГц)	1.47 \pm 0.3	31.4***	2.26			
Fmax_I1 (кГц)	1.23 \pm 0.14	211.9***	4.96			
N_pulses_M3 (шт)				14.1 \pm 4.8	69.2***	3.20
Dur_first5_M3 (мс)				323 \pm 62	46.9***	2.39
Dur_last5_M3 (мс)				257 \pm 69	67.5***	2.75

X – среднее, *** – $p < 0.001$, ** – $p < 0.01$; пустые ячейки – данные отсутствуют.

менчивость (к примеру, Mathevon, 1996; Mathevon et al., 2003; Aubin et al., 2007; Cure et al., 2009).

Большинство статистических тестов проведены с использованием пакетов программы STATISTICA 6.0 (StatSoft, Inc., Tulsa, OK, USA); рандомизацию проводили в программе R 2.12.1 (Team, 2009). Все средние величины приведены как среднее $\pm SD$, различия принимались достоверными при $p < 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Проявление признаков индивидуальности в криках большой конюги и белобрюшки

Однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA) выявил достоверные индивидуальные различия для всех 10 частотно-временных параметров криков обоих видов. Значения коэффициентов $CVb/meanCVi$ для всех 10 параметров триумфальных криков и ржаний также оказались выше 1, т. е. потенциал для кодирования индивидуальности присутствовал во всех анализируемых акустических параметрах (табл. 1). У большой конюги коэффициент, отражающий потенциал для индивидуального кодирования ($CVb/meanCVi$), варьировал от 1.41 до 5.45 для разных параметров, тогда как у белобрюшки – от 1.18 до 3.2. Величины F -отношений, полученные с помощью дисперсионного анализа, варьировали у различных параметров триумфального крика большой конюги от 9.6 до 253.2, тогда как у параметров ржаний белобрюшки – от 2.9 до 69.2 (табл. 1). Наиболее индивидуально специфичными параметрами

триумфального крика большой конюги оказались максимальные основные частоты высокочастотных звуков основной части и вступления (Fmax_M2, Fmax_I1), тогда как ржания белобрюшки индивидуально специфичными параметрами оказалось количество импульсов в трели и длительность последних 5 импульсов в трели (N_pulses_M3, Dur_last5_M3). Наименее индивидуально специфичным параметром у обоих видов оказалась длительность всего крика (Dur_total) (табл. 1).

Пошаговый дискриминатный анализ показал 98.1% корректного причисления криков к особи для большой конюги и 95.3% – для белобрюшки, что в обоих случаях достоверно ($p < 0.001$) отличалось от случайной величины, рассчитанной с помощью процедуры рандомизации ($33.1 \pm 3.8\%$, min-max 19.1-45.5% и $33.7 \pm 3.7\%$, min-max 23.1-45.2%, соответственно) (табл. 2). И для большой конюги, и для белобрюшки все 10 акустических параметров оказались значимыми для дискриминатного анализа. Наибольший вклад из них внесли: максимальные основные частоты высокочастотных звуков основной части и вступления (Fmax_M2, Fmax_I1) и длительность низкочастотного звука вступления (Dur_I2) для большой конюги; количество импульсов в трели (N_pulses_M3), длительность последних 5 импульсов в трели (Dur_last5_M3) и максимальная основная частота трели (Fmax_M2) для белобрюшки (табл. 2).

Таблица 2. Причисление триумфальных криков большой коюги и ржаний белобрюшки к соответствующей особи на основании пошагового дискриминантного анализа

Показатель результативности анализа	Большая коюга (<i>n</i> = 105 криков, 11 особей)	Белобрюшка (<i>n</i> = 107 криков, 11 особей)
Доля (%) корректного причисления криков к полу: среднее (min–max)	98.1 (90–100)	95.3 (80–100)
Случайная величина корректного причисления: $X \pm SD$	33.1 ± 3.8	33.7 ± 3.7
Три наиболее значимых параметра для дискриминантного анализа	Fmax_M2, Dur_I2, Fmax_I1	N_pulses, Dur_first5_M3, Fmax_M2

Таблица 3. Результаты межполового сравнения (*F*-отношение), полученные при помощи однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) и при расчете коэффициентов вариации $CVb/meanCVi$ для акустических параметров триумфальных криков самцов и самок большой коюги и ржаний самцов и самок белобрюшки

Акустические параметры криков	Большая коюга (<i>n</i> = 54 крика от 9 самцов и 4 самок)				Белобрюшка (<i>n</i> = 100 криков от 8 самцов и 5 самок)			
	$X \pm SD$		<i>F</i> -отношение (ANOVA)	$CVb/meanCVi$	$X \pm SD$		<i>F</i> -отношение (ANOVA)	$CVb/meanCVi$
	самцы	самки			самцы	самки		
Dur_total (мс)	2375 ± 370	2129 ± 465	4.6*	1.03	6759 ± 3042	5939 ± 3007	1.8 н/д	0.99
Dur_M2 (мс)	115 ± 35	108 ± 24	0.9 н/д	1.02	387 ± 79	289 ± 44	58.2***	1.35
Fmax_M2 (кГц)	1.22 ± 0.25	1.19 ± 0.12	0.3 н/д	1.06	0.62 ± 0.06	0.69 ± 0.08	23.4***	1.13
Fmin_M2 (кГц)	0.95 ± 0.14	0.99 ± 0.09	1.9 н/д	1.03	0.38 ± 0.07	0.4 ± 0.07	1.4 н/д	1.01
Dur_M3 (мс)	239 ± 22	226 ± 28	3.1 н/д	1.02	934 ± 183	649 ± 93	96.6***	1.50
Fmax_M3 (кГц)	0.72 ± 0.03	0.72 ± 0.05	0.1 н/д	1.01	4.78 ± 87	4.49 ± 93	2.7 н/д	1.00
Fmin_M3 (кГц)	0.44 ± 0.05	0.47 ± 0.08	1.9 н/д	1.04	1.5 ± 0.45	1.56 ± 0.44	0.5 н/д	1.00
Dur_I2 (мс)	569 ± 220	461 ± 164	4.2 н/д	1.05				
Fmax_I2 (кГц)	1.41 ± 0.26	1.62 ± 0.38	5.7*	1.07				
Fmax_I1 (кГц)	1.24 ± 0.14	1.22 ± 0.12	0.2 н/д	0.99				
N_pulses_M3 (шт)					16.6 ± 4.3	10.7 ± 2.8	65.3***	1.31
Dur_first5_M3 (мс)					316 ± 52	335 ± 71	2.4 н/д	1.01
Dur_last5_M3 (мс)					233 ± 39	294 ± 79	24.3***	1.22

X – среднее, *** – $p < 0.001$, * – $p < 0.05$, н/д – различия недостоверны, пустые ячейки – данные отсутствуют.

Проявление признаков пола в криках большой коюги и белобрюшки

Однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA) выявил достоверные половые различия лишь для двух из 10 частотно-временных параметров триумфальных криков большой коюги и для пяти из 10 частотно-временных параметров ржаний белобрюшки. Значения коэффициентов $CVb/meanCVi$ для всех 10 параметров триумфальных криков большой коюги также практически не отличались от 1 и варьировали от 0.99 до 1.07, т. е. потенциал для кодирования пола практически отсутствовал во всех анализируемых акустических параметрах триумфальных криков (табл. 3). Значения коэффициентов $CVb/meanCVi$ для параметров ржаний белобрюшки чуть сильнее отличались от 1 и варьировали от 0.99 до 1.5 (табл. 3).

Наиболее поло-специфичными параметрами триумфального крика большой коюги оказались максимальная основная частота низкочастотного звука вступления (Fmax_I2) и общая длительность крика (Dur_total), тогда как для ржания белобрюшки – наиболее поло-специфичными параметрами оказалась длительность трели (Dur_M3), количество импульсов в трели (N_pulses_M3) и длительность низкочастотного звука основной части крика (Dur_M2) (табл. 3).

Пошаговый дискриминантный анализ показал 94% корректного причисления криков к полу для белобрюшки, что достоверно ($p < 0.001$) отличалось от случайной величины, рассчитанной с помощью процедуры рандомизации ($63.5 \pm 4.1\%$, min-max 52–76%). Наиболее значимыми для дискриминантного анализа оказались длительность

Таблица 4. Причисление триумфальных криков большой конюги и ржаний белобрюшки к соответствующему полу на основании пошагового дискриминантного анализа

Показатель результативности анализа	Большая конюга ($n = 54$ крика от 9 самцов и 4 самок)		Белобрюшка ($n = 100$ криков от 8 самцов и 5 самок)	
	Доля (%) корректного причисления криков к полу: среднее (min–max) Случайная величина корректного причисления: $X \pm SD$ Три наиболее значимых параметра для дискриминантного анализа	72 (66.7–77.8) 69.0 ± 5.5 Fmax_I2, Fmin_M3, Fmin_M2		94 (90–98) 63.5 ± 4.1 Dur_M3, Fmax_M2, Dur_M2

Таблица 5. Результаты межполового сравнения (F -отношение), полученные при помощи однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) для морфометрических параметров самцов и самок большой конюги и белобрюшки

Морфометрический параметр	Большая конюга			Белобрюшка		
	$X \pm SD$		F -отношение (ANOVA)	$X \pm SD$		F -отношение (ANOVA)
	самцы ($n = 109$)	самки ($n = 101$)		самцы ($n = 22$)	самки ($n = 13$)	
Длина клюва, мм	12.4 ± 0.6	11.9 ± 0.6	38.09***	15.9 ± 0.7	15.2 ± 0.8	9.30*
Высота клюва, мм	12.6 ± 0.6	10.7 ± 0.6	494.4***	14.2 ± 0.6	13.3 ± 0.6	19.22***
Длина крыла, мм	145.1 ± 3.6	141.9 ± 3.5	42.8***	157.9 ± 4.2	154.9 ± 2.3	5.58*
Длина цевки, мм	29.9 ± 5.9	28.6 ± 1.1	3.4 н/д	38.0 ± 2.6	30.6 ± 1.7	1.66 н/д
Длина косицы, мм	39.7 ± 5.7	37.7 ± 5.5	3.1 н/д	30.7 ± 3.5	30.9 ± 4.0	0.03 н/д
Масса, г	285 ± 22	268 ± 21	30.86***	269 ± 18	261 ± 19	1.47 н/д

X – среднее, *** – $p < 0.001$, * – $p < 0.05$, н/д – различия недостоверны.

трели (Dur_M3), максимальная основная частота и длительность низкочастотного крика основной части ржания (Fmax_M2, Dur_M2) (табл. 4). Для большой конюги дискриминантный анализ показал лишь 72% корректного причисления криков к полу, что не достоверно ($p > 0.05$) отличалось от случайной величины, рассчитанной с помощью процедуры рандомизации ($69.0 \pm 5.5\%$, min–max 50–85.2%) (табл. 4).

Проявление признаков пола в морфометрических параметрах большой конюги и белобрюшки

Однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA) выявил достоверные половые различия в четырех из шести морфометрических параметров для большой конюги и в трех из шести морфометрических параметров для белобрюшки. У большой конюги достоверные половые различия обнаружены в длине и высоте клюва, длине крыла и массе тела; у белобрюшки – в длине и высоте клюва, а также в длине крыла. Наиболее ярко у обоих видов половые различия проявлялись в высоте клюва. В длине косицы и длине цевки половые различия полностью отсутствовали и у большой конюги, и у белобрюшки (табл. 5, рис. 3).

Для большой конюги пошаговый дискриминантный анализ показал 94.3% корректного причисления особей к полу, что достоверно ($p < 0.001$) отличалось от случайной величины, рассчитан-

ной с помощью процедуры рандомизации $64.1 \pm 4.5\%$ (min–max 42.6–87.3%). Наиболее значимыми для дискриминантного анализа оказались высота клюва, масса тела и длина крыла (табл. 6). Интересно, что одной лишь высоты клюва оказалось достаточно, чтобы классифицировать особей по полу с той же 94.3% надежностью. При этом из 210 особей лишь 8 самцов и 4 самки были определены неправильно.

Для белобрюшки пошаговый дискриминантный анализ показал лишь 80.0% корректного причисления особей к полу, что не отличалось достоверно ($p > 0.05$) от случайной величины, рассчитанной с помощью процедуры рандомизации $66.2 \pm 7.59\%$ (min–max 46.3–93.9%) (табл. 6). Таким образом, обнаруженные небольшие половые различия в высоте клюва и в других морфометрических параметрах, оказались недостаточны для достоверной классификации по полу.

ОБСУЖДЕНИЕ

Проявление признаков индивидуальности в криках саморекламиривания большой конюги и белобрюшки

Наши данные показали, что индивидуальные различия в криках саморекламиривания большой конюги и белобрюшки выражены очень хорошо, и в акустических параметрах этих криков заложен

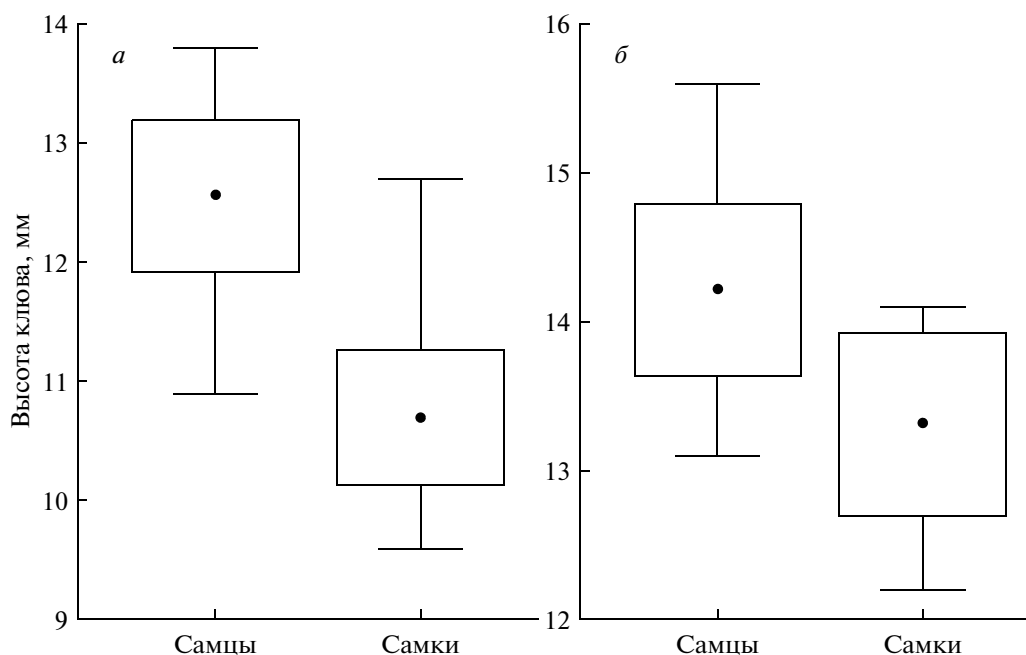


Рис. 3. Половые различия в высоте клюва большой конюги (а) и белобрюшки (б).

высокий потенциал для кодирования индивидуальности у исследуемых видов. Однако при сравнении результатов, полученных с помощью трех независимых анализов, можно заметить, что индивидуальные различия в криках белобрюшки проявляются слабее, чем в криках большой конюги. Процент корректного причисления криков к особи, полученный при помощи дискриминантного анализа, для большой конюги 98.1, а для белобрюшки 95.3 ($p < 0.001$ для обоих анализов). Кроме того, у большой конюги коэффициент, отражающий потенциал для индивидуального кодирования ($CVb/meanCVi$), варьирует от 1.41 до 5.45 для разных параметров, тогда как у белобрюшки — от 1.18 до 3.2. Также величины F -отношений, полученные с помощью дисперсионного анализа, варьируют для разных параметров триумфального крика большой конюги от 9.6 до 253.2, для параметров ржаний белобрюшки — лишь от 2.97 до 69.2 (табл. 1, 2).

Кроме того, триумфальные крики большой конюги имеют более стабильную структуру, чем ржания белобрюшек, и могут быть легко подразделены исходя из структуры звуков на вступление и основную часть (Зубакин и др., 2010). Как было показано ранее, для надежного определения индивидуальности большой конюги достаточно лишь параметров одного вступления или основной части триумфального крика (Клёнова и др., 2011). В ржаниях же белобрюшки хоть и присутствуют различные по структуре типы звуков, но издаются они без видимой системы, что препятствует подобному подразделению (Колесникова, 2011).

Особь большой конюги и белобрюшки активно исполняют крики саморекламиривания (триумфальные крики и ржания, соответственно) в период размножения, находясь на поверхности колонии, а также в норе или на воде, неподалеку от колонии. При этом на поверхности колонии

Таблица 6. Причисление особей большой конюги и белобрюшки к соответствующему полу на основании морфометрических параметров, полученное при помощи пошагового дискриминантного анализа

Показатель результативности анализа	Большая конюга ($n = 109$ самцов и 101 самка)	Белобрюшка ($n = 22$ самца и 13 самок)
Доля (%) корректного причисления криков к полу: среднее (min–max)	94.3 (92.6–96.0)	80.0 (69.3–86.4)
Случайная величина корректного причисления: $X \pm SD$	64.1 ± 4.5	66.2 ± 7.6
Три наиболее значимых параметра для дискриминантного анализа	Высота клюва, масса, длина крыла	Длина клюва, высота клюва, длина цевки

птицы обычно стараются вокализовать с вершины плоских, больших камней, прилегающих ко входу в гнездовую камеру (Харитонов, 1980, 2007; Зубакин, 1990; Зубакин и др., 2010). Крики саморекламирования, по-видимому, играют важную роль в подтверждении социального статуса кричащей птицы (Харитонов, 1980, 2007; Jones, 1993; Jones et al., 2001; Зубакин и др., 2010; Klenova et al., 2011). Наличие ярких индивидуальных различий в дальнедистантных криках особей большой конюги и белобрюшки может иметь важное адаптивное значение, поскольку предоставляет птицам возможность различать соседей по территории и адекватно изменять свое поведение. Индивидуальное распознавание по триумфальным крикам, по-видимому, должно быть важно для формирования персонализированных связей в колониях данных видов, а также для установления системы доминантно-субординантных отношений, описанной у большой конюги (Харитонов, 2007; Зубакин, 2007; Зубакин и др., 2010), но не исследованной до сих пор у белобрюшки.

Помимо того, что индивидуальные различия позволяют установить иерархические отношения, эти различия могут позволить птицам узнавать соседей, уже имеющих и гнездовую нору, и партнера по размножению, и отличать их от чужаков и потенциальных конкурентов за данные ресурсы. Так называемый “эффект дорогого соседа”, при котором занявшая территорию особь проявляет меньшую агрессию по отношению к соседям по территории по сравнению со всеми прочими конспецификами, был описан у представителей разных таксонов, от рыб до млекопитающих (Fisher, 1954; Hardouin et al., 2006; Briefer et al., 2008). Этот феномен предполагает, что владельцы территорий будут экономить время и усилия при проявлении агрессии только по отношению к тем конспецификам, которые представляют реальную угрозу (Fisher, 1954). Гнездящиеся с большей плотностью большие конюги могут иметь, по-видимому, гораздо больше соседей по территории, чем гнездящиеся в несколько раз более разреженно белобрюшки. Высокая численность соседей затрудняет их индивидуальное распознавание. Возможно поэтому в криках большой конюги обнаружены более яркие индивидуальные особенности по сравнению с криками белобрюшки, облегчающие различение потенциально большего числа конспецификов.

Индивидуальные различия были обнаружены в криках многих колониальных птиц, таких как фламинго (Mathevon, 1996), пингвины (Jouventin, Aubin, 2002; Searby et al., 2004), чайки (Mathevon et al., 2003; Mulard et al., 2008), чистиковые (Jones et al., 1987; Lefevre et al., 1998, 2001; Insley et al., 2003). В то же время сравнительных исследований, затрагивающих проявление индивидуаль-

ных особенностей в звуках ряда родственных видов, выполнено очень мало. Было показано, однако, что среди пингвинов и чаек проявление индивидуальных особенностей усиливается при переходе от видов, использующих гнезда, к видам, чьи птенцы могут свободно передвигаться по колонии, т.е. при увеличении риска возникновения ошибок в адресации персонализированного поведения (к примеру, Lengagne et al., 1997; Mathevon et al., 2003). При сравнении признаков индивидуальности в звуках двух родственных видов буревестников было показано, что индивидуальные различия лучше проявляются в криках у вида, гнездящегося с большей плотностью (Cure et al., 2009). Наряду с перечисленными исследованиями, наша работа показывает, таким образом, что плотность гнездования и потенциальное количество соседей по территории может напрямую влиять на степень проявления индивидуальных особенностей в криках саморекламирования у социальных видов птиц.

Проявление признаков пола в криках и морфометрических параметрах большой конюги и белобрюшки

Наши данные показали, что половые различия в криках саморекламирования большой конюги и белобрюшки выражены хуже, чем индивидуальные особенности. Так, если акустических параметров ржаний белобрюшки все же достаточно для надежного определения пола кричащей особи (94% корректного причисления криков к полу при случайной величине $63.5 \pm 4.1\%$, min-max 52-76%), то акустические параметры триумфальных криков большой конюги не позволяют определять пол кричащей особи с надежностью, достоверно отличающейся от случайной величины (72% корректного причисления криков к полу при случайной величине $69.0 \pm 5.5\%$, min-max 50-85.2%) (табл. 3, 4). Сильнее всего половые различия проявлялись в длительностях трели и низкочастотного звука, а также максимальной основной частоте низкочастотного звука ржания белобрюшки. Самки белобрюшки издают более короткие по длительности звуки и более высокие по основной частоте низкочастотные звуки (табл. 3).

Найденные половые различия в морфометрических параметрах больших конюг и белобрюшек, напротив, потенциально позволяют определять пол для особей большой конюги (94.3% корректного причисления особей к полу, при случайной величине $64.1 \pm 4.5\%$, min-max 42.6-87.3%; схожие результаты также получены для популяции большой конюги с о-ва Булдырь (Jones, 1993)), но не позволяют — для особей белобрюшки (80.0% корректного причисления особей к полу, при случайной величине $66.2 \pm 7.59\%$, min-max 46.3-93.9%) (табл. 5, 6). Наиболее сильно половые различия у обоих видов проявлялись в вы-

соте клюва (ANOVA, $p < 0.001$). Однако перекрытие значений данного параметра у самцов и самок белобрюшки оказалось очень велико, что не позволяло надежно определять пол птиц данного вида (рис. 3). У большой конюги же из 210 промеренных особей лишь 8 самцов и 4 самки попадали в область перекрытия, причем 4 из них на момент поимки не имели наседных пятен, т. е. не участвовали в размножении и, возможно, являлись молодыми особями (среди всех 210 особей наседные пятна отсутствовали лишь у 9% птиц).

Таким образом, наше исследование показало, что у белобрюшки половой диморфизм в морфометрических признаках практически полностью отсутствует, но хорошо проявляется в криках саморекламирования. У большой конюги, напротив, половой диморфизм проявляется в морфометрических параметрах и отсутствует в триумфальных криках. Можно предположить, что из-за отсутствия у белобрюшки возможности определить пол по внешним признакам, естественный отбор поддерживает альтернативные способы определения пола — например, акустический. У большой конюги акустический канал в определении пола может быть не задействованным.

В нашей работе анализу подвергался лишь один тип акустических сигналов — крик саморекламирования. И у белобрюшки, и, особенно, у большой конюги этот крик свойствен главным образом самцам и используется самками значительно реже. Нельзя исключить, что у большой конюги половые различия могут присутствовать в акустических сигналах другого типа. Таким образом, отсутствие половых различий в триумфальном крике больших конюг может свидетельствовать лишь о том, что необходимость в распознавании пола отсутствует именно при исполнении данного крика. С одной стороны, триумфальный крик используется самками крайне редко в случае одиночной вокализации и совершенно не используется обоими полами конюг в дуэтных брачных демонстрациях — в отличие от белобрюшек, у которых ржание используется и в одиночных демонстрациях, и в дуэтах самцов и самок, издаваемых при биллинге. С другой стороны, судя по ряду наблюдений, триумфальный крик используется самками конюг в ситуациях, когда подчеркивать “самочьи” черты птице нет необходимости (беспокойство птицы, потерявшей партнера; агрессивное поведение на поверхности осыпи и др.). Интересно отметить, что две из четырех самок, издававших триумфальные крики, исполняли их сразу после исчезновения их партнеров по размножению с колонии (в дальнейшем эти самцы так и не были встречены, и мы предполагаем их гибель). Однако две другие самки издавали триумфальные крики в присутствии своих партнеров на колонии и кричали даже чаще, и активнее, чем их партнеры, а также проявляли больше агрессии по отношению к прочим птицам,

претендующим на занимаемую парой территорию. Таким образом, решить вопрос о том, действительно ли большие конюги не используют акустический канал связи для определения пола или же не используют для этого лишь триумфальный крик, помогут только дальнейшие исследования.

По литературным данным, половые различия в криках широко распространены у видов с полным отсутствием внешнего полового диморфизма (к примеру, свистящие утки, Volodin et al., 2009) или у видов, образ жизни которых таков, что не позволяет особям определять пол по внешним признакам, — ночных (совы: Cavanagh, Ritchison, 1987; Herting, Belthoff, 2001; качурки: Taoka et al., 1989, 1989a) или обитающих в густой растительности (поганки: Nuechterlein, Vuitron, 1992). Во всех этих случаях надежность определения пола по крикам составляет практически 100%. При этом исследований, которые бы сравнивали проявления половых различий в криках близкородственных видов, различающихся степенью выраженности внешнего полового диморфизма, сделано не было. С другой стороны, сравнительные исследования подобного рода были посвящены видам, не различающимся по проявлению внешнего полового диморфизма, и не выявили существенных различий в степени выраженности полового диморфизма в криках (четыре вида из трибы свистящих уток (*Dendrocygna*), Volodin et al., 2009; два вида буревестников, Cure et al., 2009).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность А.В. Андрееву и Е.Ю. Голубовой за любезно предоставленную возможность сбора материала на стационаре ИБПС ДВО РАН на о-ве Талан и всестороннюю поддержку во время полевой работы. Авторы также благодарны И.А. Володину и Е.В. Володиной за финансовую поддержку, а также за конструктивные замечания при обсуждении полученных результатов, М.В. Холодовой и П.А. Сорокину за помощь при проведении молекулярно-генетического определения пола птиц, а также И.А. Володину, Е.В. Володиной и Е.В. Брагиной — за помощь при статистической обработке материала.

Исследование выполнено при финансовой поддержке гранта Президента РФ (МК-1781.2012.4) и РФФИ (12-04-00414а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреев А.В., Голубова Е.Ю., Зубакин В.А., Харитонов С.П., 2010. Численность морских птиц на колониях о. Талан: двадцатилетний тренд // Вестник Северо-Восточного научного центра ДВО РАН. № 2. С. 30–42.
- Зубакин В.А., 1990. Некоторые аспекты гнездовой биологии и социального поведения большой конюги //

- Изучение морских колониальных птиц в СССР. Информационные материалы. Магадан: Институт Биологических Проблем Севера ДВО АН СССР. С. 9–13. — 2007. О социальной организации морских птиц // Методы и теоретические аспекты исследования морских птиц. Материалы V Всерос. школы по морской биологии. Ростов-на-Дону: Южный Научный Центр РАН. С. 180–202.
- Зубакин В.А., Володин И.А., Клёнова А.В., Зубакина Е.В., Володина Е.В., Лапишина Е.Н., 2010. Поведение большой конюги (*Aethia cristatella*, *Charadriiformes*, *Alcidae*) в период размножения: двигательные и акустические демонстрации // Зоол. журн. Т. 89. № 3. С. 331–345.
- Зубакин В.А., Зубакина Е.В., 1992. Ритмика активности большой конюги (*Aethia cristatella*) // Прибрежные экосистемы Северного Охотоморья. Остров Талан. Магадан: Институт Биологических Проблем Севера ДВО РАН. С. 165–181.
- Зубакин В.А., Конюхов Н.Б., 1999. Биология размножения малой конюги (*Aethia pygmaea*). Характер гнездования, активность в колонии и социальное поведение // Известия РАН, сер. биол. № 5. С. 562–571.
- Клёнова А.В., Зубакин В.А., Зубакина Е.В., 2011. Проявление индивидуальных особенностей в триумфальных криках высокосоциальной большой конюги (*Aethia cristatella*) // Вестник Московского университета. Серия 16. Биология. № 3. С. 38–45.
- Колесникова, Ю.А., 2011. Проявление индивидуальности, пола и качества в криках социальной морской птицы, белобрюшки (*Aethia psittacula*). Дипломная работа. М.: МГУ, Биол. факультет, каф. зоол. позвоночных. 86 с.
- Кондратьев А.Я., Зубакин В.А., Голубова Е.Ю., Кондратьева Л.Ф., Харитонов С.П., Китайский А.С., 1992. Фауна наземных позвоночных животных острова Талан // Прибрежные экосистемы Северного Охотоморья. Остров Талан. Магадан: Институт биологических проблем Севера ДВО РАН. С. 72–108.
- Конюхов Н.Б., 1990. Большая конюга // Птицы СССР. Чистиковые. М.: Наука. С. 112–121. — 2001. Филогенетические взаимоотношения в семействе чистиковых // Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Материалы междунар. конф. Казань. С. 311–312.
- Харитонов С.П., 1980. Материалы по птицам острова Ионы // Орнитология. Вып. 15. С. 10–15. — 2007. Изучение структуры колоний околородных птиц // Методы и теоретические аспекты исследования морских птиц: Материалы V Всерос. школы по морской биологии. Ростов-на-Дону: Южный научный центр РАН. С. 122–147.
- Aubin T., Jouventin P., 1998. Cocktail-party effect in king penguin colonies // Proc. R. Soc. Lond. B. V. 265. P. 1665–1673.
- Aubin T., Mathevon N., Staszewski V., Boulinier T., 2007. Acoustic communication in the kittiwake *Rissa tridactyla*: potential cues for sexual and individual signatures in long calls // Polar Biol. V. 30. P. 1027–1033.
- Briefer E., Aubin T., Lehongre K., Rybak F., 2008. How to identify dear-enemies: the group signature in the complex song of the skylark *Alauda arvensis* // J. of Experimental Biology. V. 211. P. 317–326.
- Byrd C.V., Williams J.C., 1993. Whiskered auklet (*Aethia pygmaea*) // The Birds of North America, № 76. Philadelphia: The Academy of Natural Sciences. Washington: The American Ornithologists' Union. 12 p.
- Cavanagh P.M., Ritchison G., 1987. Variation in the bounce and whinny songs of the eastern screech-owl // Wilson Bul. V. 99. № 4. P. 620–627.
- Cerit H., Avanus K., 2007. Sex identification in avian species using DNA typing methods // World's Poultry Science J. V. 63. P. 91–99.
- Cure C., Aubin T., Mathevon N., 2009. Acoustic convergence and divergence in two sympatric burrowing nocturnal seabirds // Biological J. of the Linnean Society. V. 96. P. 115–134.
- Fisher J., 1954. Evolution and bird sociality. Evolution as a process. St. Leonards, Australia: Allen and Unwin. P. 71–83.
- Gaston A.J., Jones I.L., 1998. The Auks. Oxford: Oxford Univ. Press. 349 p.
- Griffiths R., Double M.C., Orr K., Dawson R., 1998. A DNA test to sex most birds // Molec. Ecology. V. 7. P. 1071–1075.
- Hardouin L. A., Bretagnolle V., Tabel P., Bavoux C., Burneleau G., Reby D., 2009. Acoustic cues to reproductive success in male owl hoots // Anim. Behav. V. 78. P. 907–913.
- Herting B.L., Belthoff J.R., 2001. Bounce and double trill songs of male and female Western Screech-owls: characterization and usefulness for classification of sex // Auk. V. 118. № 4. P. 1095–1101.
- Insley S.J., Paredes R., Jones I.L., 2003. Sex differences in razorbill *Alca torda* parent-offspring vocal recognition // The Journal of Experimental Biology. V. 206. P. 25–31.
- Jones I.L., 1993. Crested auklet (*Aethia cristatella*) // The Birds of North America, № 70. Philadelphia: The Academy of Natural Sciences; Washington: The American Ornithologists' Union. 16 p. — 1993a. Sexual differences in bill shape and external measurements of crested auklets // Wilson Bul. V. 105. № 3. P. 525–529.
- Jones I. L., Falls J. B., Gaston A. J., 1987. Vocal recognition between parents and young of ancient murrelets, *Synthliboramphus antiquus* (Aves: Alcidae) // Anim. Behav. V. 35. P. 1405–1415.
- Jones I.L., Konyukhov N.B., Williams J.C., Byrd G.V., 2001. Parakeet auklet (*Aethia psittacula*) // The Birds of North America, № 594. Philadelphia: The Academy of Natural Sciences; Washington: The American Ornithologists' Union. 20 p.
- Jouventin P., Aubin T., 2002. Acoustic systems are adapted to breeding ecologies: individual recognition in nestling penguins // Anim. Behav. V. 64. P. 747–757.
- Klenova A.V., Volodin I.A., Volodina E.V., 2009. The variation in reliability of individual vocal signature throughout ontogenesis in the red-crowned crane *Grus japonensis* // Acta Ethologica. V. 12. № 1. P. 29–36.
- Klenova A.V., Zubaikin V.A., Zubaikina E.V., 2011. Vocal and optical indicators of individual quality in a social seabird, the crested auklet (*Aethia cristatella*) // Ethology. V. 117. P. 356–365.
- Lefevre K., Gaston A. J., Montgomerie, R.D., 2001. Repertoire, structure, and individual distinctiveness of thick-billed murre calls // Condor. V. 103. P. 134–142.
- Lefevre K., Montgomerie R.D., Gaston A.J., 1998. Parent-offspring recognition in thick-billed murre (Aves: Alcidae) // Anim. Behav. V. 55. P. 925–938.
- Lengagne T., Lauga J., Jouventin P., 1997. A method of independent time and frequency decomposition of bio-

- coustic signals: inter-individual recognition in four species of penguins // *C. R. Acad. Sci. Paris*. V. 320. P. 885–891.
- Mathevon N., 1996. What parameters can be used for individual acoustic recognition by the greater flamingo? // *C. R. Acad. Sci.* V. 319. P. 29–32.
- Mathevon N., Charrier I., Jouventin P., 2003. Potential for individual recognition in acoustic signals: a comparative study of two gulls with different nesting patterns // *C. R. Biol.* V. 326. P. 329–337.
- Mulard H., Aubin T., White J. F., Hatch S. A., Danchin E., 2008. Experimental evidence of vocal recognition in young and adult black-legged kittiwakes // *Anim. Behav.* V. 76. P. 1855–1861.
- Neuchterlein G.L., Buitron D., 1992. Vocal advertising and sex recognition in eared grebes // *Condor*. V. 94. P. 937–943.
- Owren M.J., Rendall D., 1997. An affect-conditioning model of nonhuman primate vocal signaling. Perspectives in *Ethology* V. 12: Communication. N.Y.: Plenum. P. 299–346.
- Searby A., Jouventin P., Aubin T., 2004. Acoustic recognition in macaroni penguins: an original signature system // *Anim. Behav.* V. 67. P. 615–625.
- Seddon P.J., Heezik Y., 1993. Parent-offspring recognition in the jackass penguin // *J. Field Ornithol.* V. 64. № 1. P. 27–31.
- Seneviratne S.S., Jones I.L., Miller E.H., 2009. Vocal repertoires of auklets (Alcidae: Aethini): structural organization and categorization // *Wilson J. Ornithol.* V. 121. № 3. P. 568–584.
- Solow A. R., 1990. A randomization test for misclassification probability in discriminant analysis // *Ecology*. V. 71. P. 2379–2382.
- Taoka M., Okumura H., 1990. Sexual differences in flight calls and the cue for vocal sex recognition of Swinhoe's Storm-Petrels // *Condor*. V. 92. P. 571–575.
- Taoka M., Sato T., Kamada T., Okumura T., 1989. Sexual dimorphism of chatter-calls and vocal sex recognition in leach's storm-petrels (*Oceanodroma leucorhoa*) // *Auk*. V. 106. P. 489–501.
- Taoka M., Won P.-O., Okumura H., 1989a. Vocal Behavior of Swinhoe's Storm-Petrel (*Oceanodroma monorhis*) // *Auk*. V. 106. № 2. P. 471–474.
- Team R.D.C., 2009. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, URL <http://www.R-project.org>, ISBN 3-900051-07-0.
- Volodin I., Kaiser M., Matrosova V., Volodina E., Klenova A. et al., 2009. The technique of noninvasive distant sexing for four monomorphic *Dendrocygna* whistling duck species by their loud whistles // *Bioacoustics*. V. 18. № 3. P. 277–290.

INDICATORS OF INDIVIDUALITY AND SEX IN ADVERTISING CALLS OF TWO CLOSELY RELATED AUKLET SPECIES (*CHARADRIIFORMES, ALCIDAE*): CRESTED AUKLET AND PARAKEET AUKLET (*AETHIA CRISTATELLA, CYCLORHYNCHUS PSITTACULA*)

A. V. Klenova¹, V. A. Zubakin^{2,3}, E. V. Zubakina³, Yu. A. Kolesnikova¹

¹Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University, Moscow 119991, Russia

²Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow 119071, Russia

³Russian Bird Conservation Union, Moscow 111123, Russia

e-mail: anna.v.klenova@gmail.com

Crested and parakeet auklets (*Aethia cristatella* and *Cyclorhynchus psittacula*) are closely related plankton-feeding auk species that usually have complex social communicative behavior during breeding seasons. They differ to a great extent by the breeding density and development of sexual dimorphism in external features. The indicators of individuality and sex in advertising calls are compared, and the sexual variation in morphometric features of both species is analyzed. The studies were carried out at Talan Island (the northern Sea of Okhotsk) in 2008–2010. A total of 210 crested and 35 parakeet auklets were captured; for each bird, standard morphometric variables were measured, and the genetic determination of sex was determined. A total of 110 advertising calls from 9 males and 4 females of crested auklet and 110 calls from 8 males and 5 females of parakeet auklet were analyzed. Individual vocal signatures were more reliable in crested auklet breeding with higher density than those in parakeet auklet. It is suggested that in species with higher population density, a risk of mistake during individual recognition between neighbors is rather high; therefore, striking individually specific calls are more important for these species than for breeders with lower density. On the contrary, sex vocal signatures were reliable only in parakeet auklet (94.0%, $p < 0.001$), while the sex features in calls of crested auklet were insignificant ($p > 0.05$). The sex of crested auklet could be determined on the basis of morphometric parameters with 94.3% accuracy ($p < 0.001$), while sex of parakeet auklets could not be determined using the same morphometry procedures ($p > 0.05$). A lack of external sexual dimorphism can lead to the development of more reliable keys for the identification of sex in vocalizations.