

ФАУНА, ФЛОРА

УДК 591.582+598.322

**ПРОЯВЛЕНИЕ ИНДИВИДУАЛЬНЫХ ОСОБЕННОСТЕЙ
В ТРИУМФАЛЬНЫХ КРИКАХ ВЫСОКОСОЦИАЛЬНОЙ
БОЛЬШОЙ КОНЮГИ (*AETHIA CRISTATELLA*)****А.В. Клёнова, В.А. Зубакин^{1,2}, Е.В. Зубакина²***(кафедра зоологии позвоночных, e-mail: klenova2002@mail.ru)*

Большая конюга — уникальный представитель семейства чистиковых, обладающий сложным социальным поведением и гнездящийся в плотных колониях, насчитывающих до 1 млн особей. Здесь мы исследуем индивидуальные особенности в триумфальных криках — громких криках, используемых конюгами для саморекламирования. В 2008 и 2009 гг. мы записали 231 крик от 24 индивидуально опознаваемых самцов большой конюги, на о-ве Талан (Охотское море). Пошаговый дискриминантный анализ, основанный только на 7 параметрах вступления, показал 84,8%; и только на 7 параметрах основной части — 82,3% правильной классификации криков к особи, что существенно превышает величину случайной классификации. Таким образом, одного лишь вступления, также как и одной лишь основной части, достаточно для высоко достоверного определения индивидуальности кричащей птицы. Мы предполагаем, что подобная избыточность потенциала для индивидуального распознавания может облегчать идентификацию криков большого числа конспецификов в условиях плотных колоний, где численность гнездящихся птиц может достигать десятков пар на 1 м².

Ключевые слова: акустическая коммуникация, индивидуальное распознавание, звук, колониальные морские птицы, чистиковые.

Индивидуальная изменчивость звуков (а также запахов и движений) составляет основу для поддержания персонализированных связей между животными [1]. Индивидуальные различия в звуках могут использоваться для поддержания связи между родителями и птенцами [2—4], для узнавания партнера по размножению [5, 6], а также для распознавания конкурентов, потенциально претендующих на территорию, и/или партнера, от знакомых соседей [7, 8]. Индивидуальная идентификация чрезвычайно усложняется для видов, размножающихся в плотных колониях, поскольку в период размножения им приходится контактировать с сотнями конспецификов. Традиционно предполагается, что надежность и эффективность индивидуального распознавания должны увеличиваться при возрастании риска возникновения ошибок в адресации персонализированного поведения, а также при повышении платы за эти ошибки [9, 10]. Индивидуальные особенности были описаны в звуках многих видов птиц [11], однако сравнительные исследования, которые бы подтверждали эту гипотезу, очень немногочисленны и посвящены лишь представителям двух групп — пингвинам [12—14] и чайкам [15].

Удобной группой для проверки предположения о возрастании надежности индивидуального распознавания при увеличении риска ошибки является триба конюг из семейства чистиковых птиц (*Aethiini*, *Aclidae*). Эта группа включает 5 близких видов, размножающихся как в разреженных, так и в плотных колониях; все виды обладают также высокой вокальной активностью [16]. Но если кодированию индивидуальной принадлежности в криках взрослых пингвинов [5, 12—14, 17] и чаек [15, 18, 19] посвящены десятки работ, то аналогичных исследований криков чистиковых птиц вообще и конюг в частности крайне мало [3].

Для изучения эволюции индивидуального распознавания по звукам внутри данной группы необходимо детальное изучение индивидуальной изменчивости акустических сигналов со схожей структурной организацией у отдельных видов конюг, различающихся по степени колониальности. Поэтому целью настоящего исследования стало описание индивидуальных особенностей в громких криках саморекламирования — триумфальных криках — у одного из наиболее высококолонийных видов чистиковых — большой конюги (*Aethia cristatella*). Особи данного вида гнездятся в колониях числен-

¹ Институт проблем экологии и эволюции РАН.

² Союз охраны птиц России.

ностью до 1 млн [16, 20], при этом дистанция между насидивающими птицами соседних пар иногда составляет лишь несколько десятков сантиметров [21]. Помимо большой плотности гнездования для большой конюги характерен также высокий уровень социальной активности [21–24], при котором среди размножающихся самцов может формироваться система доминантно-субординантных связей, проявляющаяся в доступе к удобным местам токования [21, 22, 24]. Вокальный репертуар большой конюги весьма богат и разнообразен и включает как одиночные крики, так и сложные последовательности криков [23, 25, 26]. Мы выбрали для исследования индивидуальных различий именно триумфальный крик, поскольку этот сложный, но стереотипный крик, является одной из наиболее ярких вокализаций саморекламиривания данного вида [23, 26]. Кроме того, у всех прочих видов конюг также отмечены крики саморекламиривания схожей структуры [23, 26], что облегчает дальнейшее сравнение выраженности индивидуальных различий в криках внутри данной группы. Триумфальный крик, всегда издаваемый в специальной одноименной позе, является важным элементом социального поведения большой конюги и служит как для привлечения потенциальных партнеров, так и для подтверждения социального статуса [22–24, 27]. Мы предполагаем, поэтому, что из всех прочих криков большой конюги триумфальный крик с наибольшей вероятностью может использоваться для индивидуального распознавания между птицами-соседями, что является необходимой предпосылкой для формирования системы доминантно-субординантных связей.

Методы

Сбор материал проводили на о-ве Талан Тауйской губы Охотского моря Магаданской обл. (59°18' с.ш., 149°05' в.д.) с 9 июня по 16 июля 2008 г. и с 8 июня по 17 июля 2009 г. На о-ве Талан гнездовая колония большой конюги насчитывает 260–300 тыс. особей.

Записи звуков больших конюг проводили в течение сезона размножения на экспериментальном участке, расположенном на западном склоне острова в 15 м над ур. м., площадью около 82 м². На данном участке птиц отлавливали петлями на камнях на поверхности колонии или сетями, закрывающими отверстия гнездовых камер. Пойманных конюг метили индивидуальными наборами цветных ножных колец. В 2008 г. было помечено 75 птиц, в 2009 г. — 37 птиц. Пол пойманных 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 использовали праймеры P2 и P8, специфичные для половых хромосом птиц [28].

Записи триумфальных криков были получены от 24 индивидуально опознаваемых самцов большой конюги. Всего был записан 231 крик, по 7–10 кри-

ков на самца. Некоторые птицы были записаны лишь однажды, но большинство — несколько раз (было сделано до четырех записей на птицу, разделенных интервалами в 1–9 дней). Записи криков проводили с помощью цифрового магнитофона Marantz PMD-660 и двух кардиоидных электретных конденсаторных микрофонов AKG-C1000S. Микрофоны устанавливали в 10 см над поверхностью земли в месте активности птиц в центре экспериментальной площадки, так что при записи дистанция от птиц до микрофона не превышала 2 м. С помощью 15-метрового шнура микрофоны соединяли с магнитофоном, находящимся в укрытии, расположенном на краю экспериментального участка. Наблюдения за птицами также осуществляли из укрытия с помощью бинокля. Суммарно в 2008 и 2009 гг. сделано около 65 ч аудиозаписей.

Анализ звуков проводили с помощью программы Avisoft SASLab Pro v. 4.3, при этом частоту дискретизации понижали с 48 кГц до 11,025 кГц, а посторонний шум, лежащий ниже 200 Гц, отфильтровывали. Для построения спектрограмм использовали окно Хэмминга; длину быстрого преобразования Фурье (FFT-length) 512 точек; перекрытие по частотной оси (frame) 50%; перекрытие по временной оси (overlap) 93,75%; эти установки обеспечивали величину разрешения по частоте 21 Гц и по времени 2,9 мс.

Триумфальные крики включают две части: вступление, состоящее из 2–4 высокочастотных звуков, и основную часть, состоящую из 2–7 низкочастотных лаеподобных звуков, чередующихся с 1–6 высокочастотными звуками [23, 25, 26]. Предполагается, что чередующиеся низко- и высокочастотные звуки основной части издаются птицами последовательно на выдохах и вдохах [26]. Используя крестообразный и стандартный курсоры в окне спектрограммы, измеряли длительность триумфального крика (Dur_TC), длительности вступления и основной части триумфального крика (Dur_Intr и Dur_MP соответственно), длительность, максимальную и минимальную основную частоту пяти звуков в крике — I2, I1, M1, M2, M3 (Dur_I1, Fmax_I1, Fmin_I1 и т.д.), где I2 — самый длинный из звуков в триумфальном крике, kuhoo крик в определении S. Senéviratne [26], или предпоследний звук вступления в определении В. Зубакина [23], I1 — последний звук вступления, M1 и M3 — низкочастотные звуки основной части и M2 — высокочастотный звук основной части (рис. 1). Мы также измеряли длительность интервала между звуками M1 и M3 (Dur_inter, рис. 1). M_rate рассчитывали как общую длительность основной части, поделенную на число низкочастотных криков основной части. Всего было измерено и рассчитано по 20 акустических параметров для каждого триумфального крика.

Статистический анализ проводили с использованием пакета STATISTICA 6.0. Все средние величины приведены как среднее $\pm$ SD. Для оценки

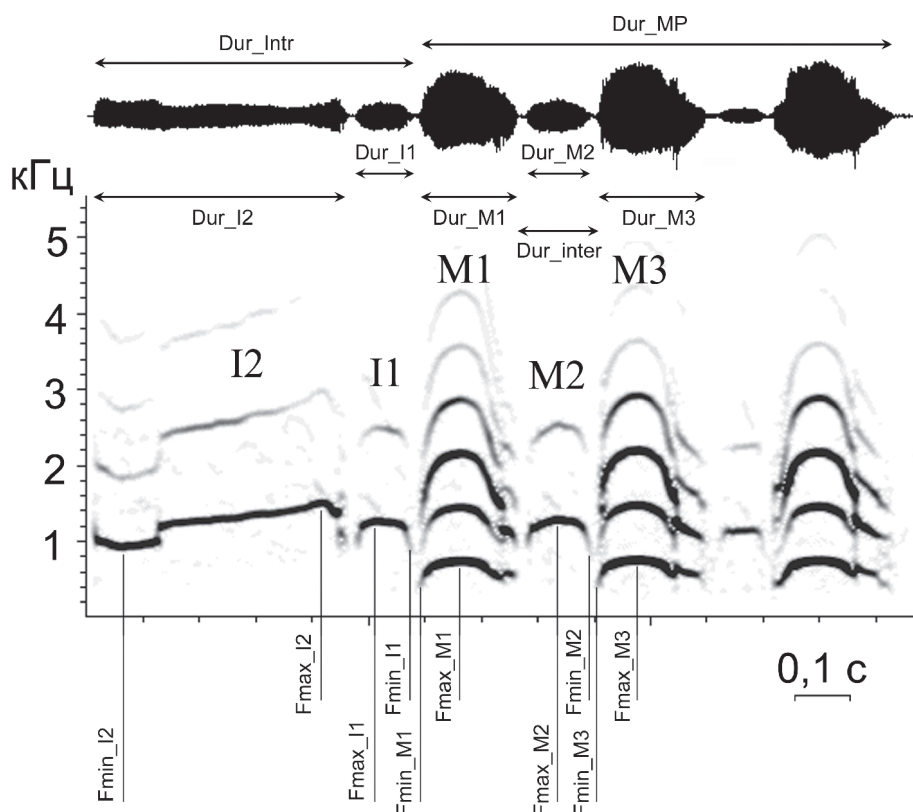


Рис. 1. Осциллограмма и спектрограмма триумфального крика самца большой конюги. На рисунке обозначены измеряемые звуки триумфального крика (I1, I2, M1, M2 и M3) и измеряемые частотные и временные параметры, использованные в работе

влияния фактора индивидуальности на параметры триумфальных криков большой конюги использовали коэффициент $CV/meanCVi$, отражающий, насколько сильно межиндивидуальная изменчивость значений каждого параметра крика отличается от внутрииндивидуальной изменчивости [15, 29]. Коэффициент вариации (CV) для каждого параметра рассчитывали по формуле: $CV = (SD/mean) \times 100\%$, где SD — стандартное отклонение, а $mean$ — среднее значение параметра триумфального крика. Затем для каждого параметра мы рассчитывали отношение $CVb/meanCVi$, где CVb — коэффициент вариации значений параметра в криках всех особей, а $meanCVi$ — среднее от всех коэффициентов вариации значений параметра в криках каждой отдельно взятой особи. Если значение коэффициента $CVb/meanCVi$ превышало 1, считали, что данный параметр может потенциально использоваться для индивидуального распознавания, поскольку его внутрииндивидуальная изменчивость оказывалась ниже, чем межиндивидуальная изменчивость [15, 17, 19, 29].

Распределение значений всех параметров криков у каждого из самцов не отличалось от нормального (тест Колмогорова—Смирнова), что позволило использовать также параметрические тесты. Для оценки индивидуальных различий были использованы однофакторный дисперсионный анализ (one-way ANOVA) и стандартная процедура дискриминантного анализа. Величины правильной классифика-

ции сравнивали с помощью четырехпольного теста χ^2 ($df = 1$). Для оценки значимости результатов дискриминантного анализа полученный в процессе анализа процент правильной классификации сравнивали с распределением величин случайной классификации, рассчитанным по методу, предложенному Solow [31] и широко используемому в последнее время.

Результаты

Сравнение внутри- и межиндивидуальных коэффициентов вариации (CVb и CVi) показало, что все 20 измеряемых параметров триумфальных криков самцов большой конюги потенциально могут быть использованы для кодирования индивидуальной принадлежности. Все значения коэффициента $CVb/meanCVi$ существенно и достоверно превышали 1 (табл. 1). Однофакторный дисперсионный анализ (one-way ANOVA) подтвердил результаты сравнения коэффициентов вариации и выявил высокостепенные индивидуальные различия для значений всех измеряемых параметров триумфальных криков (табл. 1). Наиболее индивидуально специфичными оказались максимальная основная частота последнего звука вступления ($Fmax_I1$) и максимальная основная частота высокочастотного звука основной части ($Fmax_M2$) (табл. 1).

Пошаговый дискриминантный анализ, основанный только лишь на 7 параметрах вступления, показал 84,8% правильной классификации криков к особи, что достоверно выше ($p < 0,01$) величины случайной классификации ($19,2\% \pm 2,3$), вычисленной при помощи процедуры рандомизации. Величина правильной классификации варьировала от 57,1 до 100% у разных особей (табл. 2). В свою очередь пошаговый дискриминантный анализ, основанный только лишь на 7 лучших параметрах основной части, отображенных с помощью однофакторного дисперсионного анализа, показал 82,3% правильной классификации криков к особи, что также достоверно превышало ($p < 0,01$) величину случайной классификации ($19,3\% \pm 2,3$). Величина правильной классификации варьировала от 30 до 100% у разных особей (см. табл. 2). Наконец, пошаговый дискриминантный анализ, основанный на 10 лучших параметрах всего триумфального крика, отображенных с помощью однофакторного дисперсионного анализа, показал 96,5% правильной классификации криков к особи, что также достоверно превышало ($p < 0,01$) величину случайной классификации

Таблица 1

Значения (среднее $\pm$ SD, Min—Max) измеряемых параметров триумфального крика самцов большой конюги и результаты сравнений параметров триумфального крика между различными особями (one-way ANOVA: *F*-отношения; значения коэффициента $CVb/meanCVi$)

Параметр крика		Среднее $\pm$ SD	Min—Max	one-way ANOVA: <i>F</i> -отношение	$CVb/meanCVi$
Вступление	Dur_Intr (мс)	1069 $\pm$ 374	397—2000	21,3	2,8
	Dur_I2 (мс)	512 $\pm$ 180	188—1454	39,6	2,6
	Fmax_I2 (Гц)	1319 $\pm$ 294	904—2088	41,7	2,7
	Fmin_I2 (Гц)	981 $\pm$ 162	689—1528	58,8	3,0
	Dur_I1 (мс)	162 $\pm$ 40	73—290	20,2	1,8
	Fmax_I1 (Гц)	1206 $\pm$ 112	990—1614	61,3	3,4
	Fmin_I1 (Гц)	910 $\pm$ 102	667—1248	15,3	1,7
Основная часть	Dur_MP (мс)	1344 $\pm$ 490	528—3,132	12,7	1,7
	M_rate (мс)	351 $\pm$ 36	259—507	11,8	1,6
	Dur_M1 (мс)	284 $\pm$ 70	174—566	7,7	1,7
	Fmax_M1 (Гц)	676 $\pm$ 54	516—818	14,7	1,7
	Fmin_M1 (Гц)	448 $\pm$ 59	322—602	5,5	1,2
	Dur_M2 (мс)	110 $\pm$ 26	29—186	18,9	1,8
	Fmax_M2 (Гц)	1183 $\pm$ 173	882—1873	104,9	4,0
	Fmin_M2 (Гц)	933 $\pm$ 107	667—1464	14,6	1,8
	Dur_M3 (мс)	229 $\pm$ 27	134—285	26,8	2,1
	Fmax_M3 (Гц)	704 $\pm$ 40	581—818	12,6	1,8
	Fmin_M3 (Гц)	430 $\pm$ 58	301—602	7,4	1,4
	Dur_inter (мс)	147 $\pm$ 28	43—247	11,3	1,6

Примечание. $p < 0,001$ для всех *F*.

Таблица 2

Сравнение величин правильной классификации триумфальных криков большой конюги, полученных с помощью трех процедур пошагового дискриминантного анализа; средние случайные величины правильной классификации криков и 3 лучших параметра крика, использованных для классификации (перечислены в порядке убывания вклада в классификацию)

Часть триумфального крика, параметры которой включены в анализ	Средняя величина правильной классификации (%)	Min—Max величина процента правильной классификации (%)	Средняя случайная величина правильной классификации (среднее $\pm$ SD, %)	3 лучших параметра, использованных для классификации
Вступление	84,8	57,1—100	19,2 $\pm$ 2,3	Fmax_I1; Fmin_I2; Dur_I2
Основная часть	82,5	30—100	19,3 $\pm$ 2,3	Fmax_M2; Dur_M3; Dur_M23
Весь триумфальный крик	96,5	85,7—100	19,1 $\pm$ 2,4	Fmax_M2; Fmin_I2; Dur_I2

(19,1% $\pm$ 2,4). Величина правильной классификации варьировала от 85,7 до 100% у разных особей (см. табл. 2).

Сравнение величин правильной классификации триумфальных криков к особи, полученных с помощью трех процедур дискриминантного анализа, показало, что индивидуальные особенности одинаково хорошо проявлялись как в параметрах вступления, так и в параметрах основной части ($\chi^2 = 0,39$, $p = 0,53$). Однако при включении в анализ параметров и вступления, и основной части величина правильной классификации достоверно возрастала ($\chi^2 = 17,33$, $p < 0,001$ и $\chi^2 = 23,38$, $p < 0,001$).

Рисунок 2 иллюстрирует индивидуальные различия в структуре триумфальных криков шести самцов большой конюги. Из рисунка видно, что индивидуальный рисунок крика достигается не только за счет количественных параметров, но и за счет качественных признаков, таких как особенности хода частотной модуляции (например, самцы 1 и 2, звук I2), использование сайдебандов (самец 3, звук I2; самец 4, звук M2; самец 6, звуки I1 и M2) и частотных скачков (самцы 2—6, звуки M1 и некоторые другие).

Обсуждение

Наши данные показали, что индивидуальные различия в триумфальных криках большой конюги были выражены очень хорошо и проявились как в частотных, так и во временных параметрах.

Самцы большой конюги активно исполняют триумфальные крики в период размножения, находясь на поверхности колонии, в норе или на воде, неподалеку от колонии. При этом на поверхности колонии птицы обычно стараются петь с вершины плоских больших камней, прилегающих ко входу в гнездовую камеру [22—24, 27]. Триумфальный крик издается в специальной триумфальной позе и, вероятно, играет важную роль в подтверждении социального статуса кричащей птицы [22—24, 27]. Наличие ярких индивидуальных различий в дальнедистантных криках самцов большой конюги может иметь важное адаптивное

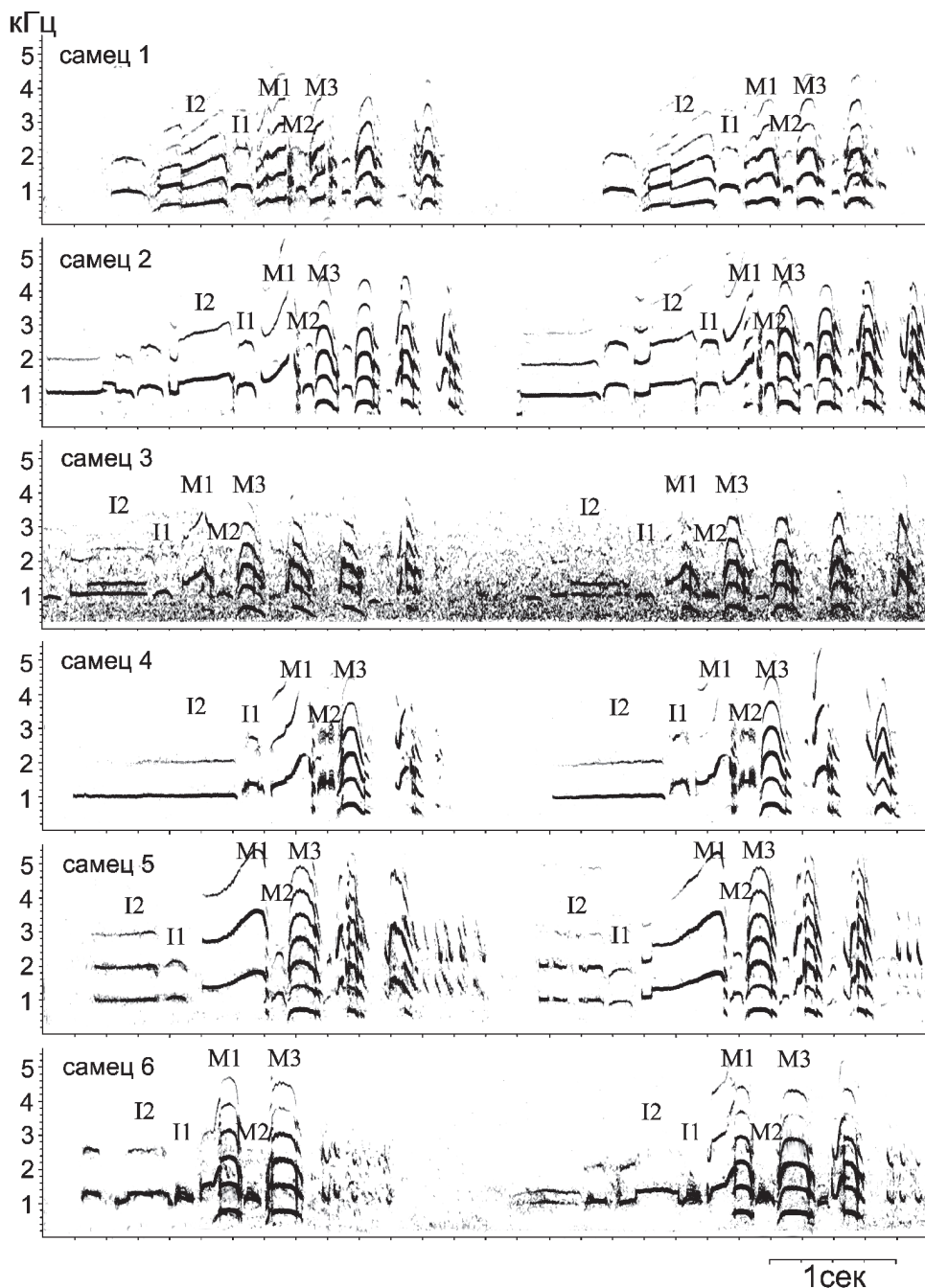


Рис. 2. Спектрограммы триумфальных криков шести самцов большой конюги (по два крика от каждого самца). На рисунке обозначены измеряемые звуки триумфального крика (I1, I2, M1, M2 и M3)

значение, поскольку предоставляет возможность птицам 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 данного вида, а значит, и для установления системы доминантно-субординантных отношений, описанной у большой конюги ранее [23, 24].

Помимо установления иерархических отношений в группах больших конюг индивидуальные различия могут также использоваться птицами для раз-

личения соседей по территории, уже имеющих и гнездовую нору, и партнера по размножению, 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 [7, 8, 31]. Этот феномен предполагает, что владельцы территорий будут экономить время и усилия при проявлении агрессии только по отношению к тем конспецификам, которые представляют реальную угрозу [32]. Однако для проверки существования подобного феномена у большой конюги необходимо проведение дополнительных экспериментов по проигрыванию триумфальных криков знакомых и незнакомых самцов.

Полученные в данном исследовании результаты показали также, что индивидуальные различия хорошо проявляются как в параметрах вступления, так и в параметрах основной части триумфального крика. Одни лишь параметры вступления, так же как и параметры основной части, сами по себе оказываются достаточными для высокодостоверного определения индивидуальности кричащей птицы, однако использование их в совокупности позволяет еще более повысить надежность индивидуальной классификации.

Подобная избыточность потенциала для индивидуального распознавания может облегчать каждой птице идентификацию криков большого числа конспецификов, что чрезвычайно важно в условиях плотных колоний, где численность гнездящихся птиц одного вида может достигать десятков пар на 1 м². Возможно, эта особенность также помогает конюгам ориентироваться в условиях сильной зашумленности прибрежных колоний, мешающей одинаково хорошо услышать весь сложный крик целиком. Для некоторых других колониальных видов птиц также

было показано, что для индивидуального распознавания достаточно лишь части сложного крика. К примеру, птенцы королевских пингвинов (*Aptenodytes patagonicus*) способны узнавать родителей даже по одному слогу, взятому из сложного крика, а моевки (*Rissa tridactyla*) способны распознавать партнеров по размножению по неполному крику, однако использование нескольких слогов облегчает этим видам локализацию кричащей птицы в плотных скоплениях конспецификов [5, 6]. Так же в звуках пингвинов и чаек были описаны различные адаптации для коммуникации в зашумленной среде, такие как амплитудная модуляция, бифонация (одновременное использование двух независимых основных частот), повторение одинаковых по структуре слогов несколько раз [5, 13, 33]. Мы не обнаружили бифонаций ни в одном из триумфальных криков большой конюги, а амплитудная модуляция встречалась лишь в некоторых частях триумфального крика некоторых самцов (рис. 2). Однако повторение одинаковых по структуре частей в триумфальных криках присутствовало (к примеру, звуки I1, M2 и другие высокочастотные звуки основной части; звуки M1, M3 и другие низкочастотные звуки основной части).

Данное исследование — первое, документирующее существование индивидуальных различий в звуках одного из представителей трибы конюг. Для сравнительного изучения проявления признаков индивидуальности в звуках у видов данной группы необходимо проведение аналогичных исследований звуков других видов конюг. До сих пор существуют лишь описания вокального репертуара для всех представителей этой группы [23, 26]. Однако при сравнении самой структуры громких криков саморекламиривания различных видов конюг можно заметить, что у большой конюги он имеет более сложное строение, чем у прочих видов. К примеру, у бе-

лобрюшки, *Cyclorhynchus psittacula*, размножающейся в разреженных, по сравнению с большой конюгой, колониях [16, 34] крики саморекламиривания образованы чередующимися звуками двух типов и напоминают в этом основную часть триумфального крика большой конюги. Однако крики белобрюшки не содержат яркого вступления, аналогичного вступлению триумфального крика большой конюги и образованного звуками, структурно отличающимися от основной части [16, 34, наши неопубликованные данные]. Можно предположить, что специфическое вступление триумфального крика большой конюги, обладающее яркими индивидуальными особенностями, является одной из адаптаций большой конюги к гнездованию в очень плотных колониях и облегчает этим птицам индивидуальное распознавание в таких усложненных условиях. Однако для аккуратной проверки гипотезы о связи степени проявления индивидуальных различий в звуках и вероятностью допустить ошибку при адресации персонализированного поведения необходимо проведение детальных исследований индивидуальных особенностей в криках саморекламиривания других видов конюг.

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

* * *

Исследование выполнено при финансовой поддержке гранта Президента РФ МК-1562-2010-4.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Owren M.J., Rendall D. An affect-conditioning model of nonhuman primate vocal signaling // Perspectives in Ethology Vol. 12: Communication / Eds. D.H. Owings, M.D. Beecher, N.S. Thompson. New York: Plenum, 1997. С. 299—346.
2. Beecher M.D., Beecher I.M., Hahn S. Parent-offspring recognition in bank swallows (*Riparia riparia*): II. Development and acoustic basis // Anim. Behav. 1981. Vol. 29. P. 95—101.
3. Jones I.L., Falls J.B., Gaston A.J. Vocal recognition between parents and young of ancient murrelets, *Synthliboramphus antiquus* (Aves: Alcidae) // Anim. Behav. 1987 Vol. 35. P. 1405—1415.
4. Insley S.J., Paredes R., Jones I.L. Sex differences in razorbill *Alca torda* parent — offspring vocal recognition // J. Exper. Biol. 2003. Vol. 206. P. 25—31.
5. Aubin T., Jouventin P. How to vocally identify kin in a crowd: the penguin model // Adv. Study Behav. 2002. Vol. 31. P. 243—277.
6. Mulard H., Aubin T., White J.L.F., Hatch S.A., Danchin E. Experimental evidence of vocal recognition in young and adult black-legged kittiwakes // Anim. Behav. 2008. Vol. 76. P. 1855—1861.
7. Hardouin L.A., Tabel P., Bretagnolle V. Neighbor-stranger discrimination in the little owl, *Athene noctua* // Anim. Behav. 2006. Vol. 72. P. 105—112.
8. Briefer E., Aubin T., Lehongre K., Rybak F. How to identify dear enemies: the group signature in the complex song of the skylark *Alauda arvensis* // J. Exper. Biol. 2008. Vol. 211. P. 317—326.
9. Beecher M.D. Signalling systems for individual recognition: an information theory approach // Anim. Behav. 1989. Vol. 18. P. 465—482.
10. Searby A., Jouventin P. How to measure information carried by a modulated vocal signature? // J. Acoust. Soc. Am. 2004. Vol. 116(5). P. 3192—3198.

11. Falls J.B. Individual recognition by sounds in birds // Acoustic Communication in Birds. Vol. 2 / Eds. D.H. Krodsma, E.H. Miller. New York: Academic Press, 1982. P. 237–278.
12. Lengagne T., Lauga J., Jouventin P. A method of independent time and frequency decomposition of bioacoustic signals: inter-individual recognition in four species of penguins // C. R. Acad. Sci. Paris, 1997. Vol. 320. P. 885–891.
13. Aubin T., Jouventin P., Hildebrand C. Penguins use the tow-voice system to recognize each other // Proc. R. Soc. Lond. 2000. Vol. 267. P. 1081–1087.
14. Lengagne T., Lauga J., Aubin T. Intra-syllabic acoustic signatures used by the king penguin in parent-chick recognition: an experimental approach // J. Exp. Biol. 2001. Vol. 204. P. 663–672.
15. Mathevon N., Charrier I., Jouventin P. Potential for individual recognition in acoustic signals: a comparative study of two gulls with different nesting patterns // C. R. Biologies. 2003. Vol. 326. P. 329–337.
16. Gaston A.J., Jones I.L. The Auks. Oxford: Oxford Univ. Press, 1998. 349 p.
17. Robisson P., Aubin T., Brémond J.C. Individuality in the voice of emperor penguin *Aptenodytes forsteri*: adaptation to a noisy environment // Ethology. 1993. Vol. 94. P. 279–290.
18. Charrier I., Jouventin P., Mathevon N., Aubin T. Individual identity coding depends on call type in the South Polar skua *Catharacta macormicki* // Polar Biol. 2001. Vol. 24. P. 378–382.
19. Aubin T., Mathevon N., Staszewski V., Bouludier T. Acoustic communication in the Kittiwake *Rissa tridactyla*: potential cues for sexual and individual signatures in long calls // Polar. Biol. 2007. Vol. 30. P. 1027–1033.
20. Конюхов Н.Б. Большая конюга // Птицы СССР. Чистиковые. Москва: Наука, 1990. С. 112–121.
21. Зубакин В.А. Некоторые аспекты гнездовой биологии и социального поведения большой конюги // Изучение морских колониальных птиц в СССР. Информационные материалы / Под ред. А.Я. Кондратьева. Магадан: Институт Биологических Проблем Севера ДВО АН СССР, 1990. С. 9–13.
22. Зубакин В.А. О социальной организации морских птиц // Методы и теоретические аспекты исследования морских птиц: Мат-лы V Всерос. школы по морской биологии / Под ред. Г.Г. Матишова. Ростов-на-Дону: Южный Научный Центр РАН, 2007. С. 180–202.
23. Зубакин В.А., Володин И.А., Клёнова А.В., Зубакина Е.В., Володина Е.В., Лапишина Е.Н. Поведение большой конюги (*Aethia cristatella*, Charadriiformes, Alcidae) в период размножения: двигательные и акустические демонстрации // Зоол. журн. 2010. Т. 89. Вып. 3. С. 331–345.
24. Харитонов С.П. Изучение структуры колоний околородных птиц // Методы и теоретические аспекты исследования морских птиц: Мат-лы V Всерос. школы по морской биологии / Под ред. Г.Г. Матишова. Ростов-на-Дону: Южный Научный Центр РАН, 2007. С. 122–147.
25. Klenova A.V., Zubakin V.A., Volodin I.A., Zubakina E.V., Volodina E.V. Behavior of the crested auklet (*Aethia cristatella*): vocal and visual display during a breeding season // Proc. of 36th Annual Meeting Pacific Seabird Group / Ed. V. Mendenhall. Japan, Hakodate, 2009. P. 56.
26. Seneviratne S.S., Jones I.L., Miller E.H. Vocal repertoires of auklets (Alcidae: Aethini): structural organization and categorization // Wilson J. Ornithol. 2009. Vol. 121(3). P. 568–584.
27. Jones I.L. Crested auklet (*Aethia cristatella*) // The Birds of North America, N 70. Philadelphia: The Academy of Natural Sciences; Washington: The American Ornithologists' Union. 1993. 16 p.
28. Griffiths R., Double M.C., Orr K., Dawson R. A DNA test to sex most birds // Molec. Ecology. 1998. Vol. 7. P. 1071–1075.
29. Mathevon N. What parameters can be used for individual acoustic recognition by the greater flamingo? // C. R. Acad. Sci. 1996. Vol. 319. P. 29–32.
30. Solow A.R. A randomization test for misclassification probability in discriminant analysis // Ecology. 1990. Vol. 71. P. 2379–2382.
31. Frommolt K.-H., Goltsman M.E., Macdonald D.W. Barking foxes, *Alopex lagopus*: field experiments in individual recognition in a territorial mammal // Anim. Behav. 2003. Vol. 65. P. 509–518.
32. Fisher J. Evolution and bird sociality // Evolution as a Process / Eds. J. Huxley, A.C. Hardy, E.B. Ford. London: Allen and Unwin, 1954. P. 71–83.
33. Lengagne T., Aubin T., Lauga J., Jouventin P. How do king penguins (*Aptenodytes patagonicus*) apply the mathematical theory of information to communicate in windy conditions? // Proc. R. Soc. Lond. B. 1999. Vol. 266. P. 1623–1628.
34. Jones I.L., Konyukhov N.B., Williams J.C., Byrd G.V. Parakeet auklet (*Aethia psittacula*) // The Birds of North America, N 594. Philadelphia: The Academy of Natural Sciences; Washington: The American Ornithologists' Union. 2001. 20 p.

Поступила в редакцию
29.04.10

INDIVIDUALITY IN TRUMPET CALLS OF HIGHLY SOCIAL CRESTED AUKLET (*AETHIA CRISTATELLA*)

A.V. Klenova, V.A. Zubakin, E.V. Zubakina

Crested auklet — unique species of Alcidae, how display complex social behavior and breeds in dense colonies included up to million individuals. Here we studied individual differences in trumpet calls — loud vocalization, used by auklets as advertising display. In 2008 and 2009 we recorded 231 calls, from 24 marked birds from Talan island (Sea of Okhotsk). The discriminant analysis, based on 7 parameters of introduction, showed 84,8%; and based on 7 parameters of main part — 82,3% of correct assignment. Both values are significantly higher the random value. Our data suggest that trumpet calls of crested auklets carry strong individually specific features.

Even introduction or main part is potentially sufficient for individual recognition of calling bird. We suppose that this superfluity of individually specific information is one of possible adaptation for communication in noisy environment of dense colonies: auklets need to hear only the small part of the trumpet call for undoubted identification of calling bird.

Key words: *acoustic communication, individual recognition, sound Alcidae.*

Сведения об авторах

Клёнова Анна Викторовна — канд. биол. наук, мл. науч. сотр. кафедры зоологии позвоночных биологического факультета МГУ. Тел. 8916-774-26-59; e-mail: klenova2002@mail.ru

Зубакин Виктор Анатольевич — канд. биол. наук, ст. науч. сотр. Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. Тел. (495)307-78-09; e-mail: vzubakin@yandex.ru

Зубакина Елена Владимировна — директор Союза охраны птиц России. Тел. (495)307-78-09; e-mail: rbcu@yandex.ru